

**HAZAI BRUCHINAE-FAJOK ÉS LEGUMINOSAE-  
TÁPNÖVÉNYEIK KAPCSOLATA:  
MAGATARTÁS, ÖKOLÓGIA ÉS EVOLÚCIÓ**

**I. kötet (Szöveges rész)**

Értekezés az MTA Doktora cím elnyerésére

**Szentesi Árpád**  
a biológiai tudomány kandidátusa

2007

## Tartalomjegyzék

Előszó	III
<b>1 Bevezetés</b>	1
1.1 Célkitűzések	14
<b>2 A tojásrakó hely/tápnövény választásának magatartási aspektusai. [Modell: a babzsizsik (<i>Acanthoscelides obtectus</i>)]</b>	16
2.1 Stimuláló és gátló ingerek jelentősége a tojásrakási hely választásban	17
2.2 Tojásrakási preferencia	24
2.2.1 Egyedi magatartás	25
2.2.2 Populációs válaszok relatív tesztekben	29
2.3 A tanulás szerepe a tojásrakási hely kiválasztásában	38
<b>3 Anyai preferencia-utód performancia a magpredátor-növény kapcsolatban</b>	46
3.1 A maghéj, az endospermium és természetesen előforduló kémiai anyagok jelentősége a babzsizsik lárva magba-lépésében és túlélésében	46
<b>4 Populáció ökológia</b>	56
4.1 A pre-diszperzális magpredáció hatása a növényi magprodukcóra és túlélésre	56
4.2 Pre-diszperzális magpredátor populáció dinamikai hatása gazdanövényén	58
<b>5 Közösség ökológia</b>	66
5.1 Forrásfelosztás <i>Vicia</i> -fajokon élő magpredátorok között	66
5.2 Táplálkozási hálózat és guild-analízis	75
5.2.1 Az aranyeső ( <i>Laburnum anagyroides</i> ) alkaloidjainak sorsa a közösségben	76
5.2.2 A <i>Bruchidius villosus</i> – <i>Aphis cytisorum</i> interakciós hálózat vizsgálata az aranyesőn ( <i>Laburnum anagyroides</i> )	78
5.2.3 A keskenylevelű bükköny ( <i>Vicia tenuifolia</i> ) magpredátor guild-összetételének tér-időbeli változása	87
<b>6 Magpredátorok és gazdanövényeik evolúciós kapcsolatai és stratégiái</b>	95
6.1 Leguminosae magvak és bruchida-fajok méretviszonyai: eloszlási mintázatok és evolúciós kérdések	95
6.2 A magpredátorok tápnövény specializációjának evolúciós vonásai	104
6.3 Magpredátor és gazdanövény stratégiák	111
<b>7 Az értekezés eredményeinek összefoglalása</b>	117
Irodalmi hivatkozások	121
Köszönetnyilvánítás	138
Appendix	139
1 Általános módszerek	139
2 A magpredátor-gazdanövény kapcsolat faunisztikai vonatkozásai	141
Fogalmak	154

## Előszó

A Tisztelt Bírálók számára szeretném röviden körvonalazni a témaválasztás hátterét. Könnyű lenne azt állítani, hogy mivel hosszú éveken át az értekezés címében megjelölt és ehhez hasonló témákkal foglalkoztam, a választás kézenfekvő volt. Korántsem ez a helyzet. Az 1970-es évek végére nyilvánvalóvá vált, hogy az akkori témám, a genetikai védekezés további kutatása nem folytatható gazdasági és egyéb megfontolások alapján. Az erősen gyakorlati növényvédelmi jellegű genetikai védekezési téma kísérleti alanya a babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*) volt, amelyről jelentős ismeretanyagom gyűlt össze. Tekintettel arra, hogy a korábbi téma sem nélkülözhetette a tápnövény választásra vonatkozó ismereteket, az említett tárgykörrel párhuzamosan (a nevezett és más rovarfajokon), a Jermy Tibor által kialakított koncepció (lásd a 2. fejezetet) vonalába kapcsolódva végeztem vizsgálatokat. A sok más jellegű vizsgálódás ellenére is, mely egyéb rovarfajok bevonásával zajlott, a magfogyasztó szervezetek iránti érdeklődésem megmaradt. Az 1980-as években, néhány pillangósvirágú növényi minta begyűjtésével egy egészen új világ tárult fel számunkra a maga érdekességeivel és problémáival. Határozott szándék még nem fogalmazódott meg, más feladataink mellett pusztán gyűjtöttük a mintákat, amíg egyszerre másként kezdtünk tekinteni az egész kérdéskörre. Ekkorra hirtelen fontos faunisztikai, taxonómiai, ökológiai és evolúciós kérdések fogalmazódtak meg, amelyek megválaszolására nagyon alkalmasnak látszottak a Leguminosae-ban élő magfogyasztó rovarok és az akkor már rendelkezésre álló tetemes mintamennyiség. Egy-egy alkalomtól eltekintve, az összes ilyen jellegű munkát anyagi támogatás nélkül, más témákból lecsípett pénzek, más célra beszerzett eszközök stb. felhasználásával végeztük majd két évtizeden keresztül.

Az értekezés kb. 50 %-ban még nem publikált (bár leadásra alkalmas kézirat formájában elkészített) anyagot tartalmaz. Két célom volt ezzel: (1) elkerülni a doktori védéseken felmerülő és jogos opponensi megjegyzést, mely szerint a dolgozat már publikált, ennél fogva szakmai szűrőn átment, cikkek fordítása, ami unalmassá teheti; (2) véleményem szerint, a nem publikált anyagok beépítése „kerekebbé” tette a teljes tárgykört, és nem utolsó sorban kellő mennyiségű „muníciót” szolgáltat a bírálathoz. Ugyanakkor, nem minden anyag kerül azonos részletességgel ismertetésre. Azok, melyek jelentősége kisebb, de szervesen kapcsolódnak más vizsgálatokhoz, ill. nagyobb lélegzetű témákhoz alapot szolgáltatnak, rövidebben kerülnek kifejtésre, még ha publikált anyagok is. Ilyenek pl. a magnézium szulfát tojásrakást stimuláló hatása (2.2.2 rész), vagy a kinolizidin alkaloidok jelentősége (5.2.1 rész).

A dolgozatban szándékosan váltogatom az egyes és többes szám első személyű elbeszélést, az adott téma egy- vagy több résztvevős jellege szerint. A következő gyakori rövidítéseket használom: pre- és poszt-diszperziós magpredátor (= pre-DMP, poszt-), magpredátor (= MP), preferencia-performancia (= P/P), *Bruchus* (= *Bu.*), *Bruchidius* (= *Bi.*). A Bruchidae családnév eltorzított/elmagyarosított szakzsargonja az értekezésben a „bruchida(ák)”. Következésképpen a „Leguminosae-faj(ok)” kifejezést használom a magyar „pillangósvirágúak” helyett. Ennek oka az, hogy a kloroplasztisz analízisekben a család monofiletikusnak bizonyult és 3 alcsaládra tagolódik: Ceasalpinioideae, Mimosoideae és Papilionoideae. A magyar növényhatározó kézikönyvek ezeket még család-szintűnek tekintik. A „pillangósvirágú” név tehát akár család, akár alcsalád-szinten csak egyetlen csoportot jelöl. Ugyanakkor, bár a Leguminosae elfogadott alternatívja a Fabaceae-nek, az utóbbi – itt nem részletezve – 3-féle módon használatos, ezért a Leguminosae használata biztonságosabb (Lewis *et al.* 2005). Az általános és közös módszertani részletek leírását, valamint a növény- és rovarfajok leíróinak a neveit, helymegtakarítás céljából, az Appendix és az App-1 és -2 táblázatok tartalmazzák.

„Nothing in biology makes sense  
except in the light of evolution.”  
Theodosius G. Dobzhansky

## 1 Bevezetés

Michael Crawley, aki sokak számára ismert a „Növényökológia” és „GLM-analízis” című könyveiről, valamint a növény-herbivor kapcsolat területén írt munkáiról, a „Magpredátorok és növényi populáció dinamika” c. tanulmányát (1992) ezzel népi mondókéval kezdi:

„One for the rook,  
One for the crow,  
One for the pigeon,  
And one to grow.”

Azaz, minden négy elvetett magból három a magfogyasztók martaléka lesz. Természetesen ezek nem a jelen értekezésben tárgyalásra kerülő magpredátorok, de a lényegét a vers jól kifejezi. A növényi magprodukciónak jelentős részét pre- és poszt-DMP szervezetek fogyasztják el, és a jelzett arány egyáltalán nem szokatlan. A „magpredátor” (MP) kifejezés csaknem oximoron-jellegű szóösszetétel, melyben egy ivaros szaporító elem és az ökológiai értelemben vett ragadozó funkció egyesül, azt a jelentést kölcsönözve, hogy a magpredátor „megfogja” (megöli) és elfogyasztja a magot. Csakhogy, szemben a valódi ragadozókkal, az értekezésben tárgyalásra kerülő magpredátor csoport hatása, mely kizárólag rovarfajokat foglal magában, késleltetett, mert a rovar fejlődése során fokozatosan pusztul el a mag. Valódi magpredátoroknak talán csak egyes rágcsáló-fajok minősülhetnek.

A magvak „sűrített” tápanyagnak tekinthetők, ezért rendkívül sok élőlény specializálódott fogyasztásukra, mások alkalmilag veszik igénybe ezt a forrást. Meglepő módon, a szél és egy diszperziós szervezet (pl. madár, amely el is fogyasztja adott hányadékát) által terjesztett magvak kalóriaértéke tömegegységre számítva azonos, de az utóbbiak 10 – 1000-szer több energiát tartalmaznak méretükből adódóan (vander Wall 2001), ezért fontos táplálékká válnak.

Különbséget kell tenni pre- és poszt-DMP szervezetek között. (Az értekezés kizárólag a pre-DMP rovarokkal foglalkozik.) Az első csoport az érett magvak elszóródása, azoknak az anyanövény tápláló szöveteiről való leválása *előtt* tevékenykedik. A tapasztalatok alapján tápnövény-specialista fajok, melyek elsősorban a Coleoptera, Lepidoptera, Heteroptera, Hymenoptera és Diptera rovarrendeket képviselik, de előfordulnak a madarak között is (pl. *Loxia*-fajok). A Coleoptera renden belül a Chrysomelidae és Curculionidae családokra jellemzőek. A pre-DMP-k teljes fejlődése vagy annak nagyobb része egy vagy több magban (vagy termésben) zajlik.

A poszt-DMP fajok a magvakat az anyanövényről való elválásuk *után* keresik meg, testméretre nézve is rendszerint jelentősen nagyobbak, több (sok) növényfaj magját fogyasztják. Főbb képviselőik rágcsálók (a Dipodidae, Gliridae, Muridae és Sciuridae családokban), madár- (különféle magevők, *Nucifraga*-, *Garrulus*-fajok stb.) és maggyűjtő hangyafajok (*Solenopsis*, *Pheidole*, *Veromessor* stb.). Jelentőségük a boreális és arid élőhelyeken nagyobb. Egy sor további gerinctelen és gerinces faj említhető, mely virágot, termést és magvakat eszik több-

kevesebb rendszerességgel, esetleg kvázi-magpredátornak nevezhető, mert a termés és a magvak elfogyasztása mellett azokat terjeszti is ürülékével, ui. általában nem az összes mag pusztul el emésztő rendszerében (pl. nagytetű herbivorok).

A herbivoria hatásának vizsgálata a mai megközelítésben figyelembe veszi a növények ráfordítás/megtérülés egyenlegeit valamely tulajdonság vagy szerv fenntartásában. A mag koncentrált élelem a magpredátor, és rátermettséget mérő egység a növény szempontjából. Számptalan csereviszony általi kényszer (herbivor nyomás, tápanyag elérhetőség, kon- és allospecifikus verseny, szezonális hatások stb.) határozza meg növény allokációs lehetőségeit. Ha pre-DMP-k hatása alatt áll, akkor a fejlődő termésnek, amennyiben a magszóródás már megtörtént, magának a magnak kell azokkal a tulajdonságokkal rendelkeznie, amelyek a poszt-DMP-k hatását csökkenthetik. A magvak, mint táplálékforrás, elérhetősége is jelentősen változik térben és időben. Alapvető eltérés a két csoport számára, hogy míg a pre-DMP-k koncentráltan, a poszt-DMP-k diszpergált állapotában juthatnak a magvakhoz. Emiatt a keresési módok is eltérnek.

Általános vélemény, hogy – legalább is a poszt-DMP-k körében (Brown *et al.* 1986) – a forrásverseny jelentősebb strukturáló erő a guildok és közösség szerveződésében, mint más herbivor csoportokban. Ugyanez nem feltétlenül áll a pre-DMP szervezetekre, mely mögött nagymértékű specializációjuk lehet az egyik tényező. Janzen (1974) a costa ricai lombhullató erdőségeiben 300 növényfajról gyűjtött mintából 66 magpredátor fajt nevelt, melyek 90 %-a egyetlen gazdanövényben élt.

A magpredációt, Crawley (1992) szerint legalább négy sajátosság különíti el a herbivoria egyéb formáitól: (a) táplálék minősége magasabb, mint más növényi szöveteké (ez akár a heterotrof C:N arány közelébe is juthat), (b) a táplálék diszkrét csomagok (magvak) formájában elérhető, melyek mérete kritikus tényező lehet a magpredátor fejlődése szempontjából, (c) a magvak csak egy rövid ideig érhetőek el az anyanövényen és ugyanannak a fogyasztó csoportnak már többé nem, a magszóródást követően, (d) a magtermés nehezen, vagy nem prediktálható, és jellegzetes „pulzáló” forrásnak tekinthető (Ostfeld & Keesing 2000), nem csak egy éven belül, hanem évek között is (lásd még „masting”).

A termés és magprodukciónban tapasztalható nagyságrendi változások eltérő módon érintik a különféle stratégiákat követő növényfajokat és a magpredátorokat egyaránt. Csak két fontos tényezőt említve: a sztolonizációs képesség és a magbank képzése. A rövid élettartamú évelők gyakran sztolonizációra képesek, az évenként jelentkező és elpusztuló rametjeiknek csak egy része hoz termést és nem képeznek magbankot. Ezzel szemben a szemelpár, egygyári fajok nem sztolonizálnak és hosszú vagy rövid tartamú magbankot képeznek (Leck *et al.* 1989, Rice 1989). Mindkettő a kockázat szétosztás sajátos formája. A magbankra gyakorolt poszt-DMP hatás nagy jelentőségű lehet az utóbbiak esetében, ahol a mag a generációkat összekötő kapocs (Harper 1977).

Az értekezés mondanivalóit öt fejezet tárgyalja tudományterületi beosztásban. Valamennyi téma a pre-DMP fajok és tápnövényeik kapcsolatával foglalkozik más-más szemszögből. A táp- és nem-tápnövényeken mutatott tojásrakással összefüggő magatartás (vonzódás, visszautasítás, választási képesség és egyszerű tanulási formák) vizsgálata képviseli az *etológiát* (2. fejezet). A táp- és nem tápnövényeken mutatott fejlődés (tojás és lárva mortalitás, imágó kelés) képezi az *ökoфизиologiai* részt (3. fejezet) és átvezeti a tárgyalást az egyediről a populációs szintre. A tápnövény és pre-DMP kölcsönhatás a *populáció ökológia* szintjén a közös tápnövény használatából eredő forrásverseny lehetőségét, valamint a tápnövény populáció dinamikájára

gyakorolt hatás valószínűségét vizsgálja (4. fejezet). Mivel a tanulmányozott tápnövény-csoport (Leguminosae) jelentős méretű pre-DMP *közösséget* tart el, felvetődik, hogy miként szerveződnek hasonló táplálkozási szokásokkal jellemezhető pre-DMP fajok együtt-előforduló csoportokká, valamint milyen táplálkozás hálózati kölcsönhatások tapasztalhatók (5. fejezet). Végezetül, a tápnövény fogyasztási viszonyok ismerete önmagát kínálja *evolúciós* szemléletű analízisekhez (6. fejezet), mely szemlélet azonban – a mottó szellemiségének megfelelően – remélhetően nem csak ebben a fejezetben tűnik szembe. A soron következő áttekintések a körvonalazott témák pusztán átfogó jellegű irodalmi előzményeivel ismertetik meg a bátor olvasót, mert rövid, esetleg részletekben gazdagabb bevezetések minden vizsgált kérdés előtt találhatóak.

### ***Etológia***

Kevésbé ismert és főként elismert tény, hogy a magyar etológia gyökerei, a kísérletes rovar-tani kutatások területére vezetnek és Jermy Tibor munkásságának korai szakaszára nyúlnak vissza. Mivel ezek a munkák növényevő rovarok tanulmányozásával készültek, a sokkal bonyolultabb viselkedési programokat és az általánosítás magasabb szintjét kínáló, gerinces fajokon végzett kutatások könnyen elfeledtetik, annak ellenére, hogy korán felhívta e tudományterület jelentőségére a figyelmet (Jermy 1971). Mai szemmel nézve Jermy oeuvre-je szűk területet, a növényevő rovarok táplálkozási specializációjával összefüggő etológiát és a viselkedés kísérletes kutatását foglalta magában. A rovarok, a magasabb rendű szervezetekkel összevetve – minden egyszerűségük ellenére – azonban jelentős kutatási problémákat és lehetőségeket jelentettek és jelentenek még ma is.

Az akkor népgazdasági problémaként megjelenő burgonyabogárral kapcsolatos kutatások bőven adtak alkalmat etológiai kérdések tisztázására. Az alapvető célkitűzés hatásos védekezési eljárás kidolgozása volt. Mivel a vegyszerek alkalmazása egyre szélesebb körűvé vált, kézenfekvő lett olyan támadási pontok keresése, amelyek érzékenységük okán alternatívák vagy kiegészítő jelentőségűek lehettek a védekezésben. Egy ilyen megközelítéshez az első feltétel a bogarak viselkedésének megfelelő ismerete volt. A keszthelyi laboratóriumban végzett alapvető vizsgálatok eredménye a „burgonyabogár könyv” (Jermy & Sáringer 1955), melyben jelentős részt kapnak a tápnövénnyel kapcsolatos etológiai megfigyelések. Az egyik fontos kérdés a tápnövény kör felderítése volt, azonban az a tény, hogy a bogár a felkínált Solanaceae-fajok nem mindegyikét kedvelte egyformán, továbbá az elfogyasztott fajok különböző túlélési esélyt jelentettek számára, a természetes növényi rezisztencia-faktorok, a növényi kémiai anyagok felé terelte a kutatásokat. Ezt az irányvonalat akkor Langenbuch (1952) és Jan de Wilde (Wilde *et al.* 1960) képviselték. Tágabb értelemben azonban Vincent Dethier-nek, aki később rovar-etológiai könyvet is írt, a Lepidoptera lárvák ízleléséről és szaglásáról készült cikke (1937) és nevezetes könyve a vonzó és taszító növényi anyagokról (1947), valamint későbbi publikációi befolyásolták Jermy munkásságát. A megfigyelések és az experimentális etológiai kutatások első eredményeinek egyike a fitofág rovarok fényirány alapú tájékozódásáról írt cikk lett (Jermy 1961a), egy irányításával dolgozó munkatársának közleménye (Balázs 1954) pedig a rovarok táplálék választásának finomabb mechanizmusába engedett bepillantást. A nagy kérdések eldöntéséhez, például, hogy milyen tényezők határozzák meg a rovarok táplálék választását, azonban még jelentős harcot kellett vívni az akkor már kialakulóban lévő elméletekkel, amelyek a stimuláló, a növényből származó pozitív ingerek primátusát hangsúlyozták (Thorsteinson 1955). A fiatal burgonyabogarak növényekre mutatott vizuális és olfaktorikus orientációja és más viselkedési megfigyelések irányították a figyelmet az ízlelésre és azon belül is, a tápnövény-

választást meghatározó negatív ingerek jelentőségére (Jermy 1957, 1958, 1961b, c, 1966), amely mára széles körben elfogadottá vált (Bernays & Chapman 1994).

A lényege – a fagostimuláns elmélettel szemben – az, hogy a szűk tápnövény körű herbivor rovarok [konzervatív becslés alapján a rovarfajok >70 %-át ezek alkotják (Strong *et al.* 1984)] igen érzékenyek gátló anyagokra, amelyek természetesen fordulnak elő növényekben. Míg a táplálkozást stimuláló anyagok általánosan jelen vannak minden növényben, addig a gátló jellegű vegyületek a másodlagos növényi anyagcsere termékei. Egyszerű, ún. szendvics-tesztrel (Jermy 1958) bizonyítható, hogy ez a gátlás még a tápnövény jelenlétében is hatásos és fundamentális tényezője a tápnövény kör kialakulásának. A mai felfogás a táplálék specializáció folyamatáról kifinomultabb abban a tekintetben, amennyit a modern elektrofiziológiai receptor-kutatások és a központi idegrendszer szerepének vizsgálata hozzá tudtak tenni. E szerint (Schoonhoven *et al.* 1998), az „egyensúlyi hipotézis” értelmében, a különböző mértékben specializált herbivor rovar más-más mértékben érintik a gátló anyagok és a stimuláló vegyületek. A polifág (több növény család fajain táplálkozó) fajokra, elsősorban a stimuláló anyagok vannak hatással, a gátló (deterrens) vegyületek csak akkor, ha kivételesen erős hatásúak és, ha nagyobb koncentrációban fordulnak elő. Az oligofág (egy növény család fajain táplálkozó) és monofág (egyetlen növényfajon táplálkozó) fajok számára a legtöbb, más növényben előforduló anyag gátló jellegű. Az ilyen anyagok hatását a saját tápnövény faj pozitív ingerei sem képesek ellensúlyozni. Ez az aszimmetria nem csak a receptorok specializációjában, hanem a stimuláló és gátló anyagok mennyiségi viszonyait illetően is alapvető állapot. A táplálkozás specializáció összefüggéseinek megértése adott lehetőséget a rovar-növény kapcsolat evolúciós kérdéseinek felvetésére is (Jermy 1976, 1984, 1993).

A táplálkozás specializáció okairól kialakult általános kép az 1950-es években még nem foglalta magában a tojásrakási magatartást, bár sejteni lehetett, hogy ugyanazon folyamat különböző szinteken való megjelenéséről van szó, melyeket azonos elvek irányítanak. E véleménynek Jermy korán (1965) hangot adott és ezzel egy perspektivikus területet is kijelölt. A tápnövény kiválasztása alapvetően magatartási folyamat. A nem tápnövénnyel való kontakt érzékszervi találkozás gátlást és elkerülést eredményez. Ennek körében egy sor különböző magatartási válasz figyelhető meg. Ugyanezek kiválthatók mesterségesen, táplálkozást gátló anyagoknak a tápnövényen való alkalmazásával is, és dózis-függő módon részletesen vizsgálhatók.

A táplálkozási specializáció magatartás-szintű vizsgálatának egy másik jelentős vonulata a rovar idegrendszer plasztikusságának tanulmányozása volt, amely egy ma már klasszikusnak számító cikk megjelenésével kapta kezdetét (Jermy *et al.* 1968). Ebben a munkában került első alkalommal részletes leírásra egy meglehetősen bonyolult magatartás, az indukált preferencia, mely az egyébként kevésbé plasztikusnak vélt rovar idegrendszer meglepő alkalmazkodási képességét mutatta meg, és egyúttal megnyitotta a kaput a növényevő rovarok kontextus-függő tanulási vizsgálata előtt. Az indukált preferencia háttér mechanizmusának pontos mibenléte ma sem ismert, de jelentős szerepe volt hasonló, vagy hozzá kapcsolódó kutatási témák kezdeményezésében. Az ilyen jellegű közlemények száma az 1970-es évek közepétől számottevő növekedést mutat. A cikkek a tanulási folyamatok egyszerűbb és bonyolultabb változataival foglalkoztak, melyek egy részében magam is részt vettem. Jermy Tibor vezetésével és Elizabeth A. Bernays közreműködésével a habituáció jelenségével foglalkoztunk (Jermy *et al.* 1982, 1987, Szentesi & Bernays 1984). Kitént, hogy polifág fajok „jobban” tanulnak, vagy más kifejezéssel élve, a korábbi tapasztalat jelentősebben befolyásolja a későbbi magatartásukat. Indokoltnak látszott összefoglalni a tapasztalatainkat is, mely review formájában jelent meg (Szentesi & Jermy 1990) és 91 idézetet kapott a mai napig.

A rovar idegrendszer plasztikusságát bizonyító korai kísérletek (Thorpe 1939, Thorpe & Jones 1937) nyilvánvalóvá tették, hogy adott ökológiai kontextusban a tanulási folyamatoknak nagy jelentősége lehet. Dethier munkássága mérföldkövet jelentett ezen a területen az érzékszervi elektrofiziológiai vizsgálatok és a magatartás megfigyelésének bevezetésével. A központi izgalmi állapot és az azzal összefüggő kereső magatartás leírása az általa vizsgált légyfaj-modellen (Dethier *et al.* 1965, Dethier 1976) nagyban hozzájárult hasonló folyamatok kutatásához a növényevő rovarok esetében is. Az 1970-es évek végétől több, más taxonokban már ismert tanulási forma jelenlétét sikerült kimutatni a növényevő rovarok körében is, amivel nyilvánvaló vált, hogy az a korábbi nézet, mely szerint ezek az élőlények pusztán genetikai programok alapján működő mechanizmusok, tarthatatlan. Természetesen változatlanul igaz, hogy jelentős korlátok állnak a rovarok tanulási képességei előtt: az agyméret, vagy egyes stimulusok asszociálhatóságának korlátozott lehetősége. Bizonyos, hogy Moore (2004) áttekintő cikkében említett 100 különböző tanulási forma túlnyomó százaléka nem vizsgálható a rovarokon.

Tekintettel arra, hogy a 2. fejezet tárgyköre a tojásrakásra irányul, célszerű néhány olyan eset áttekintése, melyben a tanulás a meghatározó. Ezek elsősorban a szenzitizáció és asszociatív tanulási forma körébe esnek és jóval kevesebb az indukált tojásrakási preferencia. Az utóbbi egy olyan magatartási állapotot jelöl, amely során tartós kötődés alakul ki egy gazdanövény iránt, még ha az nem a legalkalmasabb is az utódok számára (Jermy 1987). Keletkezésekor, a bábból éppen kikelt vagy csak pár napos rovar, a tápnövényről vagy a tápnövényei között nem rendszeres jelleggel jelen lévő növényekről szerez maradandó kémiai vagy más információkat, melyek beszűkítik az állat preferencia-körét. Ez a beszűkülés azt eredményezi, hogy a tojásokat majdnem kizárólag arra a növényre rakja, amellyel kontaktusba került és ignorál másokat. A tanult tojásrakási preferenciát összefüggésbe hozzák egy felől a Corbet-féle „chemical legacy” hipotézissel, valamint az ún. Hopkins-féle gazdaválasztási elvvel. Mindkettő a korai imaginális kondicionálás része lehet, jelentőségük azonban nagyon eltérő. Az előbbi (Corbet 1985) fontos tényező, elsősorban a Hymenoptera parazitoidok körében és arra utal, hogy a bábból kibújó imágó elkerülhetetlenül érintkezik a gazda maradványaiból származó kémiai ingerekkel (elsősorban a kokon tartalmazza) és ezek az információk majd segítik a gazda megtalálásban. Ugyanez már korántsem igaz a másik elméletre, melynek lényege, hogy a lárvakorban fogyasztott táplálék meghatározza a tojásrakó nőtény gazdaválasztását. Bár ezt a jelenséget kísérletek tucatjaiban vizsgálták, ez ideig nem sikerült bizonyítani (Barron 2001). Nemrégiben ugyanakkor Hora *et al.* (2005) kimutatott egy *Yponomeuta* faj esetében egy, az elméletnek megfelelő gyenge hatást.

Az említett másik tanulási formát, a nem-asszociatív szenzitizációt a Dethier-féle központi izgalmi állapot magatartás-szintű megjelenésével azonosnak tartják a rovarok esetében (Papaj & Prokopy 1989, Szentesi és Jermy 1990). Kevés jól dokumentált példa áll rendelkezésre, amely, a szenzitizációval magyarázza az eredményeket [pl. Traynier (1979), Thibout *et al.* (1985), Takasu & Lewis (2003)]. Ennek oka lehet az is, hogy mivel ez a tanulási forma nem tartós, vagy „eltűnik”, vagy időben továbbhalad megerősítések folytán az asszociatív-tanulás irányába, mert a kísérletekben olyan hosszú expozíciós időket alkalmaznak, amelyek a tojásrakást is magukban foglalják, ezért a szenzitizációs szakasz felderítetlen marad.

A tanulás adaptív jellege fontos, de ellentmondásos téma. Nem csak önmagában, hanem azokban a kontextusokban, ahol a tanulásnak jelentős szerepe van, vagy lehetősége áll fenn. Ez a terület az optimalizáció, amely elsősorban a táplálék-keresés (tojásrakás) dinamikus modelljeiben veszi figyelembe a predátor/herbivor ez irányú képességét. Az 1980-as években reneszánszukat élő optimális táplálékszerzési modellek (Stephens & Krebs 1986) túlnyomóan gerincesek



viselkedésével foglalkoztak. Általában a gerinctelenekre, de különösen a növényevő rovarokra vonatkozó esettanulmányok szembetűnően hiányoznak. Ez érthető abból a szempontból, hogy a nem túlságosan plasztikus idegrendszerű szervezetektől nem várhattak jelentős inspirációkat az elmélet fejlesztését illetően. A növényevő rovarokra vonatkozó optimális táplálékkeresési modelleket ezért az *optimális tojásrakás modellek* (pl. Jaenike 1978) helyettesítették, melyek meglehetősen mechanisztikus megközelítést alkalmaztak. A modellek háttérül szolgáló elméletek nem csak, hogy a tanulást nem vették figyelembe, de jelentős problémákkal küszködtek azon látványosan nem adaptív jelenségek értelmezésekor, mint amilyen a nőstény rovarok gyakran hibás tojásrakási hely választása, melynek következménye az utódok pusztulása volt. Felvetődött, hogy miként helyezhető el ez a magatartás az optimális táplálékszerzés elméletében, amely feltételezi, hogy a nőstény a lárvafejlődésre lehető legalkalmasabb szubsztrátum kiválasztásával az utódok rátermettségét maximalizálja, ezért tekintik adaptívnek. Eközben olyan trade-off(ok) lehetséges(ek), mint pl. a nőstény által lerakott tojások számának csökkenése, a nőstény élettartam-csökkenése, fokozott predációs veszélynek kitettség a jobb minőségű táplálék keresésekor, jövőbeli reprodukciós esély csökkenése stb. (Björkman *et al.* 1997). A döntésben/választásban egy sor rátermettségi komponens vesz részt, ill. kerülhet hatás alá, amely közvetlenül a szülő egyedre érinti, de természetesen kihatással van az utódokra is. Pontosabban, a szülő rátermettségét másként, mint az utódok száma, túlélése és reprodukciója, nem is mérhetjük. Ezekre a mérésekre azonban jellemzően nem kerül sor, a korrelációk csak a tojásrakó nőstény és az utódok produkciója között kerülnek megállapításra. Tehát a tápnövény választás rátermettség megtérülésen alapul és a nőstény élettartama és a lárvális táplálékkör szélessége között negatív korreláció jelentkezik (Jervis *et al.* 2007).

Az optimális tojásrakási modellek nem teljesítik azt a kitéltet, hogy a tojásrakó nőstény saját optimális táplálék választását is figyelembe vegyék, mert a megfeleltetést két generáció között keresik. Emiatt nem is tekintik őket optimális táplálékszerzési modelleknek. Kivéve akkor, ha egy adott rovarfaj nősténye nem csak tojást rak, hanem táplálkozásához optimális tápnövényt választ, azon táplálkozik, de az nem szükségszerű, hogy erre le is rakja a tojásokat! Ez természetesen szülő-utód konfliktust eredményez, mindazonáltal ez történik a *Liriomyza trifolii* vagy a *Chromatomyia nigra* légyfajok esetében (Scheirs *et al.* 2000, 2004). Egyáltalán nem szükségszerű tehát, hogy a nőstény az optimális táplálékot az utód számára biztosítsa, de megtörténik, hogy önmaga számára igen, ami látszólag jelentősen csökkenti a saját rátermettségét. Ez a szituáció új (az említett szerzők munkáján kívül más nem ismert) és jelentősen eltérő véleményeket indukált. Mayhew (2001) az „optimális rossz anyaság” jelzővel illeti cikkében és kiemeli, hogy az imágó preferencia fenotipikus variációja jól korrelál az imágó performanciával, de gyengén az utódéval. Hogy az adult rátermettség mégsem csökken, feltételezik, hogy a teljes élettartamra vonatkozó jó és rossz választások kiegyenlítik egymást. Képzelnék el, hogy egy herbivor rovar egy növény család több tagjára képes tojást rakni és ezek a fajok mind tojásrakás, mind a lárvák táplálékként jelentősen eltérnek egymástól, sőt belép a harmadik faktor is, amely szerint az adult rovar táplálkozni is képes egyik-másik fajon, de ez a preferencia nem szükségszerűen egyezik a maximális lárvális performanciát biztosító fajokkal. Abban az esetben, ha a nőstény rovar a tojásrakási és táplálkozási preferenciát gyakorolja, de nem exkluzivitással, azaz minden növényre rak különböző számú tojást, de csak kevés számú fajon táplálkozik, akkor a szülő rátermettsége az egyes növényeken mutatott utódrátermettség összege lesz, melynek elemei egyenként az erősen negatív és erősen pozitív szélsőségek között mozoghatnak. A nősténynek, a saját táplálkozás jóvoltából, még arra is esélye lehet, hogy az élettartama hosszabb legyen és egy újabb tojáskészlet megérése után ismételt szaporodásba és tápnövény választásba kezdjen. Az így keletkezett modell már *optimális táplálék szerzésnek* nevezhető, ellenben egyáltalán nem képes feloldani a már említett problémát, azaz a tojásrakó nőstény hibás döntéseit. A konfliktus oka többféle lehet, a legvalószínűbbnek az látszik (Jermy,

szóbeli közlés), hogy a magatartás azért nem adaptív, mert egyszerűen a rovar idegrendszeri kényszerek következtében csekély genetikai variabilitással rendelkezik.

A fentiek optimális táplálékszerzési elméletbe építése érthető, bár ennek érvényessége valószínűleg korlátozott. Igen sok olyan rovarfaj található (pl. a magfogyasztó bogarak túlnyomó része), melyek nem táplálkoznak adult korban, tehát az utódokról való gondoskodás, a megfelelő tápnövény kiválasztása megmarad az optimális tojásrakás szintjén. Nehéz adult rátermettséget maximalizáló magatartást találni. Hasonlóan alkalmazhatatlan abban az esetben, ha a rovar szűken oligofág, mint az említett csoport, vagyis a herbivor rovarok túlnyomó százaléka. A modell érvényességéhez legalább is az szükséges, hogy a nőtény preferenciával rendelkezék, az élettartama elég hosszú legyen az egyes tápnövények megtalálásához. Ugyanakkor olyan módosító faktorokat, mint a tanulás bizonyos fajtáinak (pl. korai adult kondicionálás) hatását nem vették figyelembe. Erre példa Egas & Sabelis (2001) és Egas *et al.* (2003) munkái, akik ugyan – a véleményem szerint teljesen hibás – „adaptív tanulás” jelzőt használták cikkeikben, mégis az előbb leírtakra vonatkozó eredményről számoltak be. Hibásnak azért tekintem, mert az „adaptív” nem lehet állandó jelzője egyetlen tanulási formának sem, még akkor sem, ha adaptív jellege egy adott ingerhelyzetben ténylegesen bizonyított is, mert lehetséges, hogy egy más helyzetben nem bizonyul annak. Ugyanakkor az eredményeik azt mutatják, hogy az adott táplálékkal kapcsolatban szerzett tapasztalatok befolyásolják a további választást. A kísérletekben használt takácsatka, a *Tetranychus urticae*, nőtényei egyre nagyobb hatékonysággal használtak egy tápnövényt, fokozatosan növelték a tojásrakást és a lárvális performancia is javult. Vagyis ez a sok tápnövényű atkafaj adaptálódott az adott növényfajhoz, de ebben jelentős szerep jutott az asszociatív tanulásnak.

Egyszersmind több szerző (pl. Wiklund 1975, Jermy & Szentesi 1978) azt is megállapítja, hogy a nőtények tojásrakásakor választott növények/szubsztrátumok köre egy adott szituációban általában szűkebb, mint az a kör, amelyen a lárvák túlélni képesek. Ez a leírtak ellenében tett állítás, melynek háttérében igen változó körülmények lehetnek. Pl. ha egy kísérletben lényeges különbségek vannak a felkínált tojásrakási szubsztrátumok között, a nőtény rovar ignorálja a nem kedvelteket és csak a legalkalmasabbat használja. Amennyiben nincs lényeges hierarchia a szubsztrátumok között, többre is rakhat tojásokat. Az ingerhelyzettől függően tehát akár csökkentheti is a kockázatot, ami az alkalmatlan tápnövények miatt a lárvákat sújthatná. Más esetben pedig úgy látszik, mintha ezt növelné, vagy ténylegesen téves döntésekre kerül sor, ami akár az információ feldolgozás idegrendszeri korlátaira (Bernays 2001), vagy még inkább a differenciáló magatartás genetikai variabilitásának hiányára utal.

### ***Anyai preferencia-lárvális performancia***

A nőtény preferencia-lárva performancia összefüggésben az utóbbi arra utal, hogy a lárva milyen mértékben képes túlélni egy olyan növényen, amelyre a nőtény rovar a tojásait lerakta. A viszony feltételezi, hogy a nőtény rovar képes *optimálisan* választani annak érdekében, hogy maximalizálja a saját és utódai fitniszét (Thompson 1988a, Mayhew 1997 és további irodalmak ezekben). Így pozitív korrelációt várhatunk az anyai preferencia (a legalkalmasabb táplálék kiválasztása az utód számára) és az utód performanciája (általában a kikelő adultok száma) között. Az adatok azonban ellentmondásosak. Több tanulmány talált pozitív (Via 1986, Craig *et al.* 1989, Barker & Maczka 1996, Ohgushi 1995 és mások) és még több kapott negatív összefüggést (lásd a hivatkozásokat Courtney & Kibota 1990 munkájában). Vagyis gyakran történik meg, hogy a nőtény rovar téveszt vagy nem optimálisan választ, katasztrofális helyzetbe juttatva utódait. Emiatt legalább két lehetőség vetődik fel: (1) a nőtény nem képes rá

vagy nem mindig választ optimálisan (Mayhew 1997, 2001), (2) valójában azon próbálkozások szemtanúi vagyunk, amikor egy faj gazdakörét kísérli meg kiterjeszteni (Larsson & Ekblom 1995), aminek feltétele az egyedi tojásrakási magatartásra és preferenciára vonatkozó genetikai háttér varianciája. Jaenike (1978) modellje szerint a nőtény tojásrakása azért nem adaptív, mert az idő előre haladtával hajlamos tojást rakni, még ha egy alacsonyabb rangú növény áll is rendelkezésre, mert nem bizonyos, hogy jobbat talál. A válogatás csak akkor kifizetődő, ha az élettartam hosszú. Más modellek más jellegű predikciókat tesznek.

A másik oldal, a lárvális performancia kevesebb figyelmet kapott. Lényeges szempont, ami a nőtény magatartásának megítélésében közre játszik, hogy a lárva képes-e választásra a fejlődése során, pl. mozgásképesége alapján. A *Callosobruchus* és egy sor más faj (a Leguminosae-fajokon élő bruchidák túlnyomó többsége) a tojásait a maghéjra (vagy termésre) ragasztja, a kikelő lárva nem képes aktív helyváltoztatásra, mert nincsenek lábai. Ezért a tojás alatt közvetlenül befúrnak a növényi szövetbe és a termésfalban rágva, vagy az akkor még szorosan összetapadó termésfalak között jutnak el egy maghoz. Ezzel szemben az ősbbr génuszok, mint az *Acanthoscelides* és *Megabruchidius* első stádiumú lárvája lábakkal rendelkezik, ami lehetőséget ad eltérő minőségű szubsztrátumok közötti választásra, amennyiben a nőtény egy olyan környezetben rakott tojást, ahol ezek előfordulnak. A lárvafejlődés időtartama és a kikelő imágók tömege sem mellékes kérdés. A hosszú fejlődés idő esetleg teljes aszinkroniát eredményez más egyedekkel, az adult tömege pedig meghatározza fekunditását.

A magfogyasztó rovarokon, közelebbről a bruchidákon kevés P/P vizsgálatot végeztek. Fox (1993) negatív korrelációt talált P/P komponensek között a *C. maculatus* fajnál. Tucić *et al.* (1997), majd & Gliksman (2004) pedig azt az eredményt kapta, hogy az *A. obtectus* populáció, amelyet  $\geq 50$  generáción keresztül neveltek *Cicer arietinum*-on, alacsonyabb túlélési rátával rendelkezett a fő tápnövényen, a *Phaseolus vulgaris*-on, miután átvitték arra, azaz fitnisz költsége volt egy másik (nem elsődleges) tápnövény korábbi használatának. A *Ph. vulgaris*-on nem találtak genetikai korrelációt P és P között, ellenben a *Cicer*-en igen. Fox *et al.* (1994) a *Stator limbatus* sziszikfaj két természetes populációjának gazdanövény preferenciáját és lárva performanciáját vizsgálva arra a következtetésre jutott, hogy mindkét populáció a saját tápnövényén mutatta a legnagyobb rátermettséget, tehát nem találtak negatív csereviszonyt (trade-off). Lehetségesnek tartották, hogy az adaptáció a különböző minőségű tápnövényekhez genetikailag független jelenség.

### **Populáció ökológia**

A magpredáció növényi populációra gyakorolt hatásainak vizsgálatában ultimális kérdés, hogy van-e kimutatható populáció dinamikai szabályzás. Természetesen erre a célra egy sor fontos növényi demográfiai paramétert (túlélés, mortalitás és alap reprodukciós ráta) kell ismerni a magpredátorok hatása nélkül és azzal együtt. Ha a magpredációs irodalmat átnézzük, meglehetősen statikus kép jelenik meg: túlnyomó többségük mindössze a magfogyasztás tényét és mértékét regisztrálja. Az utóbbi rendszerint nincs összekapcsolva a magprodukciónal, ennél fogva a rátermettséget érintő következmények sem vonhatók le. A populáció-szintű hatások nem merülhetnek ki a demográfia vizsgálatával. A virágzási fenológia, a magprodukciónal periodikus hullámszerűsége (masting), magdiszperzió, növényi kompenzációs folyamatok, kompetitív és mutualista kapcsolatok hatásai és mások együttesen befolyásolják mindazt, amit növényi populáció dinamikaként észlelünk. Amíg izolált kérdésekként jelennek meg, a növényi performanciát különböző szinteken érintő vizsgálatoknak tekinthetők. A minőségi ugrás a funkcionális kérdések feltevésével jelentkezik. Ennek ellenére az irodalom elsősorban növényi

performanciát érintő vizsgálatokat mutat. Crawley (1989b) a következő tipikus növényi performancia vizsgálatokat nevezi meg: virág-, termés-, magprodukción, magméret, magpredáció mértéke, magonc túlélés, a növekedés sebessége/vegetatív terjedés és a felnőtt növény mortalitása.

Kritikus szempont a gazdanövény fajok termés- és magprodukciónak sajátossága. Rendkívül variabilis tulajdonságról van szó, amely az életciklus, pollinációs siker, herbivor/magpredátor-hatás, növényfajok közötti verseny és több más tényező együttes hatásaként alakul. Feltűnőek az epizodikus és populáció-szinten szinkronizált, ún. „makkos-” vagy gazdag termésű („masting”) évek a közbülső csökkent vagy terméshiányos időszakokkal szemben. A jelenséget az erdészeti megfigyelések hosszú idő óta rögzítik, ezért *Pinus*, *Picea*, *Quercus*, *Fagus* stb. fajok esetében jól ismert jelenség, manapság azonban lágyszárú fajoknál is kimutatták (Kelly *et al.* 1992). Ökológiai jelentőséget főként Janzen (1969, 1971a és továbbiak) vizsgálatai nyomán kapott, aki az MP populációk dinamikáját kiemelkedően fontos befolyásoló tényezőnek tartja („predator satiation”). [A „vizsgálat” szó túlzottan udvarias, mert legtöbbször ezek Janzen-nél elképzelések vagy hipotézisek, másrészt magát a jelenséget is nehéz vizsgálni.] Az valószínűleg teljesen elvethető, hogy a masting kiváltásában az MP-knek szerepe lenne. Olyan több-tényezős jelenségről van szó, amelyben az időjárás, pollinációs hatékonyság és a magpredátor hatása egyaránt szerepet játszik (Silvertown 1981, Waller 1993, Herrera *et al.* 1998, Kelly & Sork 2002). Az MP populációk méretének jelentős fluktuációit – alacsony a nem-masting és igen magas a masting években – előidézi, egyben biztosítja azt, hogy a masting években jelentős mag/termés maradjon meg a predátorok teljes kielégítése („szaturációja”) ellenére. Az is bizonyos, hogy a termésprodukción szinkronizációja meg kell, hogy előzze a magpredátorok tevékenységét (Lalonde & Roitberg 1992), az utóbbiak ugyanis direkcionális szelekcióval a nem-szinkronizált egyedeket folyamatosan kizárják, de maguk nem képesek kiváltani azt.

A magvak diszperziója kritikus elem a kolonizációs folyamatban, a populáció lokális növekedésében és a kedvezőtlen időszakok túlélésében (magbank) (Hulme & Benkman 2002). Janzen (1970) klasszikus modelljének predikcióit össze kell kapcsolnunk a csírázásra és felnövekedésére alkalmas biztonságos helyek számával és eloszlásával (Harper 1977). A pre-DMP-k egyedi növényi fekunditásra gyakorolt hatása nagyban függ a mérettől és térbeli izoláltságtól (de Steven 1983), ill. jelentősen változhat térbeli gradiens mentén (Louda 1983). A pre-DMP-k hatása eredményeként mutatkozó magszám-limitáltság negatív populáció dinamikai következményeit tovább erősítheti a verseny (Louda *et al.* 1990). A magpredáció a növényi populáció méret-struktúráját és az ebből következő méret-specifikus fekunditást is befolyásolhatja (Ellison & Thompson 1987). A pollinátor-hiány miatt magszám-limitációval sújtott növényi populációk demográfiai helyzetét súlyosbítja a pre-DMP hatás (Ehrlén 1994). Ugyanakkor a magpredáció nem áll mindig közvetlen kapcsolatban a magoncok nettó számával a következő nemzedékben. Nem csak további csökkenés következhet be poszt-DMP-k tevékenysége eredményeként, hanem a kvázi-ciklikus, rendszeresen, de nem szabályos időszakokban jelentkező nagy termés produkció alapvetően megváltoztatja a magbank állapotát és a magpredátor populáció dinamikáját. Ez eleve kizárja vagy esetlegessé/időszakossá teszi a magpredáció denzitás-függő hatását. Lehetséges, hogy mégoly nagy mértékű magpredációs hatás mellett sem jelentkezik csökkenés a rekruták nettó számában, mert a magbank kompenzációs hatása óriási (Crawley 1989a). A virágzás fenológia (uni- vagy bimodális jelleg) jelentős hatással lehet a magpredáció mértékére (Augspurger 1981, Eriksson 1995), amely a feeney-i értelemben vett idő- és térbeli megszökés evolúciós következtetéseinek lehetőségével kísérti meg a szerzőket (Albrechtsen 2000).

A fentiek figyelembe vételével tehát a pre-DMP-knek akkor van populáció dinamikai hatása, ha a magdenzitást a denzitás-függő folyamatok által okozott szint alá viszi (Harper 1977). A leggyakrabban alkalmazott módszer a magpredátorok inszekticides vagy más fajta kizárása, és növényi paraméterek összehasonlítása a kontrolléval (Waloff 1968, Brown *et al.* 1988). Kevés ilyen vizsgálat van, ezek közül is kiemelkednek a ma már klasszikusnak számító és gyakran citált Louda-féle kísérletek (1982, 1983) a *Haplopappus*-fajokon.

### **Közösség ökológia**

Az elmúlt években a természetes közösségek kutatása jelentős hangsúlyt kapott. Jelzi ezt a témakörben megjelent kézikönyvek (Putman 1996, Polis & Winemiller 1996, Morin 1999, de Ruiter *et al.* 2005) száma is.

A herbivorok közösségekben játszott szerepére Hairston *et al.* (1960) cikke hívta fel a figyelmet. A „top-down” szabályzás három-szintű közösségekben a „zöld világ” elméletet eredményezte, ami a növény és herbivor szervezetek viszonyával foglalkozó ökológusok táborát meglehetősen felkavarta. Egyesek számára igazoltnak látszott, hogy az óriási primer produkció jelentős része herbivor hatás nélkül detritusszá válik, mások számára nyilvánvaló volt, hogy ez a szemlélet a sokféle herbivor-hatás összemosása, melyek egyenként rendkívül jelentősek lehetnek populációs és közösség-szintű folyamatokban. A paradoxon az elmélet kapcsán a lombozat herbivorok általi relatív érintetlensége és a tapasztalatok (a „nem minden ehető, ami zöld”) között feszült, hiszen Hairstonéknak még nem sok fogalmuk lehetett a növényi kémiai diverzitásról és annak szerepéről a közösségekben.

A herbivorok közösségeken belüli szerepével összefüggésben legalább két fontos kérdést tehetünk fel: (1) milyen jellegű és mekkora hatása van a különféle típusú és erősségű herbivorának a közösség szerkezetére és folyamataira, (2) a herbivor szervezetek milyen viszonyban vannak egymással és más (esetleg őket) fogyasztó szervezetekkel, mely ismét közösség-szerkezeti változásokat eredményez. Mindkét kérdés nehéz, mert direkt és indirekt kapcsolatok mátrixába merítve jelennek meg.

A növényevő szervezetek (elsősorban a legelés) jelentősége a növényi közösségek szerkezetének és diverzitásának alakításában és fenntartásában tapasztalati úton is nyilvánvaló, és jól dokumentált (Harper 1977), bár ezen belül a rovar herbivorok hatása a florisztikai kompozíció megváltoztatásában nem egyértelmű (Brown *et al.* 1988). A primer produkció nagyjából 10 %-a kerül elfogyasztásra (Crawley 1983), ami alapvetően a föld feletti zöld tömeget (elsősorban a levélszövetet) érinti, de természetesen nem jelenti, hogy egyedi növények nem pusztulnak el teljesen. Sokkal kevesebb ismert a specifikus növényi szövet fogyasztás közösség-szintű hatásáról, ami – tekintve a herbivor rovarok túlnyomó részének szűk táplálék specializációját – döntő jelentőségű lehet. Az utóbbi csoportba tartoznak a magpredátorok, amely potenciális növényegyedek (magvak) elpusztításával szelektíve befolyásolhatják a kompozicionális és szukcesszionális változásokat olyan proximális hatásokkal, mint pl. magszám-limitáció pre-diszperzális stádiumban, vagy a magbank méretének csökkentése poszt-diszperzálisán. A primer szukcesszióban a nitrogén kötéssel jelentős szerepet játszó pillangósvirágú fajokra gyakorolt negatív hatás visszavetheti, de rés-dinamikai alapon gyorsíthatja is a szukcessziót (Brown *et al.* 1987, Bishop 2002). Magpredátorok azonban nem csak Leguminosae-fajokon élnek, ezért egy egész közösségre kiterjedő hatással számolhatunk. A pre-DMP-k hatása eredményeként keletkező relatív mag-abundancia különbségek növényi kompetitív viszonyokat is befolyásolhatnak (Green & Palmald 1975). A hangyaközösségekben előforduló magfogyasztó

(arató, maggyűjtő) fajok megváltoztathatják közösségek lokális szerkezetét, diverzitását és a kompetitív viszonyokat (Gallé 1994, Risch & Carroll 1986). Szelektivitásuk alacsony, amit alapvetően a magméret határoz meg.

A magfogyasztó szervezetek sokat vitatott szerepe a trópusi közösségek növényi fajgazdagságának alakításában a Janzen-Connell-féle (1970, 1971) optimális magdiszperziós és magonc túlélési modellhez kötődik. Az anyanövényről a pre-DMP-k tevékenysége után megmaradt, majd lehulló termések/magvak részben a poszt-DMP-k fogyasztásának esnek áldozatul, részben az anyanövény gátló hatása következtében esélyük sincs a felnövekedésre. A magszóródási görbe tipikusan meredek, kevés mag jut el távolabbi biztonságos csírázási helyekre (adott esetben a termésfogyasztó, de magvakat kiürítő szervezet tevékenysége folytán). A magszóródási görbe és az egyre távolabbi alkalmatlan helyeken növekedő mortalitást leíró görbék egyítésével megkapható az az optimális távolság az anyanövénytől, ahol a rekruták száma maximális lesz. Mivel ez a folyamat a foltosság ellen hat, nagy lokális fajgazdagság alakulhat ki [Janzen (1980b) 975 kétszikű fajt említ vizsgálati területén]. A modell érvényessége azonban korlátozott, mert a fajgazdagság alakításában más faktorok is közrejátszanak (Hubbell 1980), de egyéb alapokon is kritizálták (Fowler 1979). A modellek mindkét, a janzeni és hubbelli, lehetőséget támogatják (Nathan & Casagrandi 2004).

A közösség működtetésében résztvevő herbivor szervezetek, és specifikusan a magfogyasztók, kölcsönhatása viszonylag jelentős figyelmet kapott. Brown és munkatársai (1986) sivatagi rágcsáló fajok (főként *Dipodomys*) és maggyűjtő hangyák forrásversenyét mutatták ki. A poszt-DMP fajok területenként változó faji összetételben alkottak különböző méretű guildeket, melyek szerveződését befolyásoló hatások jellegére nézve jelentősen eltérő vélemények alakultak ki. A mára általánossá vált guild kifejezést egy sor hasonló funkcionalitást leíró fogalom előzte meg, többek között Balogh (1953) nevezetes munkájában is megtalálhatjuk (syntrophium). A közösségek építőköveinek tartott guildek talán a legérdekesebb és legnehezebb kérdést vetik fel: milyek kényszerek eredményeként és hogyan szerveződnek ezek a csoportok? A Diamond (1975) munkájához kapcsolódó viták hozadéka a ma használatos null-modell és randomizációs eljárások jelentős része. A közösségek szerveződési folyamataiba való bepillantás lehetősége azonban szélsőségesen megosztja az ökológusokat az alternatív közösségek, a sztochasztikus vagy determinisztikus szerveződési folyamatok tekintetében (Weiher & Keddy 1999). A fajok közötti verseny már nem az egyetlen és szükségszerű szervező/struktúráló erő.

A pre-DMP guildek szerveződését befolyásoló hatásokról semmit sem tudunk. Zwölfer kutatásai (1979-2004) a Cardueae virágfejekben élő Tephritidae guildek szerveződéséről csak valószínűsítik, de nem bizonyítják a verseny szerepét.

### ***Magpredátorok és gazdanövényeik evolúciós kapcsolatai és stratégiái***

Ehrlich & Raven (1964) nagy jelentőségű munkája hatásaként több tanulmány foglalkozott a herbivor rovarok és tápnövényeik evolúciós kérdéseivel (Jermy 1976, 1984, 1991, 1993, Futuyma & Slatkin 1983, Thompson 1994, 2005). Napjainkig csaknem 20 közlemény tárgyal részletes filogenetikai összehasonlítást a rovarok és tápnövényeik között. A rovar-növény koevolúciós kapcsolat, Ehrlich & Raven cikkének értelmezése szerint, olyan szoros, reciprok evolúciós kölcsönhatás, melyben egy adott növényfaj, a fiziológiai sajátosságait és ökológiai toleranciáját megváltoztató mutációk következtében, időlegesen megszabadul az őt fogyasztó rovarfajok szelektív nyomása alól és egy új adaptív zónába jut, melyben mentes a herbivorjaitól. Ebben a herbivor-mentes zónában radiációs folyamatok eredményeként új

növényfajok keletkeznek. Egy idő múlva (evolúciós időskálán mérve természetesen), a korábbi rovarfaj(ok)ban keletkező mutációk közül azok jelentenek szelekciós előnyt a hordozójuk részére, melyek alkalmassá teszik a most már megváltozott növényfaj(ok) fogyasztására. Az újonnan keletkezett herbivor is, a többi rovarfaj forrásversenyétől mentes zónába kerülve radiálhat. A modell alapján a két fél részéről ismétlődő lépések és válaszlépések következtében a leszármazási kladogramon egymásnak „megfelelő” növény- és rovarfajokat láthatunk. A hipotézis azzal a feltevessel él, mely szerint a növényben jelenlévő és a rovar fogyasztása elleni rezisztencia-gének szelekcióját a rovar végzi, melynek eredményeként az nem lesz elérhető számára egy idő után. És viszont, a növény a rovar mutációinak szelekcióját végzi, melynek eredményeként ismét fogyaszthatóvá válik számára az új növényfaj. A lépésekben zajló reciprok szelekciós kölcsönhatás jellemzi azt a populáris értelmezést, mely szerint a két fél között „fegyverkezési verseny” zajlik, amelyben a növényfaj egy adott lépésére („megszökés”), a rovarfaj hasonló lépéssel („utolérés”) válaszol. E folyamat eredménye lenne a növények hatalmas kémiai sokfélesége is, melynek a korábbi feltételezések szerint egyetlen (a „reason d’être”, Fraenkel 1959), mai felfogás szerint inkább egyik legfontosabb, funkciója a herbivor elleni védelem. A növényi biokémia mindenesetre kritikus eleme a két csoport közötti kapcsolat alakulásának.

Néhány kivételes esetben meglepően magas fokú egyezés (filogenetikai kongruencia) jelentkezik faji szinten a két résztvevő fél között, azaz közel rokon rovarfajok közel rokon növényfajokon élnek (Mitter *et al.* 1991, Farrell & Mitter 1990, 1998), az esetek többségébe viszont éppen a megegyezés hiánya a figyelemre méltó. A szoros filogenetikai megegyezést a koevolúció bizonyítékának tekintik (Farrell & Mitter 1993), míg a kongruencia hiánya a koevolúció hiányát is bizonyítja (Jermy 1976, 1984, Futuyama & McCafferty 1990, Menken *et al.* 1992, Schoonhoven *et al.* 1998, Wahlberg 2001).

Ehrlich & Raven (1964) elméletében – ahogy arra Jermy (szóbeli közlés) rámutat – a legsúlyosabb félreértés, ami annak érvényességét alapjaiban kérdőjelezi meg, a makro- és mikroevolúciós folyamatok összemosása. Makroevolúciós lépés a növény-rovar viszonyban az új növény- vagy rovarfajok megjelenése mutációkat követően, a mikroevolúciós folyamatok pedig a két résztvevő közvetlen kölcsönhatásaként megjelenő változásokat jelenti [pl. szőrözöttség növekedése, egy adott kémiai anyag mennyiségi változása a növényben, táplálkozásra nem alkalmas nekromassza növekedése a növényi szövetekben, növényi anyagok aktív szállítása a rovar táplálkozásának helyére, szövetburjánzás stb. (ezek az ún. növényi ellenálló képesség, rezisztencia, tulajdonságok)]. A kétféle folyamat között óriási különbség van. Míg a makro-léptékű változások olyan mutációk eredményei, melyek keletkezésére a rovarnak nincs befolyása, addig a mikro-szintű változások már meglévő allélek „előhívását” vagy gyakoriságuk növelését jelenti. A koevolúciós elmélet implicite helytelenül feltételezi, hogy a herbivor rovarok szelekciós nyomása hozza létre a makroevolúciós lépések feltételeit, a növényi mutációkat, ami alapjaiban hibás nézet.

A pre- és poszt-DMP-növény kapcsolatok széles spektrumát kínálják a koevolúciós indíttatású magyarázatoknak és az adaptacionista csapdáknak (Gould & Lewontin 1979), melyek valóban szokatlanul magas gyakorisággal jelennek meg. Janzen, akinek minden írását áthatja a faj- és közösség-szintű koevolúció gondolata, elég tárgyilagos tud lenni, hogy óvjon a túlzott koevolúciós belemagyarázástól (Janzen 1980a). Ennek, a divatos és tartalom nélküli használaton túlmenően, valószínűleg egyik fenntartója a közismert füge-fügedarázs kapcsolat, melyben egy pre-DMP szervezet mutualisztikus szerepben is megjelenik (Bronstein 1992). Annak ellenére, hogy Janzen nyomán a magpredáció körében, a magméret vs. magpredátor méret, kémiai anyagok a magban vs. magpredátor elkerülés, mag endospermium vs. szilárdító szövet arány az

MP jelenlétében, egy vs. több magvú termés, predátor szatiáció és mások a mikroevolúciós változások szintjén jelennek meg, egy sor kutató számára a koevolúció nyilvánvaló esetei. Amennyiben genetikai variabilitás kíséri ezeket a tulajdonságokat, a MP-k fokozhatják vagy csökkenthetik fenotipikus megjelenésüket. Nem kizárható azonban, hogy olyan növényi reakció normákról van szó, amelyeket más szervezetek csak kihasználnak. Míg a mikroevolúciós szinteken a kísérletezés is lehetséges (pl. Mauricio 2001), makroevolúciós növény-rovar viszonyok csak a törzsféjlődési kapcsolatok gondos elemzésével valószínűsíthetők.

A pre-DMP szervezetek és specifikusan a bruchida-fajok tápnövény-viszonyainak és a specializáció mértékének felderítése alapvető jelentőségű a makroevolúciós kapcsolatok jellegének megítélésében. Janzen több cikkben (1974, 1980b) foglalkozik a costa ricai lombhullató erdőségek bruchida fajainak specializáltságával. Míg az első közleményben 300 növényfaj, a másodikban 975 (kétszikű) vizsgálata alapján kapta ugyanazt az eredményt: mindkét alkalommal legalább 100 fajban voltak található bruchida, ormányos és cincér magfogyasztók (kb. 110 faj). A korábbi vizsgálatban a bogarak 90 %-a, az utóbbiban >75 %-a egyetlen növényfajban élt. A kb. 100 növényfaj 60 %-ában egy, 25 %-ában kettő, 11 %-ában három, 4 %-ában négy és egyetlen fajban 5 bogárfaj élt. Mivel a növényfajok és a bogárfajok egymás között, külön-külön nem, vagy csak korlátozott mértékben voltak rokonok, az eloszlásuk (63 % Leguminosae, 11 % Convolvulaceae, a maradék 26 % megoszlott további 10 növény család között, a magpredátor bruchidákat illetően pedig eltérő génezok, mint a csak Convolvulaceae-ből előkerült *Megacerus*, a több növény családban élő *Amblycerus*, a *Cassia*-fajokban élő *Sennius*, a *Lonchocarpus*-okkal rokon pillangósokban élő *Ctenocolum*, valamint a *Mimosa*-fajokat fogyasztó *Merobruchus*) szinte bizonyosan egy inkongruens kapcsolatra enged következtetni. Ezt különösen a több növény családban táplálkozó *Amblycerus* erősíti meg. Ilyen és hasonló eloszlások jellemezhetik a mai ismert növény-rovar kapcsolatok többségét és erősítik meg a szekvenciális evolúció (Jermy 1976, 1984, 1993) valószínűségét. Ebben a folyamatban a növényfogyasztó rovar mikroevolúciós-szinten módosíthat növényi fenotipikus sajátosságokat, de a növény makroevolúciós változásait nem okozhatja, hanem csak követheti.



## 1.1 Célkitűzések

A vizsgálatok tárgyát, tágabb értelemben, azok a magfogyasztó rovarfajok képezik, melyek – a jelenlegi taxonómiai állásfoglalás szerint – a Coleoptera rend, Chrysomelidae családjának, Bruchinae alcsaládjában a *Bruchus*, *Bruchidius*, *Acanthoscelides* és *Megabruchidius* génuszokba tartoznak, a Kárpát-medencében előfordulnak és tápnövényeik kizárólag a Leguminosae család fajai közül kerülnek ki.

Az értekezés *átfogó* célkitűzése sokrétűen bemutatni a Kárpát-medencében természetes és mesterséges körülmények között megtalálható pre-diszperzális magpredátor (elsősorban a Bruchinae alcsaládba tartozó) fajok és Leguminosae tápnövényeik kapcsolatát az egyedi magatartás, a populáció- és közösség-szintű szerveződés és tápnövényeikhez fűződő evolúciós viszonyuk alapján.

A következő kérdésekre kerestem a választ:

1.1.1 Van-e szerepe a babzsizsik (*A. obtectus*) áltojócsövének a tojásrakási hely kiválasztásában, közelebről, negatív jellegű ingerek érzékelésében?

1.1.2 Milyen széles és milyen jellegű a gátló és stimuláló ingerek köre, melyek a babzsizsik tojásrakását befolyásolják? Miként befolyásolják másodlagos növényi anyagok a tojásrakást?

1.1.3 Mi a különbség az abszolút és relatív tojásrakási tesztekben mutatott válaszok között?

1.1.4 Milyen viselkedés-elemek építik fel a babzsizsik tojásrakási magatartását?

1.1.5 Milyen tojásrakási mintázatok jelentkeznek egyedi és populációs-szintű tesztekben, homogén és heterogén ingerkörnyezetben?

1.1.6 Van-e összefüggés a másodlagos növényi anyag-csoportok rokonsági viszonyai és a babzsizsik tojásrakására gyakorolt hatásuk között?

1.1.7 Befolyásolja-e az előzetes tapasztalat a tojásrakási viselkedést és választ többválasztásos ingerkörnyezetben?

1.2.1 Mi a maghéj és az endospermium jelentősége a babzsizsik tojásrakásában és a lárva fejlődésében?

1.2.2 Miként befolyásolják másodlagos növényi anyagok a babzsizsik lárva túlélését?

1.2.3 Optimális-e a kapcsolat a babzsizsik nőtény tojásrakási preferenciája és a lárvális performancia között táp- és elfogadható nem-tápnövényeken?

1.3.1 Milyen magfogyasztási mintázatok tapasztalhatók természetes körülmények között néhány pre-diszperzális magfogyasztó tápnövényén?

1.3.2 Kimutatható-e populáció dinamikai hatás egy egynyári gazdanövény és pre-diszperzális magpredátorának viszonyában?

1.4.1 Kimutatható-e interspecifikus verseny a *Vicia tenuifolia*-ban élő bruchida pre-DMP guild tagjai között különböző forrásszinteken?

1.4.2 Hogyan befolyásolja egy pre-DMP faj túlélését az interakciós táplálkozási hálózat többi tagja?

1.4.3 Milyen szerveződési szabály mutatható ki a *V. tenuifolia*-n élő pre-DMP guildok résztvevői között?

1.5.1 Kisebb magméret felé szelektálják-e a kárpát-medencei Leguminosae-fajokban élő pre-DMP bruchida-fajok a gazdanövényeiket?

1.5.2 Kongruens tápnövény-rovar viszonyokat tükröznek-e a kárpát-medencei Leguminosae-fajokban élő pre-DMP bruchida-fajok?

1.6.1 Milyen növény és magpredátor stratégiák mutathatók ki két, élelciklusában lényegesen eltérő, *Vicia*-fajnál?

## 2 A babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*) tojásrakó hely/tápnövény választásának magatartási aspektusai

### Bevezetés

Az 1. fejezetben leírt elméleti jelentőségű megállapítások egy részének, különösen a tojásrakást irányító ingerek jellegének és az (ál)tojócső relatív jelentőségének vizsgálatára, kiváló objektumnak bizonyult a babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*, Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae), egy oligofág faj, melynek tenyésztetősége nagy előnyt jelentett. Az ilyen jellegű vizsgálatokra azért is különösen alkalmas volt, mert az imágója nem táplálkozik (kivéve mézes víz felvétele, amely nem csak az élettartamot, hanem a lerakott tojások számát is megnöveli). Az életciklusának egyik része zárt helyen (raktárban) zajlik és folyamatos szaporodást tesz lehetővé, ha a körülmények megfelelőek. A másik része szabadföldi, ez a tápnövény felkeresésével és tojások elhelyezésével kapcsolatos a megfelelő érettségű babtermésben (Szentesi 1972a, Jarry 1984). A betakarított magból kelt imágók folytathatják a ciklus valamelyik részét. Az alább kifejtendő szempontjából fontos a tojásrakás folyamata a természetben. A bogár a szabadban csak sporadikusan, a tárolt bab környezetében viszont tömegesen képes áttelelni. A következő évben, augusztusban van alkalma tojásrakásra. Ekkor a bab félig száraz termésén, a nem felnyíló (ventrális) varratvonalon rág nyílást. A bab megtalálását követően, az explorációs körbejárás után kezd meg a rágást, melyet a nyílás növekedésével rendszeresen félbeszakít, mert az áltojócsővel ismétellen ellenőrzi annak átjárhatóságát. A magatartás-sor: rágás, megfordulás vagy testhossznyi továbbhaladás és az áltojócső belepróbálása a nyílásba, majd újabb rágás kezdődik. A szekvencia mindaddig ismétlődik, ameddig a nyílás mérete alkalmas lesz arra, hogy azon keresztül a termés belsejébe 8-10 tojást rakjon le. A bogár kb. 30 érett petét hordoz kikeléskor (Huignard 1970). A tojásokat kopula után 2-3 napon belül lerakja, de nem ragasztja őket a magra. Az első stádiumú lárva lábakkal rendelkezik, amelyeket az első vedléskor elveszít. Ez nagy jelentőségű témáink szempontjából, mert így nem csak a nőstény, de a lárva is aktívan választhat különféle minőségű táplálékok köréből. Kedvező körülmények között, a nyár végén kikelő bogarak különféle Leguminosae-fajok kipergett és a talajon fekvő magjaival is találkozhatnak és egy választási helyzetben rakhatnak tojásokat. A populáció túlnyomó része ellenben a babbal raktározó helyekre kerül, ahol esetenként ismét lehetőségük van többféle mag közötti választásra. Az alább ismertetésre kerülő laboratóriumi kísérletek tehát nem mesterségesek abban a tekintetben, hogy a természetes körülmények között is előforduló választási lehetőségeket vizsgálják.

A babzsizsik ismert tápnövényei a Phaseoleae tribuszban találhatók. Ezek közül Európában csak két közel rokon babfaj ismert, a közönséges bab, *Phaseolus vulgaris*, és a tűzbab (Juliska bab), *Ph. coccineus*, melyekben a bogár rendszeresen fejlődik. Előfordulása a *Glycine*, *Lablab* és *Vigna* génezok növényfajaiban valószínűleg kényszerkörülmények eredménye. További, alkalomszerű fertőzések ismertek a *Lupinus* (Genisteeae tribusz), *Cicer* (Cicereae), *Vicia*, *Lens* és *Lathyrus* (Fabeae) fajokból (Vukasović *et al.* 1961, Basky 1977, Jermy & Szentesi 1978, Leroi & Jarry 1981, Jarry & Bonet 1982, Hamraoui & Regnault-Roger 1995).

Az értekezésben tárgyalt növényfajok jellemzésére/minősítésére De Boer & Hanson (1984) besorolását követem: csak azok a növényfajok a tápnövények, melyek teljes mértékben lehetővé teszik a faj fejlődését, rendszeresen szolgálnak ekként, és életképes populációt tartanak fenn (*Ph. vulgaris* és *Ph. coccineus*). A második csoportot, az elfogadható nem-tápnövényeket azon növényi taxonok alkotják, melyek nem elérhetők rendszeresen, csak alkalmanként (akkor is

legtöbbször kényszer körülmények között) használják őket, és bár néhány bogár kifejlődik, a lárva mortalitás nagyon magas, a fejlődési idő jóval hosszabb. A harmadik csoport, a nem-elfogadható nem-tápnövény, azokat a növényfajokat foglalja magában, melyek tápérték szempontjából nem adekvátak, esetleg toxikusak, és a babzsizsik sohasem használja őket tápnövényként, bár alkalomszerűen tojásrakás előfordulhat rajtuk.

Célszerűnek látszott tehát, más fajokon végzett előkísérletek után (Jermy 1965), a gátló ingerek hatását részletesebben megvizsgálni egy olyan faj bevonásával, ahol a nőstény nem a saját táplálkozása (a táplálék alkalmassága) alapján dönt az utódok táplálékáról, hanem – a hipotézisünk szerint – valószínűleg a tojócső receptoraiból származó inputok is jelentős szerepet játszanak. Szükségesnek látszott azt is megvizsgálni, hogy a szerves és növényi eredetű szerves anyagok köre milyen szerepet játszik a tojásrakási hely kiválasztásában. A gátló anyagok nem csak a nem-tápnövényekből származhatnak, hanem az állat maga is termelhet olyan vegyületeket, melyek befolyásolják más egyedek forráskihasználását és egyéb hatásaik is vannak. Az ilyen, tágabb értelemben vett epideiktikus feromonhoz hasonló anyag(ok) vizsgálatára is sor került. Teljes mértékben ismeretlen volt tojásrakási magatartása, valamint választási lehetőséget kínáló és anélküli tesztekben mutatott válaszai, melyekkel a preferencia mechanizmusába kívántunk bepillantani. Többek között, arra a kérdésre is kerestük a választ, hogy változik-e a magatartás egy több-választásos arénában elhelyezett ingerek vonatkozásában, ha egy naiv nőstény előzetesen egy nem-tápnövényen szerez tapasztalatot („kondicionálódik”)?

## 2.1 Stimuláló és gátló ingerek jelentősége a tojásrakási hely választásban

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

- Szentesi, Á. 1976. The effect of the amputation of head appendages on the oviposition of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae). *Symposia Biologica Hungarica* 16, 203-209.
- Muschinek, G., Á. Szentesi & T. Jermy. 1976. Inhibition of oviposition in the bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say, Col., Bruchidae). *Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 11, 91-98.
- Jermy, T. & Á. Szentesi. 1978. The role of inhibitory stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et applicata* 24, 458-471.
- Szentesi, Á. 1981. Pheromone-like substances affecting host-related behaviour of larvae and adults in the dry bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. *Entomologia experimentalis et applicata* 30, 219-226.
- Szentesi, Á. 1983. Inhibition of oviposition and the boring of larvae into seeds in *Acanthoscelides obtectus*: Laboratory tests. *Proceedings of the International Conference on Integrated Plant Protection* 4, 176-182.
- Szentesi, Á. 1989. Preference for magnesium-treated leguminous seeds in egg-laying bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say, Col., Bruchidae). *Journal of Chemical Ecology* 15, 1545-1558.
- c. munkái, valamint nem publikált kísérletek eredményei.

### Bevezetés és célkitűzések

Jermy (1965) a tojásrakás esetében is a kemoreceptorok kétirányú, aszimmetrikus specializációját tételezte fel, amely arra utal, hogy a kellően erős negatív hatású anyagok képesek magatartási reakciókat az optimális tápnövényen is meggátolni. Előkísérletek több rovarfajon ezt jelezték és számos, az irodalomból összegyűjtött adat (lásd a hivatkozásokat Jermy & Szentesi 1978-ban) is ezt az elgondolást erősítette. Nyilvánvaló volt az is, hogy a gátló hatású anyagok száma igen nagy lehet (a kérdéses rovarfaj specializációjának mértékétől függően) és sem jellegük, sem eredetük alapján nem lehetséges megjósolni a hatásukat. További kísérletekre volt szükség annak tisztázására is, hogy a tojócső milyen mértékben képes önálló döntésre.

Általánosságban a tojásrakási hely kiválasztásában közreműködő receptorok a fejfüggelékeken és a tojócső végén található. Relatív jelentőségük nagyban függ az illető rovarfaj életmódjától. A *Manduca sexta* szenderfaj erre a célra pusztán az antennákat használja (Yamamoto & Fraenkel 1960). A nagy káposztalepke, *Pieris brassicae*, imágója az előtöri láb tibiáján található ízlelő szőröktől származó információt veszi igénybe a tojásrakáshoz, míg a potrohvégen található érzékszervek (elsősorban taktilis szőrök) szerepe lényegtelen. A levél szélén kapaszkodva a lepke az előtöri lábbal „dobol” (az ízlelő szőröket a levél epidermiszhez érinti), a potrohát közben a levél alá görbítve, a fonákra rak egy tojáscsomót. A tojásrakást meghatározó receptorok helyéről megbizonyosodhatunk, ha egy olyan káposzta levelet, melyet előzőleg Bordói-lé (lásd az Appendixet) 1 %-os szuszpenziójával a színén kezeltünk, 40-50°-os szögben egy cserépbe állítunk, a leszálló lepkék nem raknak tojást a levél fonákjára (Jermy & Szentesi 1978). Ismét más rovarfajok teljes mértékben a tojócsőn található érzékszervekre utaltak, mint pl. azok a parazitoid hártványászárnyú fajok, melyek gazdáit rejtve, valamilyen növényi részben fejlődnek (*Dinarmus acutus* fémfürkész és a *Laburnum anagyroides* magjában fejlődő zanótsizsik lárva, lásd az 5.2 pontot). A gyümölcslegyek, pl. a karib-tengeri gyümölcslegy, *Anastrepha suspensa* (Tephritidae), áltojócsővükön keresztül kitolható lándzsaszerű tojócsővükkel végeznek próbaszúrásokat gyümölcsökön, annak tojásrakásra való alkalmasságát ellenőrizendő (Szentesi *et al.* 1979). A tojásrakó cső végén besüllyesztett kémiai érzékszervek láthatók (2.1 ábra). A kialakult kép mégis az, hogy a tojócső általában nem továbbít döntő információkat a központi idegrendszer számára (Schoonhoven 1983).

Pouzat (1970, 1975) a babzsizsik tojásrakási viselkedésének megfigyelése során a palpus maxillaris kiemelt szerepét figyelte meg. Saját előzetes vizsgálataink ugyanezt indikálták. Az antenna és a labiális tapogatók szerepét azonban nem lehetett kizárni, ezért megvizsgáltuk, hogy ezek hiánya mennyiben befolyásolja a tojásrakást gátló anyaggal kezelt magvakon. Egy másik hipotézis értelmében, az a helyzet, amelyben intakt nőstények nem-kezelt magvakról nyerhetnek információt, miközben tojásrakásuk gátló anyaggal kezelt felületen történik, a tojócsőn található érzékszervek bizonyos mértékű autonómiáját bizonyítaná.

Magunk azt találtuk (Szentesi 1976), hogy a csak maxillaris tapogatóval rendelkező, vagy a fejfüggelékek tekintetében teljesen amputált nőstények is még képesek voltak a kezeléseket megkülönböztetni, ez azonban nem volt olyan erőteljes válasz, mint az intakt nőstényeké. Amíg a fejfüggelékek normális stimulus-környezetet észlelnek, az áltojócsővön valószínűleg jelen lévő (2.2 ábra) kemoreceptorok nem jelzik gátló anyagok jelenlétét (Jermy & Szentesi 1978). Az áltojócső végén található nagyobb szőrök (2.3 ábra) szerepe igen nagy valószínűséggel a tojócső helyzetének érzékelése a tojásrakás során az aljzathoz és a maghoz képest (Pouzat 1975).

Az ebben a fejezetben vizsgált vegyületek esetében mind választási (a továbbiakban *relatív*), mind pedig választási lehetőség nélküli (a továbbiakban *abszolút*) tesztekre sor került, és annak a kérdésnek a megválaszolására szolgáltak, hogy azok a vegyületek, melyek a kezeletlen kontrollal vagy egy másik vegyülettel együtt kerültek tesztelésre, önmagukban is hasonló választ váltanak-e ki? A relatív és abszolút tesztek hatását, hasznosságát és érzékenységét illetően eltérő nézetek uralkodnak az irodalomban. Egyesek (pl. Courtney *et al.* 1989) a választási és különösen a többszörös választási teszteket nem tartják reálisnak, mert az állat egy anyag relatív, a többihez mért jelentőségét méri. Ilyen helyzetben egy széles tápnövényű faj kevésbé fogja kedvelni a tápnövény hierarchiában legelöl álló növényt, bár ez nem kevésbé elfogadható egy polifág, mint egy specialista számára (ha annak is a tápnövénye és hasonló körülmények között összehasonlítást végzünk). Helyette az abszolút tesztet, vagy a szekvenciális tesztet (Singer 1986) ajánlják. Mások (pl. Mayhew 1998) a relatív tesztet javasolják, kiemelve, hogy az abszolút tesztek inkább a vizsgált populáció egyedi fekunditás-varianciáját mérik és azok az egyedek

nagyobb súlyt kapnak a statisztikai értékelésekben, amelyek több tojást tojnak. Továbbá, a több-választásos relatív tesztekben nem egyszerre valósul meg a választás, hanem szekvenciálisan. Valószínű, hogy ez a természetben is így van és Juhász-Nagy (1972, 1979) képszerű leírásával élve, bináris (igen/nem) döntések sorozatában valósul meg a válogatás. Magunk már jóval korábbi munkák során relatív tesztek alkalmaztunk és így Mayhew felfogásához állunk közelebb, különösen azért, mert a babzsizsik tojásrakási magatartása eltér sok rovarétól abban, hogy a nőstények inert, inadekvát vagy csak „részleges” ingerek (pl. üveggolyó) hatására is hajlamosak tojásokat lerakni. Ennek ellenére, majd minden anyagot abszolút tesztekben is megvizsgáltunk. A relatív tesztek alkalmazása mellett döntött nem utolsó sorban a tanulási kísérletek során végzett megfigyelések tapasztalata is: a bogarak igen érzékenyen reagáltak több inger jelenlétére és sokrétűbb magatartási válaszokat adtak, mint abszolút tesztekben (lásd később).

Az alább következő eddig nem- vagy csak részben publikált kísérletekben *felületükön kezelt* babmagvakat, ill. bab endospermium-alapú „mesterséges magvakat” használtunk abszolút és/vagy bináris relatív tesztekben a tojásrakási válasz mérésére, az anyagok tojásrakásra gyakorolt hatásának vizsgálatára. A két vagy több-választásos tesztek esetében (lásd a 2.2 részt) viszont a választás lehetőségéből adódó viselkedés a vizsgálat tárgya. Ingerek összehasonlítására **csak** abban az esetben kerül sor, ha abszolút és relatív tesztekben egyaránt vizsgálatra kerültek.

### 2.1.1 Anyagok és módszerek

#### Vegyületek, koncentrációk, extraktumok

Az anyagok vizsgálatát, egyes esetektől eltekintve, mindig tiszta bab magvak felületi kezelésével végeztük. 40 g babra 1 ml vizes vagy más (etilalkoholos, acetonos), molos vagy súlyszázalékos koncentrációban készült oldatot/szuszpenziót pipettáztunk, majd folyamatosan rázogatva az edényt, meleg levegőáram alatt a magvakra szárítottuk az anyagokat. Az edény falán visszamaradt és a magvakra rászáradt anyagmennyiség meghatározását a  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  esetében Dr. Végh Antal kémikus végezte el: eszerint 0,397 mg/mag és 0,234 mg/cm<sup>2</sup> értékeket kellett figyelembe venni egy 0,2 M oldat esetében. Általánosságban a molos koncentrációnak megfelelő nagyságrendű, azonban mg-ban kifejezett veszteséggel kellett számolnunk. A megvizsgált vegyületeket, az alkalmazott koncentrációkat és a vegyületek sajátosságai miatti esetleges módszertani eltéréseket lásd az egyes táblázatokban.

A stimuláló ingerek elsősorban a tápnövény különböző részeivel (termésfal, maghép, endospermium) függnek össze, de jelentős szerepet játszik a szerves anyagok sorában talált egyetlen erősen stimuláló anyag, a magnézium szulfát is, amelyet sokrétűen teszteltem. A növény extraktum készítési módját lásd az Appendix Általános módszerek pontjában.

#### A mesterséges magvak készítése

Két változatban készültek (lásd az Appendixet). A nedves eljárásban készült mesterséges magvakat piluláknak, a száraz módon készületeket tablettáknak nevezem. A megkülönböztetésre azért van szükség, mert a nedves eljárás során, annak ellenére, hogy a pilulákat elkészítésük után azonnal kiszárítottam 30-35 °C-on, nem lehetett az arra hajlamos vegyületek hidrolízisét vagy oxidációs folyamatokat kizárni.

A pilulák egy részébe érett és száraz babbüvely összedarált termésfalát (perikárpium, BTHP) és annak extraktumát juttattam. Ezek kizárólag a tojásrakás céljára készültek; mag eredetű anyagot (endospermium port) nem tartalmaztak.

### Anyagok tesztelése

A kísérletek túlnyomó részében *kettős (bináris) választási* tesztet alkalmaztunk. Egy 10 cm átm. Petri-csészét (üveg, vagy egyszeri használatú műanyag) 4 (esetenként több) részre osztottunk paraffinnal beragasztott papír (Dipa) válaszfalak segítségével, melyek megakadályozták a különböző minőségű ingerek (kezelt magvak vagy más) keveredését, de az állatok szabadon közlekedhettek a cikkelyek között. A cikkelyekbe, azokat teljesen kitöltő, azonos számú, de egy rétegben lerakott magot helyeztünk, a két-két szemközti részbe ugyanazt az ingert. Ezzel edényenként 2-2 ismétlés keletkezett, amit értékeléskor összevontunk, mert pszeudoreplikációknak minősültek. A hatást a lerakott tojások száma alapján értékeltük (rendszerint 10 nőstény és 10 hím bogár élettartama alatt).

### Statisztikai értékelés

A kettős (bináris) teszt elnevezés azt jelentette, hogy mindig 2-féle ingert teszteltünk (egy kezelt és egy kontroll), függetlenül a tesztedény beosztásától (a cikkelyek számától). A statisztikai értékelésre a kezelések függetlenségének hiánya miatt (lásd ezt részletesebben kifejtve: Szentesi & Jermy 1999), az ún. diszkriminációs kvocienst (DQ, David & van Herrewage 1970), illetve páros t-tesztet használtunk. Az előbbi kiszámítására alkalmas képlet a

$$DQ = \left( \frac{E_{Ko} - E_{Ke}}{E_{Ko} + E_{Ke}} \right) \cdot 100,$$

ahol DQ a diszkriminációs kvociens,  $E_{Ko}$  és  $E_{Ke}$  a kontroll és kezelt anyagokra külön-külön lerakott tojások száma. A DQ-t %-ban kapjuk meg, eredmény érték intervalluma [0 ; +100] preferáltság esetén és [0 ; -100], ha elutasítás van. A kapott értékekkel további statisztikai számolásokat is végeztünk.

### 2.1.2 Eredmények és tárgyalásuk

A különféle szerves és szervetlen anyagok tojásrakásra gyakorolt hatása megerősítette Jermynek (1957, 1958, 1961a,b,c, 1966) a táplálék specializáció aszimmetriájára vonatkozó megállapítását. A tojásrakási magatartásra tehát ugyanaz az elv érvényes: ezt Jermy & Szentesi (1978) közleményében (mely a megjelenése óta 2006-ig bezárólag 42 idézetet kapott), valamint a még nem publikált és itt tárgyalásra kerülő eredmények egyaránt megerősítették. A gátló anyagok igen sokfélék, természetes és mesterséges eredetűek egyaránt lehetnek. Más fajokon is végzett hasonló vizsgálatok eredményeként nyilvánvalóvá vált az is, hogy minden faj tojásrakását negatívan befolyásoló, általánosan előforduló anyag viszont nem található. Az egyes növényfogyasztó rovarfajok esetében külön-külön kell megvizsgálni azon vegyületek körét, melyek gátolhatják a tojásrakást, továbbá egyszerű és általános szerkezet-hatás összefüggések nem valószínűek (Szurdoki *et al.* 1991). A fajok száma szempontjából az egyik legszélesebb hatású anyagnak a rézszulfát bizonyult. A babzsizsik szignifikánsan több tojást rakott a kezeletlen magvakra, mint a  $\text{CuSO}_4$ -tal kezeltre (0,2 M oldattal kezelt magvak esetében a tojások >93 %-át a kontroll babokra rakták) és a vegyületnek a fekunditásra is szignifikáns hatása volt (Muschinek *et al.* 1976). A réztartalmú vegyületek közül nem csak a szulfát, hanem egy sor más vegyület [rézoxid, réz(I)klorid, réz(II)klorid, Bordói-lé] is negatív hatást gyakorolt (Jermy & Szentesi 1978 és a 2.1 táblázat), ami azért is figyelemre méltó, mert nagyobb részük vízben nem oldódó és a nem-disszociáló jellegükhöz képest jelentős hatást mutattak.

A réz mellett a vizsgált szerves vegyületek (Jermy & Szentesi 1978, III. táblázat és 2.1 táblázat) túlnyomó többsége gátló hatású volt a tojásrakásra, kivéve a Ni és Cd vegyületeket,

melyek semlegesek vagy marginálisan gátló hatásúak voltak. Az egyetlen lényeges stimuláló hatás a  $\text{MgSO}_4$ -tól származott (lásd alább). A táblázat adatait tekintve sem a kation, sem az anion jelleg vagy egyéb sajátosságok nem emelnek ki vegyületeket, valamennyi csoportban előfordulnak jobban vagy kevésbé hatásos anyagok.

A magnézium szulfát jelentős mértékben stimulálta a tojásrakást, és egyben csökkentette a mozgásaktivitást (Szentesi 1989). A bab magvak felületére felvitt  $\text{MgSO}_4$  koncentráció-függő módon maximumot okozott a tojásrakásban (2.4 ábra). Más Mg-vegyületek nem fejtettek ki hasonló hatást. Negatívan befolyásolták a tojásrakást egyéb szulfát-vegyületek, vagy maga a  $\text{SO}_4^{2-}$  ion is. Ugyanakkor a pozitív hatás a tojásrakáson nem jelentkezett abszolút tesztben, csak relatívban. Az atomabszorpciós Mg meghatározás nem jelzett kiemelkedően jelentős Mg-tartalmat a tojásrakás szempontjából preferálnak nevezhető Leguminosae-fajok magjaiban, de ezeknek a magvaknak kezelése  $\text{MgSO}_4$ -tal szignifikánsan emelte a lerakott tojások számát a kontrollhoz képest (Szentesi 1989, 4. táblázat). A babtermés falából készült extraktumhoz való hozzáadása is enyhe emelkedést okozott a tojásrakásban (2.2 táblázat). A tojásrakás 6 nap alatt maximális értéket ér el (2.5 ábra). A  $\text{MgSO}_4$  tojásrakást serkentő hatása azt bizonyította, hogy ilyen jellegű anyagokat nem csak a természetes növényi vegyületek között találhatunk.

A  $\text{MgSO}_4$ -preferencia háttérül két hipotézist vettem fel: az egyik a vegyület szupernormális stimulusként való megjelenése, a másik fiziológiai hatás. A szupernormális stimulus csak az egyébként is pozitív ingerek (bab) hatását fokozza, mert indifferens vagy csak kis mértékben stimuláló szubsztrátumokon (üveggolyó) nincs válasznövelő hatása. A mozgásaktivitást csökkentő hatás a Mg felvételével (mézes-vízbe keverve) kapcsolatos és a neuromuskuláris szinaptikus átvitelre gyakorolt depresszív befolyással kapcsolatos, ami jól dokumentált jelenség (lásd az irodalmi hivatkozásokat Szentesi 1989-ben).

#### Növényi eredetű természetes anyagok hatása a tojásrakásra

A bab terméscfalából készült extraktum igen hatásos stimuláló anyagokat tartalmaz, mely a nagyon rossz ingeranyagként szereplő kontroll (*endospermium nélküli*) pilulák hatását jelentősen megnöveli (2.2 táblázat [1] és [4]). Az extrahálás koránt sem szünteti meg a BTHP tojásrakást stimuláló hatását [2], ami viszont az acetonos eljárás elégtelenségére utal.

A 24 órán át vízben duzzasztott bab magvokról leöntött és friss bab felszínére felvitt folyadék gátolja a tojásrakást [páros t-teszt, kontroll:  $20,3 \pm 3,9$  és a maghéj szűrlettel kezelt bab:  $12,6 \pm 4,1$  (átlag  $\pm$  szórás) tojás per nőstény,  $t = 3,0399$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,0228$ ;  $DQ = -23,7 \pm 19,9$  (átlag és szórás)]. Ez azt jelenti, hogy a maghéjból vízfelvétel során (a) gátlóanyagok jutnak ki (amelyek esetleg kapcsolatban állhatnak azokkal, melyek az L1-re nézve is toxikusak befűréskor (lásd a 3-as fejezetet), vagy (b) stimuláló anyagok bomlanak le. A csak endospermium szűrlettel kezelt babokon is [páros t-teszt, kontroll:  $28,4 \pm 4,9$  és az endospermium szűrlettel kezelt bab:  $14,4 \pm 4,6$  (átlag  $\pm$  szórás) tojás per nőstény,  $t = 5,5980$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,0014$ ;  $DQ = -33,1 \pm 15,4$  (átlag és szórás)] csökken a lerakott tojások száma a bináris tesztben.

A maghéj relatív jelentőségét hangsúlyozza a tojásrakásban az a kísérlet, melyben a maghéjától megfosztott endospermiumra szignifikánsan több tojást raktak a nőstények, mint a maghéjjal rendelkező fél-babszemre [páros t-teszt, csak endospermium:  $41,4 \pm 9,6$  és fél babszem maghéjjal:  $18,4 \pm 7,1$  (átlag  $\pm$  szórás) tojás per nőstény,  $t = 4,4557$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,0043$ ;  $DQ = +38,5 \pm 20,1$  (átlag és szórás)]. Mindkét fajta fél-bab a lapos oldalán feküdt, tehát a felszínnel érintkező felület mérete nem játszott szerepet. Ez esetleg arra utal, hogy a maghéjban olyan anyagok lehetnek, amelyek nem csak a lárvák befűrésát, hanem a tojásrakást is valamennyire gátolják.



A szerves savak, cukrok és alkaloidok (2.3 táblázat) tojásrakásra gyakorolt hatását tekintve, szembevetendő a cukrok semleges vagy enyhén gátló hatása. Ez talán nem meglepő általános előfordulásuk és fagostimuláns jellegük miatt (Bernays & Chapman 1994, Schoonhoven *et al.* 1998). A szerves savak vagy alkaloidok legtöbbje erősen gátló hatású. Figyelembe kell azonban venni, hogy esetenként jelentősen eltérő molekula súlyuk és igen diverz kémiai szerkezetük következtében, azonos koncentrációk mellett sem hasonlítható össze a hatásuk egy szerkezet-hatás koncepció mentén sikeresen. A figyelem inkább arra a nagyfokú diverzitásra irányítható, amit ezek a vegyületek tükröznek.

#### Relatív (bináris) és abszolút tesztek összehasonlítása

Az 2.4 táblázatban csak olyan vegyületek szerepelnek, melyeket mindkét fajta tesztben vizsgáltunk legalább egy közös koncentrációban. Vitathatatlan a relatív tesztek nagyobb érzékenysége, valamint egyes esetekben a két fajta teszt egymásnak ellentmondó eredménye. Ilyen például a 0,1 M rutin és cisz-akonitsav hatása, melyek abszolút tesztben a kontrolléval megegyezők, relatív tesztben erősen gátlók. Ezzel ellentétben mindkét tesztben hasonló hatású a tannin, és részben az atropin. Ez a vegyületekre vonatkozó jelentősen eltérő érzékelési és/vagy agyi értelmezési mechanizmusra utalhat. A relatív tesztek nagyobb érzékenysége nem csak a kontrollal szemben bizonyítható, hanem koncentrációk tekintetében is (2.4 ábra). Az abszolút tesztekben tapasztalható bizonyos fokú homogenitás felveti, hogy valóban fekunditási válaszról van-e szó a magatartási válasszal szemben. A DQ a tapasztalatok alapján igen jól tükrözi a bináris tesztek érzékenységét, független a lerakott összes tojás számától, ami az abszolút tesztben éppen a legfontosabb változó.

#### Konspecifikus egyedektől származó anyagok hatása a tojásrakásra

Az intraspecifikus verseny csökkentésének és a források egyenletesebb felosztásának széles körben alkalmazott módja az élővilágban a források megjelölése. Alapvetően önző magatartás, amely az egyed rátermettségét növeli. Ez különösen nagy jelentőségű limitált, diszkrét forrásegységek esetében. Az ízeltlábúak körében az elterjedtségéről és jelentőségéről Prokopy (1981) közöl összefoglalót. A források jelölésére használt anyagokat epideiktikus feromonoknak nevezzük. A bruchidák körében is meglehetősen korán felvetődött ilyen anyagok használatának lehetősége, pl. a *Callosobruchus maculatus* esetében (Umeya & Kato 1970, Mitchell 1975, Sakai *et al.* 1986).

Egy újabb áttekintés (Nufio & Papaj 2001) különbséget tesz az információk között az alapján, hogy azok a fejlődő utódok jelenlétét jelzik-e, vagy a tojásrakó nőtény utódaira irányulnak. Az előbbit „cue”-nak az utóbbit „signal”-nek tekinti, azaz, ha a lárva jelenlétéből következik a nőtény egyed tojásrakást elkerülő magatartása, akkor az nem minősül jelölő feromonnak/anyagnak. Az utóbbival viszont a nőtény *jelzi* más nőtények számára a forrás foglaltságát.

A babzsizsik esetében erre a jelenségre az hívta fel a figyelmet, hogy a tenyészetek jellegzetes szaggal rendelkeznek, különösen egy új nemzedék kikelését követően. Már a cikk (Szentesi 1981) írása idején ismeretes volt, hogy az ember számára almaszagú anyag a hímek által kibocsátott észter, amely a feltételezések szerint afrodisziákumként a nőtények receptivitását befolyásolja (Hope *et al.* 1967, Horler 1970, Halstead 1973). A szag később eltűnik, melyben a magvak felületére került ürülék és a fejlődő lárvák által termelt anyagok egyaránt részesek lehetnek. Az egy adott populáció-méretnél bekövetkező egyenletes tojás- és lárvabefűrési eloszlás (Umeya & Kato 1970) közvetlen indikátorai lehetnek egy ilyen hatásnak.

A gátló hatás kimutatására a következő kísérletekre került sor bináris relatív tesztekben:

- adult bogarak által már jelölt és jelületlen magvak összehasonlítása,
- szűz és kopulált nőtények és hímek által látogatott magvak összehasonlítása jelületlenekkel,
- a jelölt magvak lemosása és az extraktum felhasználása kísérletekben,
- szűz és kopulált hímekből és nőtényekből készült extraktumok vizsgálata,
- megfigyelések mindkét ivaron a jelöléssel összefüggésben,
- frissen kelt L1 lárvák reakciója a jelölő anyagra,
- mikroorganizmusok hatásának kizárása.

Az eredmények azt mutatták, hogy az *A. obtectus* imágók tojásrakás és a magvakon való mozgás közben olyan anyagokat bocsátanak ki és hagynak a magvakon, amelyek jelentősen gátolnak más nőtény egyedeket a tojásrakásban. Ezek az anyagok vizes és hexános fázisba átvihetők, és ha friss magvakat kezelünk velük, akkor a tojásrakást megakadályozzák. Az anyagok termelése és lerakása nincs összefüggésben sem az ivarral, sem a kopulált vagy nem-kopulált állapottal. Ez természetesen nem jelenti azt, hogy esetleg ugyanazok az anyagok származnak a hímektől és nőtényektől. Emellett további két meglepő eredmény jelentkezett: (1) a hímek is részt vesznek a jelölésben, (2) a lárvákat is befolyásolja a jelölő anyag, melynek kémiai természetét a mai napig nem ismerjük, vélhetően zsírsavak alkotják jelentős részét. A hímek által lerakott anyagok jelentősebb gátlás eredményeztek, mint a nőtényeké. Ez a megállapítás jelentős visszhangot váltott ki (Nufio & Papaj 2001), mert paradox módon jelentkezik annál az ivarnál, melynek a tojásrakáshoz és a forráshasználattal összefüggő jelzésekhez nem sok „köze” van. Mivel egy másik bruchida fajnál is kimutatták (Oshima *et al.* 1973), ezt az előbbi szerzők így kommentálják (p. 278): „It is often not clear if male 'pheromones' are signals in the sense defined above or cues incidentally left by males during general activities on hosts (cues such as frass or associated compounds).” Ebből részben utalás történik arra, amit a kísérletek is feltételeztek, hogy a gátló anyagok alapvetően a defekáció során jutnak ki, ill. az ürülékben található, ami viszont a bogarak állandó mozgása közben mindenhova eljut. Ez azonban teljesen irreleváns a hatás szempontjából, mert az ürülékbe a gátló anyagok éppenséggel egy speciális mirigyből is kerülhetnek, vagy ha ilyen nincs, teljes mértékben közömbös, hogy milyen anyagot használnak a bogarak a „foglaltság” jelzésére. A fenti idézet ugyanakkor sántít abban az értelemben, ahogy a „cue” és „signal” definíciója megállapításra került: a hím által lerakott gátló anyag nem lehet „cue”, mert a tojásrakást megelőzően és közben kerül oda.

További jelentős eredmény volt az első stádiumú lárvák (a továbbiakban L1-k) eloszlására gyakorolt hatás. A hatás azért létezik egyáltalán, mert az L1-k lábakkal rendelkeznek és aktív mozgással egy darabig képesek a legmegfelelőbb mag kiválasztására. Amennyiben ezen gátló anyagokat észlelnek, továbbállnak és érintetlen magvakat keresnek. Bár a bruchidák jelentős testméret változtatást képesek elszenvedni a tápláltság és a tömegesség összefüggése szerint (lásd a 3. fejezetet), mégis a lárvabefűrást is befolyásoló anyag ezt a negatív hatást csökkentheti. Természetesen a jelölő anyagoknak csak egy bizonyos populáció méret mellett van pozitív, az eloszlás mértékét növelő hatása.

## 2.2 Tojásrakási preferencia

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

Szabó S. és Szentesi Á. 1982. Kluszterezési módszer alkalmazása preferenciális magatartási reakciók értékelésére. Nem-publikált előadás anyaga.

Szabó S. és Dobrovolszky A. 1983. A preferencia vizsgálata sokváltozós módszerekkel. Nem-publikált előadás anyaga,

Szentesi Á. és Jermy T. 1999. A preferencia értékelésének problémái. Állattani Közlemények 84, 3-19. c. munkái, továbbá nem publikált kísérletek eredményei.

### Bevezetés és célkitűzések

A bináris relatív tesztek alkalmazásával egy időben már tanulmányozni kezdtük a *több(sok)-választásos relatív teszt* módszertani, értékelési és értelmezési aspektusait (lásd pl. Jermy & Szentesi 1978, vagy a IV. Orsz. Etológiai Konferencián 1982-ben, Szabó Sándorral előadott, de publikációra nem került anyagunkat). Folytatva a megkezdett munkát, tapasztalatainkat egy áttekintő cikkben adtuk közre (Szentesi & Jermy 1999).

A preferencia (továbbiakban P) a különböző objektumokra vonatkozó relatív elfogadások valószínűségének készlete (Singer *et al.* 1992). Két tényezőjét különböztetik meg, az egyik a P-rang, amely az elfogadhatósági sorrendet fejezi ki és tekintettel arra, hogy rendszerint nem szélesen polifág növényevő rovarokról van szó, egy genetikailag rögzült belső (intrinsic) hierarchiát tükröz. A másik a specifikusság, amely az adott objektum irányában mutatott P erősségét jelzi. A P értelmezésére legalább három tudományterület nyomja rá bélyegét: pszichológia-tanulás, táplálékszerzési elméletek és ökológia.

Az első értelmezés a piackutatás, a fogyasztási szokások feltárásában érdekelt alkalmazott pszichológiáé (Irwin 1958), melyben a tanulás kap szerepet. Feltételezi, hogy a preferenciát mutató személy az objektumokat képes megkülönböztetni és a preferencia megvalósulása a kedvelt objektum használatát, vagyis megerősítést (tanulást) jelent. A második az optimális táplálékszerzés koncepcióval kapcsolatos, vagyis a P egyben optimális döntés is. A táplálékszerzési stratégiák determinisztikus változatai feltételezik, hogy az élőlénynek előzetes tudása van az elérhető táplálék féleségekről, ami nem tűnik reálisnak. A harmadik értelmezés az ökológiai kontextusba ágyazott P. Juhász-Nagy (1972, 1979) szerint a P a válogatás folyamatában, elemi bináris (igen/nem) választási lépésekben valósul meg. Juhász-Nagy azt is kiemeli, amit magunk is megfigyelésekkel támaszthatunk alá, hogy a diszkriminációs folyamat szekvenciális lépésekben zajlik, vagyis az élőlények az egyes objektumokat egymás után keresik fel és nincs tudomásuk a teljes elérhető választékról. A válogatási folyamat során tanulásra is sor kerül, mert valamelyik kedvelt objektumhoz kapcsolódó aktivitás egyben megerősítést is jelent.

Az irodalom alapján a leggyakrabban alkalmazott tesztfajta a bináris választási módszer. Akárhány ismétlésben kerül két objektum (kontroll és kezelt) egy térbe, akkor is bináris marad. A valódi többszörös választási kísérletekben kettőnél több, esetenként sok objektum szerepel (több ismétlésben). Eldöntendő kérdés, hogy a teszt méretei egyetlen állategyed, vagy akár egy populáció válaszána mérésére irányul-e. Az előbbi jelentős előnye az egyed magatartásának megfigyelési lehetősége, a másik esetben viszont – feltételezve, hogy az objektumok és a kísérletben szereplő egyedek számát megfelelően állítottuk be – nagy valószínűséggel populációs szintű átlagos választ kapunk, melynek meggyőző ereje nagyobb lehet.

Mindenfajta választási tesztre ellenben érvényes, hogy a felkínált objektumok azonos térben való elhelyezése következtében a kezelések hatása nem független. Emiatt a konvencionális statisztikai eljárások (ANOVA, t-teszt stb.) nem alkalmazhatók. Ez a felismerés az alternatív értékelési eljárások több változatát eredményezte (Chesson 1978, 1983, Manly 1985, 1993, Manly *et al.*

1972, 1993, Horton 1995, Peterson & Renaud 1989, Roa 1992, Lockwood 1998), minden tekintetben kielégítő módszer azonban a mai napig nem elérhető.

Egyszerűségük következtében a preferencia indexek terjedtek el, melyek áttekintését lásd Szentesi & Jermy (1999) cikkében. Az egyik legrégebben kidolgozott és gyakran alkalmazott index a Chesson-Manly alfa-index:

$$\alpha = \frac{n_i}{\sum_{j=1}^K n_j},$$

ahol  $n_i$  egy adott ingerre adott viselkedési válasz értéke (pl. a lerakott tojások száma), az  $\sum n_j$  pedig az összes egyidejűleg jelenlévő ingerre adott válasz összege. Az eredmény érték intervalluma  $[0; +1]$ . Kiszámolása log értékek felhasználásával történik, olyan módon, hogy vesszük az összes ingerre adott válasz log értékét külön-külön, majd ezeket összeadjuk, végül egy adott válasz log-értékét ezzel az összeggel elosztjuk. Egy adott inger tehát ebből az összegből részesedik. Hiányossága, hogy az egyes alfa értékekkel további statisztikai műveletek nem végezhetőek.

Egy másik ajánlott módszer a MANOVA, amely a blokkon belüli korrelációkat is figyelembe veszi, ezért jogosult egymástól nem független változók hatásának számítására. Perspektivikusnak látszik az a megközelítés is, amely azzal a null-hipotézissel él, hogy az objektumokra adott válasz a véletlenszerűtől nem tér el, és ezt randomizációs technikákkal vizsgálja.

## 2.2.1 Egyedi magatartás

Tekintettel arra, hogy a kutatómunka jelentős részét tette ki a tojásrakásra gyakorolt hatások, vegyületek stb. vizsgálata, szükségessé vált a magatartás részletes leírása is. Az egyes elemek tartamának vagy gyakoriságának megváltozása egy adott ingerszituáció elemzését tette lehetővé. A babzsizsik (*A. obtectus*) tojásrakási magatartásának leírására több alkalommal tettem kísérletet korábban, ám ezek a módszer nehézkessége következtében (mikroszkóp alatti megfigyelés, magnetofonra mondott események és stopper órával mért időtartamok) igen lassúnak és részben pontatlannak bizonyultak. A számítógépes figyelő és mozgáskövető programok, a VTMAS<sup>®</sup>, majd az EthoVision<sup>®</sup> (Noldus *et al.* 2000, 2001), ill. különösen az utóbbi azon változata, mely a magatartás megfigyelésre kifejlesztett Observer<sup>®</sup> elemeit is magában foglalta, lehetővé tette, hogy a kísérleti arénában tartózkodó állat mozgási paraméterein kívül annak magatartás-formáit is rögzítsük.

### 2.2.1.1 Anyagok és módszerek

Tenyészetből elkülönített 3 napos nőtényeket használtam, melyeket a kísérletig együtt tartottam hímekkel és mézes vízzel itattam. Tojásrakási lehetőségük nem volt. A teszt céljára 5 cm átmérőjű, 1,5 cm vastag gipszkorongokat készítettem, amelyekbe pontos 6-szöges elrendezésben 7 helyet mélyítettem 10 mm átm. fúróval. Ezekbe a sekély mélyedésekbe helyeztem el a magvakat (2.6 ábra), ami a bogarak esetenként élénk mozgása, mag alá bújási próbálkozása stb. ellenére viszonylag rögzített helyzetben tartotta azokat. A magvakon kívül, kb. 3-4 mm távolságra egy átlátszó műanyagból készült, 3,5 cm átmérőjű henger palástot helyeztem a gipsz felszínére, amely az aréna falául szolgált. A palást felső részét belül talkummal vontam be, hogy a falra felmászó állatok ne szökhessenek el.

Az aréna megfigyelésére alkalmazott mozgáskövető rendszer (2.7 ábra) az aréna fölé helyezett színes kamerából (SONY DXC-151P, objektív: Canon TV Zoom lens J6x11-II 11,5x69 mm, 1:1.4), az ahhoz csatlakozó képrögzítőből (Panasonic AG-7350), számítógépes digitalizáló (CFG Plus, Visionetics Inst.) és a valós események nagyobb méretben, monitoron (SONY Trinitron PVM-1440QM) való nyomon követését biztosító rendszerből állt. A kamera nagy felbontása, valamint teleobjektív alkalmazása lehetővé tette, hogy a 3,5 cm belső átm. aréna és benne a mindössze 3 mm testhosszúságú bogár kb. 6x nagyításban jelenjen meg a monitor képernyőjén, amely kényelmes megfigyelést biztosított.

A magatartási formák előfordulási gyakoriságának, időtartamának stb. rögzítése egyetlen egyed *fokális* megfigyelésével, 1 órán keresztül történt. Az előzetes tapasztalat azt mutatta, hogy egy 3 napja deprivált nőtény ennyi idő alatt tojást rak, ha megfelelő inger áll rendelkezésre. Az óra leteltével új aréna aljzatot, újabb magvakat és újabb bogarat használtam, függetlenül attól, hogy tojásrakás történt-e vagy sem. A VTMAS program az automatikus mozgáskövetés mellett a magatartás formák kódolását is lehetővé tette. Ehhez a számítógép billentyűzetén betűket rendeltem az egyes magatartásokhoz, ill. a magvakon kívüli tartózkodáshoz. Minden magatartás „kizárási elv” nélkül (non-exclusive) került definiálásra, amely lehetővé tette, hogy egy magatartási forma rögzítése közben egy másik, vagy még továbbiak is felvételre kerüljenek. Például, a „helyváltogatás” önmagában is és más magatartás formákkal, az antennálással vagy a tojócső előre-hátra csúsztatásával együtt is előfordulhatott. A „pihenés” vagy üldögélés rendszerint együtt járt tisztogatással. Ezeket az „egybeeséseket” az értékelés figyelembe vette. Az egyes jól elkülöníthető magatartásformák a következők voltak:

*Körbejárás:* a mag gyors körbejárása, „exploráció”.

*Antennálás/palpálás:* a körbejárás közben, később a nélkül is, a maghéj sűrű érintése az antennákkal és szájszervi tapogatókkal.

*Repülés:* indifferens vagy nem preferált objektumok explorálása után.

*Megállás:* tényleges megállás, pihenés, üldögélés, a helyváltogatás hiánya.

*Tisztogatás:* megállás esetén a csápok és lábak tisztítása, az összegyűjtött anyag továbbítása a hátsó lábak felé.

*Rágás a magköldöknél:* valamennyi mag az oldalán feküdt, így a köldök-rész szabadon maradt. A köldök durvább tapadási felületén a tojásrakás „felkészítő (primer) szakaszában” intenzív rágást végeznek a nőtények. Ennek látható nyoma nincs. Általában csak a kedvelt magvakon végzik. Véleményem szerint ez megfelel annak a magatartásnak, amely természetes körülmények között, a szabadban jelenik meg tojásrakáskor. A babzsizsik életciklusának azon részére utal, amikor a nőtény először egy nyílást rág a babtermésen tojásrakás előtt.

*Előre-hátra mozgás kitolt áltojócsővel:* az előzővel összefügg, rendszerint a rágást követi, és a tojásrakást megelőzi. A szabadban történő tojásrakáskor azt a fázist jelenti, amikor egy rágásai sorozat után a nőtény „belepróbálja” az áltojócsövet a lyukba, hogy megfelelő nagyságú-e. Erre utal az is, hogy legtöbbször ugyanott próbálgatja az áltojócsövet, ahol a rágást végezte a magon.

*Tojásrakás:* a nőtény a mag felületéről annak alsó részére csúszik, majd az áltojócsövet teljesen kinyomva a mag alá rak egy vagy több tojást. A szabadban történő tojásrakáskor az áltojócsövet a rágott lyukon keresztül a termésbe vezeti és egy helyre több tojást rak.

A fentiekben említett „felkészítő szakasz” értelmezése: Huignard (1970) szerint a babzsizsik nőtények kb. 30 érett petével a laterális petevezetőben kelnek ki a bábkamrából. Órákon, néha perceken belül sor kerül a kopulára, majd nem sokkal később a tojásrakásra. Ehhez azonban

adekvát ingerek kellene, amelyek nélkül nem vagy csak sporadikus tojás „elszórás” történik. A kísérletekben használt nőstények bár kopuláltak, alkalmuk nem volt tojásrakásra. Még ha a megfelelő ingerek jelen vannak is, akkor is szükség van az előkészítő szakaszra, ami a tojásoknak a laterális petevezetéből való továbbhaladásának elindításához szükséges.

Az arénában elhelyezett magvak köré egymással érintkező virtuális zónákat rajzoltam, amelyek kissé nagyobbak voltak a magvaknál és arra szolgáltak, hogy a bogarak mozgása és magatartása magvanként legyen nyilvántartható és elemezhető. A mozgáskövető rendszer a zónákba lépést és azok elhagyását automatikusan rögzítette. Igen fontossá vált ez annak kimutatására, hogy a bogarak követnek-e, kitüntetnek-e bizonyos útvonalakat, pl. az egyik kedvelt magtól a másikig meglehető legrövidebb utat választják-e?

Többféle mag jelenlétének vizsgálatokor a magvak helyzetét minden futtatáskor (= ismétlés) randomizáltam. Az értékeléskor viszont a futtatásokat azonos pozíciókra standardizáltam, hogy átlagolhatók legyenek. Az EthoVision a mozgás jellemzésére számtalan lehetőséget ad (irányultság, sebesség, megtett úthossz, az útvonal egyenessége stb.). A magatartásformák elemzéséhez az adatokat az Observer-be kell exportálni, ahol feldolgozhatók és jellemző paramétereik kinyerhetők (gyakoriság, latencia, teljes és relatív időtartam stb.).

A következő elrendezésekben vizsgáltam a tojásrakási magatartást 11-37 ismétlésben:

- (1) homogén: majdnem indifferens objektumok (8 mm átm. üveggolyók);
- (2) homogén: 174-176 mg tömegosztályba tartozó gyöngybab;
- (3) heterogén: 7 különféle Leguminosae mag, amelyekben rendszeresen vagy alkalmanként a babzsizsik kifejlődik. Ezek: *Glycine max* (150-180 mg), *Phaseolus vulgaris* (170-180 mg), *Pisum sativum* (150-180 mg), *Lupinus albus* (140-170 mg), *Lablab purpureus* (130-160 mg), *Lathyrus sativus* (140-170 mg) és *Vigna unguiculata* (130-160 mg);
- (4) heterogén: a bab nincs jelen (a helye üres), a (3)-ban felsorolt többi mag jelen;
- (5) heterogén: a bab nincs jelen (a helyén egy 6 mm átm üveggolyó), a (3)-ban felsorolt többi mag jelen.

A különböző kísérleti helyzetekben mutatott magatartások paramétereinek [a magvak/objektumok látogatási gyakorisága, az adott magatartás teljes időtartama (sec) és az egyes magatartások átlagos hossza (sec)] összehasonlítására GLM MANOVA-val került sor, amely az irodalomban is javasolt (Roa 1992). Az átlagok összehasonlítását nem végeztem el, mert Manly (1993) kritikája nyomán többszörös t-tesztre (un. Hotelling-teszt) lett volna szükség, ui. a szokásos átlag összehasonlító tesztek itt nem alkalmazhatók.

### 2.2.1.2 Eredmények

A babzsizsik általánosított tojásrakási etogramját a 2.8 ábra mutatja. A tojásrakásig 2 fő lépésben jut el a nőstény. Első a mag felderítése, amely annál rövidebb, minél alkalmatlanabb az objektum. Az alkalmatlan objektum elhagyása rendszerint lemaszással történik, de gyakori a repülés is. Az alkalmasság megállapításához az állat nagy sebességgel körbejárja a magot, miközben élénken tapogatja az antennákkal és az állkapcsi és ajak-tapogatókkal. Az ezek által nyújtott információk elsődlegesek, az áltojócsőnek semmilyen érzékelési szerepe ekkor nincs. A felderítő magatartás a 2.1.2-ben ismertetett konspecifikus jelölés detektálását is szolgálja valószínűleg. Gyakori a megállás is, sőt a mag elhagyása. Amennyiben az objektum tojásrakásra alkalmas, a fenti magatartás-sor ismétlődik, majd egy idő után újabb formák kapcsolódnak be. Ezek alkotják a felkészülési (primer) szakaszt, amelyben új elemek a rágás a köldök tájékán és a mag felületén, valamint a mag felületének érintgetése a köldök tájékán vagy másutt az áltojócső

végével. Fél- vagy háromnegyed óra elteltével a bogár a mag alsó részére csúszik, az áltojócsövet hosszan a mag alá vezeti, és néhány tojást rak kb. 10 perc alatt. Ez a harmadik, a *tojásrakási szakasz*. Rövidebb nyugalmi idő után az egész újra kezdődhet, preferált magon rendszerint a felkészülési szakasztól kezdve.

Az 2.5 táblázatból látható, hogy majdnem teljesen *indifferens objektumokon* (üveggolyó, **I**) jelentős a felderítési szakasz, sok a mozgás, de nem fordul elő tojásrakás és az azt megelőző felkészülési szakasz, valamint sok időt töltenek a golyókon kívül. A *legkedveltebb tápnövényen* (bab, **II**), rövidebb a felderítő szakasz és dominál a felkészítő, majd a tojásrakási szakasz, valamint igen alacsony a látogatás gyakorisága. A babmagvakon való tartózkodás hossza, bár valamennyi azonos értékű ingernek számít, jelentősen változhat két okból: (a) valamelyiket végleges, tojásrakási szubsztrátumnak ki kell választania, (b) a 7-es mag helyzete általában, mint a hatszög közepén található bab, különleges, ezen keresztül lehet a legkönnyebben megközelíteni a többi babokat, ezért ezen a magon keresztül halad át leggyakrabban. Mivel minden bab elvileg egyenértékű, „nem éri meg” látogatásokkal tölteni az időt. *Heterogén stimulus helyzetben* (**III**) az objektumok rangsorolása történik meg. Amennyiben a legkedveltebb mag is jelen van, az aktivitás erre irányul, bár a másodlagosan kedvelt magvak (*Lablab* és *Vigna*) a többihez képest jelentősen nagyobb figyelmet kap. Az inger heterogenitásnak tudható be a nagyfokú felderítő aktivitás, amit az ugrásszerűen megnövekedett látogatási gyakoriság fejez ki. Amennyiben a legkedveltebb inger hiányzik (**IV**) a rangsorban utána következők nyerik el a legnagyobb figyelmet és ezeken tojásrakás is előfordul, ami korántsem olyan hosszú szakaszokat mutat, mint **III**-ban. A **IV**-es és **V**-ös variációkban mutatkozik a maximális látogatási gyakoriság, ami a bab hiányával, ugyanakkor az elfogadható nem-tápnövények jelenlétével magyarázható. Figyelemre méltó a rágási magatartás arányának jelentős lecsökkenése. Lehetséges, hogy ez a kulcstényező abban, hogy miért nem találunk rágott lyukakat (és tojásrakást) un. elfogadható nem-tápnövények termésein a szabadban. Ha a legkedveltebb inger egy részben indifferens objektummal helyettesítjük (**V**), az eredmény alapvetően nem változik, bár eltérések vannak, pl. a felderítő szakasz rövidebb. Az 2.9a-e ábrák a fenti **I-V** kísérleti helyzetben mutatják be két paraméter [a magatartások gyakoriságának és a magatartás hosszának (sec)] változását 8 magatartás vonatkozásában.

A MANOVA alapján, mind a fő, mind pedig az interakciós hatások erősen szignifikánsak: A kísérleti elrendezés hatása: Wilk lambda: 0,5662,  $F_{16, 3068} = 39,2343$ ,  $p < 0,0001$ . A magatartás formák hatása: Wilk lambda: 0,2631,  $F_{28, 3621} = 57,9683$ ,  $p < 0,0001$ . A kísérleti elrendezés X magatartás formák: Wilk lambda: 0,3608,  $F_{112, 3990} = 10,4251$ ,  $p < 0,0001$ .

### 2.2.1.3 Tárgyalás

A babzsizsik tojásrakással összefüggő magatartása egy rugalmas rendszer, amelyben az összetevők relatív hossza és gyakorisága lényegesen változik a rendelkezésre álló ingerek minősége szerint. A kapott eredmények csak részben támogatják Courtney *et al.* (1989) hierarchikus-küszöb modelljét (HKM), amely a többválasztásos tesztekben az elsődleges tápnövény használatának csökkentését jósolja, ha alternatívák is jelen vannak (lásd kissé részletesebben a 2.3 pontban). A csökkenés (2.5 táblázat, **III**) azonban nem lényeges, mert a másodlagosan kedvelt magvakat ugyanolyan gyakorisággal látogatták, mint a rangsorban leghátul találhatóakat, ami arra a természetes magatartásra utal, mely alapján a kísérleti állat felderíti az összes rendelkezésre álló lehetőséget. Jelentős változás akkor következik be, amikor az elsődleges tápnövény nincs jelen (**IV**, **V**), de a sorrendben a bab után legjobban kedvelt *Lablab* és *Vigna* pozíciója lényegében nem változik **III-IV-V**-ben. Nyilvánvaló, hogy az egész kimenete függ attól a távolságtól, amely az elsődleges és további növényeket a genetikailag

rögzült preferencia templátban elválasztja egymástól. Teljes mértékben egyenértékű tápnövényeket valószínűleg nem találunk, a lehetőség mégis inkább a szélsőségesen polifág fajok esetében áll fenn. Úgy látszik, hogy a lablab előbbre áll a preferencia hierarchiában a *Vigna*-hoz képest.

## 2.2.2 Populációs válaszok relatív tesztekben

Populáció-szintű válasznak azért tekintem ezt a tesztet, mert 100 *A. obtectus* nőtény egyidejű válaszárol van szó. Elvileg megvalósulhat a szinkron választás, ugyanis még ugyanabban a térben jelen lévő ismétlések esetén sem lehetséges, hogy az összes nőtény ugyanazon az ingerfaján helyezkedjen el, ami természetesen nem zárja ki, hogy egy kedvelt ingerre igen sok tojást ne rakjanak időben elhúzódva. A preferenciák ezért, kezdetben legalább, eloszlanak. A tesztnek jelentős hátránya, hogy az egyedi magatartás nem figyelhető meg, valamint a kedvelt és nem kedvelt objektumok aránya erős versenyt és kényszert jelenthet a tojásrakásra. Előnye viszont, hogy akár 40-50 ingerféleség egyidejűleg vizsgálható. A magvak elrendezése random, ezért egymásra gyakorolt hatásuk igen sok variációban valósulhat meg a szekvenciális látogatások során és összehasonlítást tesz lehetővé.

### 2.2.2.1 Anyagok és módszerek

Az 1980-as évek elején kidolgozott tesztelő apparátus részletes leírása Szentesi (2003)-ban található. Lényege, hogy egymásra rétegezett 4 mm vastag és 30 x 30 cm-es méretű plexiüveg lemezekből áll, melyek közepén 25 cm átmérőjű kör alakú nyílás van. (A lapok számának növelésével nagyobb rovar is elhelyezhető az apparátusban.) A legelső 2 lap a tesztelő lapot fogja közre (ez nem csak plexi, hanem tartással bíró vastagabb karton is lehet), az egészet felülről pedig egy olyan lap zárja le, amelyen az állatok bejuttatására, valamint a szellőztetésre alkalmas hálóval lezárt nyílások vannak (2.10 ábra). A készülék „lelkét” a tesztelő alaplapba készített nyílásokba helyezhető 12 x 10 mm kis üvegedénykék adják, melyek peremükkel felfeksznek a tesztlap nyílásain. Számuk tetszőlegesen változtatható egy alapvetően 3-szöges elrendezés szerint. Ekkor – a szokásos, a fal mentén alternáltan és egy körben elhelyezett inger-elrendezéssel szemben, ahol ez nem valósul meg – az ingerek egymástól azonos távolságra kerülnek. Mivel egy teszt készülékben egy-egy inger több ismétlésben fordult elő, valamint helyzetüket randomizáltam, ezért jó esély volt arra, hogy minden inger minden más ingerrel szomszédságba kerüljön.

Az egy térben ismételt ingerek természetesen nem igazi ismétlései egymásnak, hanem pszeudoreplikációk. Ezért ezek átlagát használtuk és csak az egyes futtatásokat tekintettük ismétléseknek. Arra törekedtünk, hogy az ismétlések száma lehetőség szerint min. 3-szorosa legyen az ingerek számának, ez sok esetben nem volt megvalósítható (ingerként szolgáló anyagok korlátozott mennyisége következtében). A lerakott tojások száma nem adható meg nőtényenként, mert nem volt megállapítható, hogy egy ingerre hány nőtény rakott tojást. Ehelyett az edényenként lerakott tojás-számot használtuk.

A 2.2 pont bevezetésében említett statisztikai értékelési problémák ebben az esetben is érvényesek voltak. Sőt, még súlyosabb helyzet keletkezett, mint az egyedi tesztelések esetében, amikor többféle magatartás-forma rögzítésére volt lehetőség. A populáció-szintű tesztelés esetében egyetlen függő változó, a lerakott tojásszám, volt elérhető, mely esetében a MANOVA sem alkalmazható, mert több függő változó figyelembe vételét követeli meg. A lehetőségek a sokváltozós adatfeltárási eljárások (klaszter és PCA) és a randomizációs módszerek körére



szűkülnek olyan változók felhasználásával, mint az ingerként használt növényfajok, pilulába kevert vegyületek, magalak, tömeg és tojákszám.

A következő vizsgálatokra került sor:

#### A. Egyfajta inger kvázi-foltos környezetben

A tojáseloszlás jellegét kívántuk meghatározni. Azért kvázi-foltos a környezet, mert az egyfajta inger ellenére nem ismert hatások foltosságot eredményezhetnek. Ezek a vizsgálatok éppen ezek feltárására irányultak.

(A1) A többválasztásos készülék tesztelése 97, ill. 121 üres hellyel. *Cél:* a készülék homogenitásának ellenőrzése. *Feltételezés:* a helyek egyenértékűek és többé-kevésbé egyenletes tojáseloszlást eredményeznek, vagyis a tojásrakás független az edény helyzetétől. *Módszer:* inger nincs jelen, 100 nőstény + 10 hím/futtatás (ismétlés). Négy futtatás 97 hellyel, 5 futtatás 121 hellyel. *Statisztikai értékelés:* eloszlás illesztés.

(A2) Ugyanaz mint (A1) csak babbal. *Módszer:* *Ph. vulgaris* termesztett változat (kultivár, a továbbiakban: cv.) Szálkás gyöngy 13 futtatás, cv. Fehér közép 7 futtatás, 100 nőstény + 10 hím/futtatás. *Statisztikai értékelés:* eloszlás illesztés.

(A3) A tojásrakó edények egymástól való távolsága hatásának vizsgálata egyetlen babfajta felhasználásával. *Módszer:* *Ph. vulgaris* cv. Szálkás gyöngy, azonos távolságban lévő magvak 12, ill. eltérő távolságban lévő magvak 8 futtatással, 37, 73 és 121 maggal, külön-külön, ugyanakkora felületen. *Értékelés:* ábra.

(A4) Különböző méretű babok (magtömeg osztályok) vizsgálata. *Cél:* a forrásméret változás hatásának vizsgálata. Milyen léptékű egyedi forrásméret változást képesek a tojásrakó nőstények érzékelni? Másként fogalmazva: a „tojáscsomó” (clutch-size) nagysága, azaz az egyszerre lerakott tojások száma, változik-e a diszkrét forrás méret-változásával? *Módszer:* *Ph. vulgaris* cv. Szálkás gyöngy. Három tömegosztály: 140-170, 200-230 és 260-300 mg. 12 futtatás, 100 nőstény + 10 hím/futtatás, 37 maggal. *Statisztikai értékelés:* Chesson-Manly index (a továbbiakban C-M index).

#### B. Kétfajta inger változó arányban

(B1) *Cél:* ingerek relatív arányának változtatása milyen mintázatot eredményez a tojásrakásban? Ehhez pozitív (bab) és részben indifferens (6 mm átm. üveggolyó) ingerek arányát változtattuk 19 lépésben (121, 120, 119, 118, 117, 116, 115, 111, 110, 99, 88, 77, 66, 55, 44, 33, 22, 11 és 0 üveggolyó), 121:0 (üveggolyó : bab) és 0:1 között. *Módszer:* 121 férőhelyes tesztlap, az arányok szerinti pszeudoreplikáció (pl. 88 üveggolyó és 33 bab), 100 nőstény + 10 hím/futtatás. *Statisztikai értékelés:* nem lehetséges, mert egyetlen futtatás (ismétlés) készült arányonként.

#### C. Többféle inger

(C1) Természetes eredetű igen heterogén ingermintázat tesztelése: 11 növényfaj [8 Leguminosae-faj, 2 Gramineae-faj és egy részben indifferens (üveggolyó)]. *Módszer:* 121 férőhelyes tesztlap, 33 futtatás, 11 pszeudoreplikáció/növényfaj, 100 nőstény + 10 hím/futtatás. Növényfajok: *Lupinus albus*, *Glycine max*, *Phaseolus vulgaris*, *Cicer arietinum*, *Vicia faba*, *V. sativa*, *Lathyrus sativus*, *Pisum sativum*, *Sorghum dochna*, *Zea mays*, valamint 6 mm átm. üveggolyó. A növényfajok 3 csoportba sorolhatók: tápnövények (*Phaseolus*), elfogadható nem-tápnövények (*Lupinus*, *Glycine*, *Cicer*, *Vicia faba*, *V. sativa*, *Lathyrus* és *Pisum*) és nem-elfogadható nem-tápnövények (*Sorghum*, *Zea*). *Statisztikai értékelés:* A lerakott tojások számának

megjelenítése. Klaszter analízisre és PCA-ra is sor került, de ezek újabb információkat nem tártak fel, mert a tojásszámon kívül további változók nem álltak rendelkezésre.

(C2) A „szűkebb”, csak Leguminosae-fajokat magában foglaló tápnövény körből 12 faj komplex vizsgálata, melynek értékelésébe nem csak a többválasztásos tesztben lerakott tojások számát, hanem magparamétereket és lárva túlélési adatokat is beleépítettem. *Módszer*: 37 férőhelyes tesztlap, 3 pszeudoreplikáció/futtatás/növényfaj + 1 üres hely, 36 futtatás, 100 nőstény + 10 hím/futtatás. Magvak: *Lupinus albus*, *Glycine max* fajtajelölt (a továbbiakban: acc.) ISz 14, *Vigna angularis*, *V. radiata*, *V. unguiculata*, *Phaseolus vulgaris* cv. Pinto, *Cicer arietinum*, *Vicia faba* acc. K-29, *V. sativa*, *Lens culinaris*, *Lathyrus sativus* és *Pisum sativum* cv. Grüne Perle. *Statisztikai értékelés*: A nevezett babfajtákon tömeg-, méret- és alakméréseket végeztem, az abszolút tojásszám adatok, lárva mortalitás és adult kelés adatai is ismertek voltak, összesen 10 változót tudtam minden fajta esetében figyelembe venni a klaszterezés és PCA számítások esetében. A PCA analízist kétféle módon végeztem: a) a fajták, mint változók (10-10 paraméterrel), és b) az említett fajtulajdonságok, mint változók. Ezek közül 5 változót kiemelten fontosnak és 5 változót járulékosnak, egyet, a fajtákat, pedig csoportosító változónak tekintettem. C-M indexet is számoltam.

(C3) 10 babfajta vizsgálata tojásrakási preferencia tekintetében. Mivel itt csak az elsődleges tápnövény szerepel, az eljárás alkalmas gyakorlat számára hasznosítható következtetések (ellenálló képesség mértéke) levonására. *Módszer*: 37 férőhelyes tesztlap, 3 pszeudoreplikáció/futtatás/babfajta + 4 üres hely, 33 futtatás (ismétlés), 100 nőstény + 10 hím/futtatás. Magvak: *Phaseolus vulgaris* fajták: Valja, No. 301, Pinto, Constanca, Tápiói cirnos, Nagykállói, Amboy, Chevrier vert, Budai közép és Harvester. *Statisztikai értékelés*: Tekintettel arra, hogy a nevezett babfajtákon tömeg-, méret- és alakméréseket végeztem, az abszolút tojásszám adatok, lárva mortalitás és adult kelés adatai is ismertek voltak, összesen 10 változót tudtam minden fajta esetében figyelembe venni a klaszterezés és PCA számítások esetében. A PCA analízis kétféle módon végeztem: a) a fajták, mint változók (10-10 paraméterrel), és b) az említett fajtulajdonságok, mint változók. Ezek közül 5 változót kiemelten fontosnak és 5 változót járulékosnak, egyet, a fajtákat, pedig csoportosító változónak tekintettem. C-M indexet is számoltam.

(C4) Különbféle, természetesen előforduló másodlagos növényi anyagcsere termékek (alkaloidok, fenolok, szerves savak stb.) prezentálása pilulákban és a tojásrakásra gyakorolt hatásuk vizsgálata. Lehetővé vált egy durva-szintű szerkezet-hatás vizsgálat is. *Módszer*: Összesen 43 vegyület (+ 3-féle kontroll). 91 férőhelyes tesztlap, 2 pszeudoreplikáció/futtatás/vegyület + 1 üres hely, 6 futtatás, 100 nőstény + 10 hím/futtatás. Vegyületek: lásd a 2.8 táblázatot. A pilulák készítését lásd az Appendixben. *Statisztikai értékelés*: Többváltozós adatfeltárási eljárások (klasszifikáció és ordináció) csak a relatív, majd kombináltan a relatív és abszolút tesztekben lerakott tojások száma, a tojás mortalitás, a pilulákon kívül elpusztult L1-k, imágókelési %, imágó száraz testtömeg, minimális és maximális fejlődés idő felhasználásával végezve.

(C5) A bab terméshéjából készült extraktum tojásrakásra gyakorolt hatásának vizsgálata pilulákkal. Az extraktum készítését lásd az Appendixben. *Módszer*: 121 férőhelyes tesztlap, 13 pszeudoreplikáció/futtatás/anyag + 4 üres hely, 5 futtatás, 100 nőstény + 10 hím/futtatás. Anyagok: lásd a 2.2 táblázatban, a következő számú változatokban készültek pilulák: [2], [3], [4], [5], [8], [10], [12], [13] és [14]. *Statisztikai értékelés*: hierarchikus osztályozás.

### 2.2.2.2 Eredmények és tárgyalásuk

#### A. Egyfajta inger kvázi-foltos környezetben

Elsőként, ahol ez lehetséges, a tojásrakási válaszhoz legpontosabban illeszthető *eloszlási típust* mutatom be, utána az *edényenként* lerakott tojások eloszlását.

(A1) A nőstények inger hiányában is raktak – bár igen alacsony számban – tojásokat:  $1,13 \pm 0,17$  átlag tojás/edény ( $\pm$  SE) a 97-es alaplapon és  $1,64 \pm 0,31$  tojást/edény a 121 férőhelyes alaplapon. A tojások eloszlása ellenben korántsem volt egyenletes, mindkét tesztben a *generalizált Pareto* (az exponenciális és Pareto keveréke)-eloszlást követett [MathWave EasyFit 3.2 program, 97-es férőhelyen:  $k_{\text{alak}} = 0,33$ ,  $\sigma_{\text{skála}} = 0,87$ , legjobb illesztés-teszt, Kolmogorov-Smirnov teszt  $d = 0,1552$ , ami kisebb, mint a  $d = 0,1655$   $p = 0,01$ -nél,  $\chi^2$  teszt = 4,041,  $df = 6$ , ami kisebb, mint a 16,812  $p = 0,01$ -nél; 121-es férőhelyen:  $k_{\text{alak}} = 0,55$ ,  $\sigma_{\text{skála}} = 0,75$ , legjobb illesztés-teszt, Kolmogorov-Smirnov teszt  $d = 0,1064$ , ami kisebb, mint a  $d = 0,1482$   $p = 0,01$ -nél,  $\chi^2$  teszt = 14,119,  $df = 6$ , ami kisebb, mint a 16,812  $p = 0,01$ -nél], azaz igen sok edénybe egyáltalán nem raknak tojást és egyre kevesebbe néhányat, mindenesetre emelkedő számban. Az egyes edényekbe rakott tojások eloszlását a 2.11 ábra mutatja. Szembetűnő az x-tengely középső szakaszán néhány kiugró adat, amely az állatok egyenetlen eloszlására utal (beöntő nyílás alatti edényekben maradó néhány állat miatt ott több tojás maradt).

(A2) Amennyiben a teszt-lapokon csak bab található, az eloszlás a *generalizált extrém érték eloszlással* írható le, amely szerint kevés edénybe raknak kevés tojást, a legtöbb edénybe jelentős számút és rendkívül kevés számú edénybe egyáltalán nem raknak, ez tulajdonképpen aszimptotikusan közelít a zéró felé. [MathWave EasyFit 3.2 program, 97-es és 121-es férőhelyen együtt:  $k_{\text{alak}} = 0,08$ ,  $\sigma_{\text{skála}} = 4,60$ , legjobb illesztés-teszt, Kolmogorov-Smirnov teszt  $d = 0,060$ , ami kisebb, mint a  $d = 0,1482$   $p = 0,01$ -nél,  $\chi^2$  teszt = 4,414,  $df = 6$ , ami kisebb, mint a 16,812  $p = 0,01$ -nél.] A kétféle tesztlapon készült tesztek egyesítettem, az 2.12 ábra relatíve egyenletes edényenkénti eloszlást mutat, és általában homogénnek tekinthető a válasz.

(A3) A tesztelő készüléken belül, az ingerforrások egymástól egyforma vagy különböző távolságra való elhelyezése nem befolyásolta a lerakott tojások számát homogén inger (bab) esetén (2.13 ábra).

(A4) Az *A. obtectus* nőstények élesen elkülönítették a vizsgált 3 magtömeg osztályt a lerakott tojások alapján (2.14 ábra), melyek között a legkisebb és legnagyobb magtömeget tekintve 2-szeres, a legkisebb tömegkülönbséget tekintve pedig csak 30 mg eltérés volt. Ez azt bizonyítja, hogy képesek felmérni a rendelkezésre álló forrás relatív méretét és aszerint változtatni az egyszerre lerakott tojások számát (a clutch-size méretét). Lásd részletes tárgyalását Szentesi (2003) közleményében.

Valamennyi ide tartozó vizsgálat azt bizonyította, hogy a bogarak a teljes rendelkezésre álló teret a tesztelő apparátusban bejárták és viszonylag egyenletesen osztották el a tojásokat az edényekben. Eltérések az ingerszituáció szerint adódhattak. Az eredmények azt is mutatták, hogy a tesztelőbe helyezett nőstények száma arányos volt az ingerek számával, ha azt bab alapján mérjük.

#### B. Kétfajta inger változó arányban

(B1) Jellegzetes eloszlások jelentkeztek, amennyiben a kedvelt tojásrakási ingerforrás számát növeltük az indifferens hátrányára (2.15a-c ábrák). Amíg nincs bab jelen, az átlagosan 4,16 tojást/edény raktak, ui. sok tojás kerül az üveggolyókra is, sőt a bab exkluzivitása sohasem

valószínűleg meg, mert a bab túlnyomó jelenlétében is raknak tojást az előbbiekre. Ha csak egy edénykébe helyeztünk babot, akkor arra 1380 tojást raktak a nőstények, majd amikor növeltük a babok számát, beállt egy 20-25 tojás/edény értékre. Maximumát 10:1 üveggolyó : bab aránynál érte el (34,5 tojás), majd a további babszám növelés 30 tojás körüli értéken hagyta. A kezdeti állapotoktól az egy babra rakott tojások száma exponenciálisan csökkent (2.15a ábra), míg az üveggolyóra rakott tojások száma jelentősen mozgott (2.15b ábra). Az edények számára átlagolt tojások száma nagyjából a 20-35-ös sávban volt az 59,9:1 aránytól, azaz 2 babtól kezdve (2.15c ábra). A teljes edényszámra vonatkoztatott adatnak csak annyiban van jelentősége, hogy a nőstényekben éretten található tojások számát mutatja, melyet 3 nap alatt lerakhatnak, ami tehát maximált érték. Ez nem vonatkozik a kezdeti kedvezőtlen ingerszituációra, ami miatt kevesebbet raknak.

### C. Többféle inger

#### *Növényi magvak*

(C1) Igen éles különbségek jelentkeztek a gazdanövény (*Phaseolus*), elfogadható nem-gazdanövények (*Lupinus*, *Glycine*, *Cicer*, *Vicia faba*, *V. sativa*, *Lathyrus* és *Pisum*) és a nem-elfogadható nem-gazdanövény (*Sorgum* és *Zea*) között, a lerakott tojászám tekintetében (2.16 ábra). A második kategória sem általánosságban értendő, hanem egyes fajták nagyobb mértékű preferáltságában, mások teljes elutasítása alapján. A *Phaseolus* nagymértékben elkülönült a többitől. Klaszterezés alapján külön csoportot alkotott a *Glycine*, *Cicer*, *Vicia faba* és *Lathyrus*, és egy harmadikat a *Lupinus*, *Vicia sativa*, *Pisum*, *Sorgum* és *Zea* (2.17 ábra). Annak érdekében, hogy a klaszterezés során a második és harmadik csoportot jobban elkülöníthessük, a babot elhagytuk és ismét elvégeztük az osztályozást (Szabó S. & Szentesi Á., Szabó S. & Dobrovolszky A., nem publikált adatok). Az eredmény ugyanaz lett. Az abszolút tojásrakási tesztekben tapasztaltakkal ez nagyjából egyezik (3.1 táblázat). Az üveggolyó jelenléte (a második klaszterben) és preferáltsági foka azért figyelemre méltó, mert kémiai ingerek nélküli (valószínűleg alakon alapuló) vonzó hatása nagyobb mértékű, mint egyes elfogadható nem-tápnövényeké, melyek feltehetően gátló ingereket is szolgáltatnak. Az eredményekben az az érdekes, hogy a fent közölt magasabb-szintű besorolás, amely a gazdanövény, elfogadható-gazdanövény stb. kategóriákon alapul nem egyezik a klaszterezés által készült csoportokkal. Ez nem elvi különbség, mert a klaszterezés pusztán a lerakott tojások száma alapján, míg a fenti beosztása a lárva-imágó fejlődés szerint készült. A kettő nem szükségszerűen egyezik (lásd a 3. fejezetben), és a csoportba soroláshoz elegendőek a forma és a maghéj kémiai ingerei által kiváltott válaszok. Egy „idegen” növényre való tojásrakást tehát nem csak annak a többi növénytől mérhető taxonómiai helyzete befolyásolja.

(C2) A nem Leguminosae-fajok elhagyása és csak azon pillangósvirágú fajok vizsgálata többválasztásos tojásrakási tesztekben, amelyekből *A. obtectus* imágók keltek (a *Vicia sativa* kivételével), jelentős eltéréseket eredményezett az abszolút tojásrakási tesztekben és a nevelési kísérletekben kapott eredményektől (3.1 és 3.6 táblázatok). (Az utóbbiak nem szükségszerűen egyeznek meg az 2.6 táblázat adataival, mert míg az előbbiek olyan átlagértékek, amelyekben több, esetenként sok termesztett fajta vagy fajtajelölt adata található, addig az 2.6 táblázat adatai csak a megnevezett fajra, fajtára vagy fajtajelöltre vonatkoznak.) A többválasztásos tesztben a legtöbb tojást az elsődleges tápnövényre rakták és lényegesen kevesebbet az összes többi elfogadható nem-tápnövény kategóriába tartozóra (2.18 ábra). Ezek közül is kiemelendők a *Vigna*-fajok (a *V. unguiculata* kivételével) és a *Vicia faba*, mert ezekre jóval több tojást raktak, mint az említett kategória további fajaira, mint ahogy azt a C-M index eredményei is megerősítették (eredményekről nincs ábra). A kétféle teszt (és további adatok, 2.6 táblázat) összehasonlítása azt mutatta, hogy míg az abszolút tesztben rakott tojások számát illetően nem

volt szignifikáns különbség a fajok között, addig a relatív tesztben ezek a különbségek igen jelentősek lettek. Paradox módon azon fajokat kedvelték a relatív tesztben, amelyek kevésbé alkalmasak arra, hogy egy lárva imágóvá fejlődjön bennük (*Lupinus*, *Glycine*, *Vigna radiata*). Ugyanakkor kikelt imágók százaléka egyáltalán nem tükrözte sem az egyik, sem a másik típusú tesztben tapasztalt preferenciát. A relatív tesztben jelentősen kedvelt *Lupinus* és *V. radiata* csak alacsony százalékban vagy egyáltalán nem támogatta a lárvafejlődést, ugyanakkor a tojásrakás szempontjából nem kedvelt *V. unguiculata* jelentős mértékben, sőt ez nem különbözött a *Phaseolus*-tól. *Vigna*-fajok és *Phaseolus* kapcsolata jóval szorosabb a Phaseoleae tribuszon belül (taxonómiai helyzetük tisztázása előtt a *V. angularis* és *radiata* a *Phaseolus* nem tagja volt!). A leírtakkal teljes mértékben megegyező eredményeket kapott Ofuya & Credland (1996). Az általuk vizsgált *Bruchidius atrolineatus* abszolút tesztben nem különböztette meg a táp- és elfogadható nem-tápnövényeket, míg relatív tesztben szignifikáns különbséget tett 4 *Vigna* faj között, melyekben egyébként 40-90 % közötti imágófejlődési rátát mutatott.

Az adatfeltáró módszerekkel (klaszter és PCA) végzett analízisek egy teljesebb képet mutatnak a fajokról, mert a tojásrakást és lárvafejlődést befolyásoló tulajdonságokat komplex módon figyelembe veszik. A növény fajok és a bruchida tulajdonságain (10 paraméter) végzett klaszterezés (2.19 ábra) kiemelte a relatív és abszolút tesztben lerakott tojásszámokat és a magtömeget. Az utóbbiról tudjuk [lásd az (A4) pontot], hogy jelentős faktor a tojásrakás szempontjából. A lárva mortalitás és imágókelés a magalakkal összekapcsolható (lásd a 6. fejezetet). A 10 paraméter figyelembe vételével készült fajok szerinti osztályozás (2.20 ábra) finomabb felbontást adott, mintha csak a lerakott tojások számán alapult volna. A magtömeg szerepe tükröződött a 3 klaszterben: az elsőbe a *Phaseolus* és *Vicia faba* tartozott, melyek magtömege igen nagy, lerakott tojásszám nagy és az adult kelés is jelentős volt. A másodikba a *Vigna*-fajok, *Lens* és a *Vicia sativa* tartoztak melyek magtömege közepes és kicsi. A harmadik csoportban a magtömeg nagyobb, mint a harmadikban, de kisebb, mint az elsőben. A második és harmadik csoport az elfogadható nem-tápnövény státuszt jeleníti meg.

A főkomponens analízisben az első 2 faktor a variancia 90,7 %-át hordozta (kum. sajátérték 10,88). Az 1. és 2. faktor által felrajzolt síkban elhelyezett Leguminosae-fajok a klasztereket tükrözték (2.21 ábra). A kis magtömegű csoport elkülönült, a legnegatívabb pozícióba a *Vigna unguiculata* került, amely a jó imágó-kifejlődési százaléka ellenére a legkevésbé kedvelt a relatív tesztben. A fajok változói közül élesen elválasztotta a relatív és abszolút tojásszámokat, a magtömeget és az imágókelési százalékot (2.22 ábra).

(C3) Az *A. obtectus* nőtények jelentős különbségeket tettek a fő tápnövény-fajták között is relatív tesztekben. A kísérletben 10 fajtát teszteltem. A relatív és abszolút tojásszámokon kívül további 8 változót is figyelembe vettem [C-M index, magméretek, magalak (3 változó), magtömeg, lárva mortalitás a magon belül és imágókelés]. Az abszolút és relatív tesztekben lerakott tojások számát, valamint a lárva mortalitást és imágókelési százalékot a 2.7 táblázat mutatja. Az abszolút teszttel szemben a relatív teszt eredményei lényeges különbségeket jeleztek, kiemelkedett az Amboy fajta. Ugyanakkor az imágókelés ellentétes tendenciát mutatott. A klaszter-analízis alapján négy csoport jelent meg (lásd a 2.7 táblázat színezését). A PCA, bár élesen elkülöníti a fajták két fontos változóját: a relatív tesztben rakott tojások számát és a magtömeget (2.23 ábra), alapvetően a relatív tesztben lerakott tojások száma alapján képzett két csoportot 5-5 fajtával (2.24 ábra). Az első faktor lényegében az összes varianciát magába sűrítette (94,1 %), a másodikkal együtt már 99,2 %-ot. A fajták pontjai a körön ülnek, ami nagyon szoros korrelációt jelent. Nagy valószínűséggel az első faktor magas értékei egyetlen háttérváltozóra utalnak, ti. a nőtények tojásrakási preferenciájára, amely ebben az esetben nem sok kapcsolatot mutat sem a magtömeggel, sem az imágókeléssel. Vagyis az *A. obtectus* nőtény

tojásrakási preferenciája és a lárvális performancia között nincs korreláció (lásd részletesen a 3. fejezetet). A lerakott tojások számát a maghéj anyagai határozzák meg.

#### *Szervetlen és szerves anyagok pilulákban*

(C4) A pilulákban tesztelt 45 vegyületre, ill. üres edénybe és üres (kontroll) pilulára relatív és abszolút tesztekben lerakott tojások száma jelentősen eltért (2.8 táblázat). Az abszolút tesztekben lerakott tojások száma, függetlenül a vegyülettől, meglehetősen monoton, a koncentrációk emelkedésével némileg csökkent, vagy ugyanaz maradt. Ezzel szemben a relatív tesztekben jelentős különbségek keletkeztek egymáshoz, a koncentrációkhoz és az abszolút tesztek eredményeihez képest is. Három-négyszeres különbségek a két fajta teszt között, vagy, mint a kumarin esetében, jelentős tojásszám az abszolút tesztben és semmi, vagy minimális a relatívban. Legmagasabb koncentráció esetében valószínűleg egy „torzulás” is jelentkezett, ami – feltételezésem szerint – az anyaghiány következtében a kevesebb számú pilulára, ugyanannyi nőstény által rakott több tojásban mutatkozott meg.

Ugyanezen vegyületek csak a lerakott tojások számán alapuló klaszterezési analízise – szubjektív döntés alapján – három (0,16 % konc.) és 4-4 (1,65 és 8,13 % konc.) klasztert jelenített meg (2.25 a, b és c ábrák és 2.9 táblázat). A tagok száma a klaszterekben 15-9-18 (0,16 %), 11-4-19-8 (1,65 %) és 12-6-10-8 (8,13 %). A közös vegyületek száma, melyek valamennyi klaszterben ugyanott voltak találhatóak, nagyon alacsony: az első klaszterben (a 3 analízisben összesen) található 37 szubsztrátumból mindössze 1, a másodikban található 19-ből 1, a harmadikban található 47-ből 2 azonos a három koncentrációban, és a negyedik klaszterben, mely csak az 1 és 5%-os koncentrációkban jelent meg, 8 vegyületből 6 azonos. A csak két koncentrációban előfordulóakra nézve is hasonló volt a helyzet. Ugyanakkor ezekben a klaszterekben a vegyületcsoportok szerint tekintve (2.10 táblázat) nem tapasztaltunk kiugróan magas vagy alacsony tojásszámokat, az ANOVA egyik koncentráció mellett sem volt szignifikáns az abszolút tesztekben.

Ha a klaszterezésnél több tényezőt, a relatív és abszolút tesztekben lerakott tojások számát, a tojás mortalitást, a pilulákon kívül elpusztult L1-eket, az imágó kelési %-ot, az imágó száraz testtömeget és a minimális és maximális fejlődés időt is figyelembe vettük, de a klaszterezést ugyanolyan módon végeztük, akkor jelentősen eltérő képet kaptunk (2.26a és b ábrák és az 2.11 táblázat): a 41 vegyületből mindössze 3 (7,3 %) maradt ugyanazon a helyen és a vegyületek hatásának figyelembe vétele a lárvafejlődés és imágókelés paramétereire gyakorolt hatást illetően nem vitt közelebb a szerkezet-hatás, vagy legalább is a vegyület típusa és a hatás kapcsolatának megértéséhez. (Ez az analízis csak a 0,16%-os koncentráció adataival készült, mert a magasabb koncentrációk esetében nem volt értékelhető lárvafejlődés és imágókelés.)

A főkomponens analízis (PCA) az összes információ felhasználásával készült és csak a 0,16 %-os koncentrációra vonatkozik. A sajátérték a variancia 93 %-ának az első két főkomponensbe való tömörülését mutatja. A vegyületek az 1. és 2. főkomponens szerint (2.27 ábra) három csoportban találhatóak, melyből a II. és III. egybefolyik. Az első (I) csoport egy sor alkaloidot (atropin, brucin, ergotamin, hordenin, nikotinHT, pikrotoxin, rezerpin, sztrichnin és vinkamin), egy fenolt (kumarin) és egy kontrollt (babot) foglal magában. Az alkaloidok közül 6 megegyezik a klaszterezéssel kapott csoportosítás 6. fűrtjével (2.26b ábra). Látszólag nincs közös vonás az I. csoport tagjai között, az alapadatok részletesebb vizsgálata (3.11a,b táblázatok) azonban megmutatta, hogy az alkaloidok általában a legalacsonyabb koncentrációban sem támogatták a lárvafejlődést imágóvá, nagy befűrási L1 mortalitást okoztak, és amelyek alkaloid esetében volt imágóvá fejlődés, ott a fejlődési idő jelentősen meghosszabbodott. A bab szintén nagy lárva mortalitással, viszont igen rövid fejlődési idővel tűnik ki. Ugyanezt az analízist a vegyület

csoportok nevének behelyettesítésével elvégezve a 2.28 ábrát kapjuk és láthatjuk, hogy az előbbi I. csoport a kb. 20 alkaloid 50 %-át magában foglalja. A változók elrendezése a két főkomponens szerint (2.29 ábra) csak ötöt tüntet fel a 8 közül, mert a vegyületek jelentős részénél nincs elegendő adat [nem kelt imágó (ez 0 érték) és ezért nincs további adat (pl. imágó tömeg, ami nem lehet 0), ezért az analízisben nem vettem figyelembe].

A változók szerinti PCA eredményeit az összes vegyületre nézve a 2.30 ábra mutatja. Itt a sajátérték csak a 7. komponens esetében éri el a 99 %-ot, ami jelentős önálló hatásokról árulkodik. Például, a fejlődési idő hosszok általában negatív hatásúak az összképre, míg az abszolút tojás-számok (egyenletességük okán) pozitív, a relatív tesztben lerakott tojás-számok (változó jellegük miatt) negatív hatást okoztak. Mind az imágó kelés, mind pedig azok tömege pozitív hatásokat közvetít. Ebben az esetben a változók a vegyületek és ezek elrendezése a két első főkomponens szerint egyetlen tömörülést mutatott (2.31 ábra), melyből csak a sztrichnin, a maga nagyon negatív, és a bab a maga erőteljesen pozitív hatásával különült el.

Összességében a klaszter és PCA analízisekről az állítható, hogy eltérések ellenére sok közös vonást emelnek ki a vegyületek hatásaira nézve. Úgy látszik azonban, hogy nem mutatkozik összefüggés a tojásrakás és lárva mortalitás között, ami utal a 3. fejezetben tárgyalásra kerülő témára. Mivel a babzsizsik L1-k aktívan mozognak, lehetőségük van korlátozott választásra, mert a pilulák esetében közvetlenül az endospermium minőségét érzékelhetik. Kiténik, hogy az L1-k érzékenysége igen nagy az alkaloidokra és ez akár adaptív jelleg is lehet, mert a Leguminosae család fajaiban az alkaloidok nagyon gyakoriak [a fajok kb. 50 %-ában található ilyen vegyületek (Li & Willaman 1968) 0,1 és 5 % koncentráció között, szárazanyagra számítva] és jelentős élettani hatással rendelkeznek (Harborne *et al.* 1971). Abszolút tesztben a nőstények hasonló számú tojást raktak, szemben a relatív tesztekkel, amikor ezek az értékek a vegyületek között jelentősen eltértek, valamint egyik teszt-helyzetben sem tükröztek összhangot a koncentrációkkal. Ez arra is utal, hogy a válasz egy adott koncentráció mellett „minden-vagy-semmi” jellegű, vagyis, ha a tojásrakási válasz már gátolt, ugyanaz marad a koncentráció emelkedésétől függetlenül. Az illékony anyagok (vanillin, kumarin, cinnám-sav), valamint néhány fenol és alkaloid (sztrichnin, brucin) erős negatív hatással vannak a tojásrakásra, míg több más vegyület (glükozidák és néhány más alkaloid) nem befolyásolja negatívan.

Kiemelendő a nem-fehérje típusú aminosavra, a kanavaninra adott válasz. A vegyület konzekvens elkülönítése az összes klaszter-analízis során, csak a lerakott tojások száma alapján, felhívja hatásának ellentmondásosságára a figyelmet, ui. relatív tesztben a tojások száma egyre nagyobb volt a koncentrációk emelkedésével, míg ez abszolút tesztben éppen csökkenő tendenciát mutatott. Lehetséges, hogy az alkaloidok mellett jelentős faktor lehet a nem-tápnövény Leguminosae, specifikusan a *Vicia*-fajok elkerülésében (lásd a 3. fejezetet), és bár koncentrációja 5-8 %-ot is eléri egyes fajokban (Janzen 1971), a Phaseoleae tribuszra éppen nem jellemző az előfordulása (Lackey 1977).

Más vegyületek még jelentősebb mennyiségben lehetnek jelen Leguminosae-fajokban. Flavonoidok (rutin és morin) tojásrakásra gyakorolt hatása azért is érdekes a vizsgált koncentrációk mellett, mert természetes körülmények között igen nagy mennyiségben fordulnak elő, pl. a japán akác, *Sophora japonica*, virágjában a szárazanyag tartalom akár 24 %-át is elérhetik (Gevrenova *et al.* 2007)!

#### Szerkezet-hatás összefüggés

A szerkezet-hatás (SZH) összefüggés kérdése önmagát kínálja azáltal, hogy bár a 43 vegyület szerkezetileg és ennél fogva tulajdonságaiban is jelentősen eltér, mégis nagyobb csoportok, pl.

alkaloidok stb. megkülönböztethetők. Ellenben eleve nagyon keveset tudunk arról, hogy egy táplálkozásban vagy tojásrakásban szerepet játszó receptor egy adott molekula mely részére mutat választ. További igen nagy nehézséget jelent, hogy amíg élettani folyamatokban szerepet játszó receptor molekulák elkülöníthetők, addig a viselkedés szintjén végzett hasonló igényű vizsgálatok olyan rendszerben zajlanak, ahol közvetlen genetikai szabályzás alatt nem lévő fenotipikus válaszon (jelen esetben a tojásrakás) kísérjük meg lemérni ugyanazt. Ha a közvetlen genetikai szabályzás alatt lévő sejt receptor-szinten sem egyértelmű a SZH összefüggés (pl. Hutchinson & Somogyi 2004), akkor valószínű, hogy a magatartás-szintű megfelelés csak statisztikus jellegű. Természetesen vannak kivételek: egyetlen gén által meghatározott, gátló anyagra való érzékenységet eddig csak két *Yponomeuta*-fajban mutattak ki (van Drongelen & van Loon 1980). Emiatt a kémiai anyagok egy jóval nagyobb körénél várhatjuk, hogy nem-specifikus módon valamilyen szintű hatást váltsanak ki, ami viszont nem tükröz a szerkezet és hatás között kapcsolatot. Az irodalom támogatja az utóbbi megállapítást. Több lepkefaj lárváinál egy-két olyan ízlelő sejtet azonosítottak, mely egymással rokonságban nem lévő másodlagos növényi anyagok széles spektrumára reagál (Schoonhoven *et al.* 1998). A vizsgált vegyületek sajátosságainak elégtelen ismerete is gátolja a világos elválasztást hatás tekintetében. Ugyanakkor a csak magatartási hatás vizsgálata alapján sem tűnnek ki kémiai csoportok többé-kevésbé homogén válasszal, bár arra van bizonyíték, hogy egyes receptorok alkaloidokra vagy fenolokra jobban ráhangoltak (Glendinning 1995). Az is kérdés, hogy ugyanazon vegyületek – koncentráció változás esetén – továbbra is ugyanabba az irányba hatnak-e, pl. alacsony koncentráció mellett a tojásrakásra gyakorolt hatás jelentkezik, a magasabb pedig L1 mortalitást okoz.

Saját vizsgálataink egy másik fajjal (Szurdoki *et al.* 1991) azt mutatták, hogy nehéz, ha egyáltalán lehetséges egyszerű és általános SZH viszonyt találni. Több tanulmány ismeretes (Bentley *et al.* 1984a, b, 1988, Lane *et al.* 1985, Yano 1986, Isman *et al.* 1987, Mahoney *et al.* 1989, Capasso *et al.* 1994), melyek a vegyületeket akár gátló, akár stimuláló hatásuk erőssége szerint sorrendbe állítják és kellő kémiai szerkezeti, a konfigurációra, izométriára, a szubsztituensek helyzetére és természetére vonatkozó ismeretek birtokában megkísérik megmagyarázni a hatást. Sok esetben alkalmaznak kizárásos módszert, mely szubsztituensek különbözőségével és jelenlétük/hiányuk figyelembe vételével magyarázza a hatás meglétét/hiányát. Például 18 kardenolid típusú szteroid-származék (az Apocynaceae és Asclepiadaceae családokra jellemző vegyületek) két közel rokon *Pieris* (Lepidoptera) faj esetében jelentősen eltérő mértékű tojásrakás gátlást váltott ki, ha a glükóz, az aglükon vagy éppen aldehid csoportok voltak jelen vagy hiányoztak (Huang & Renwick 1994). A *Delia radicum* káposztalégy faj esetében a kémiailag eltérő szerkezetű vegyületek (glükozinolátok a Cruciferae családban) csak akkor bizonyultak hatásos tojásrakás stimuláló anyagoknak, ha a S=O csoportot tartalmazták (Braven *et al.* 1996). Hasonló módon, a karboxil-sav csoport jelenléte a  $\beta$ -bergamot-sav molekulán elengedhetetlen feltétel volt a *Helicoverpa zea* tojásrakásához (Douglass *et al.* 1993). A vizsgálatok csak ritkán terjednek ki receptor fiziológiai szintekre, pedig nyilvánvaló, hogy az SZH megfelelés nem egy vegyület szubsztituense és a magatartás között van, és amíg ez magatartás-szintre „lefordítódik”, addig több alrendszer döntése játszhat közre.

Az eredmény tipikusan az, hogy egymással nem rokon vegyületek azonos hatást váltanak ki és fordítva, apró eltérések rokon vegyületek között jelentős magatartási különbségekben jelentkeznek (pl. vonzás helyett visszautasítás). Ezt a gondolatot erősíti meg Messchendorp *et al.* (2000) adatai, akik drimán analógok táplálkozást gátló hatását vizsgálták *Pieris brassicae* lárváin és azt találták, hogy hasonló anyagok teljesen eltérő módon hatnak, ezért az SZH vizsgálatokban célszerű a hatást kiváltó mechanizmus jellegét is figyelemmel kísérni. Nagyobb sikerre



számíthatnak azok a vizsgálatok, amelyek egyetlen vegyület származékaival közelítik meg a problémát, pl. rotenon esetében (Lane *et al.* 1985), szemben azokkal, ahol sok, de csak tágabb rokonságban lévő vegyületről van szó (pl. alkaloidok). Az utóbbiaknál maradván megállapítottam, hogy egyes alkaloidok azonos klaszterben jelentek meg és, hogy a tojásrakási válasz is, de főként a lárva mortalitás mutatott érzékenységet erre a csoportra nézve. A vizsgált alkaloidok (2.8 táblázat) általában jelentős szerkezeti heterogenitást mutatnak, mégis szorosabb szerkezeti rokonság áll fenn a következő párok között: atropin és tropinon, brucin és sztrichnin, kafein és teofillin. A további vegyületcsoportokban szorosabb szerkezeti rokonság van az egyszerű fenolok esetében a vanillin és homoprotokatechuik-sav, a fenol glükozidák sorában az eszkulin és p-arbutin, a flavonoid glükozidák sorában a rutin és naringin, a szaponin glükozidák sorában a hekogenin, szmilagenin és szolaszodin, az egyéb glükozidák sorában a tomatin és digitonin között, csak néhány példára szorítkozva. A 2.8 táblázat adatai és a 2.26b ábra akár a relatív, akár az abszolút tesztben lerakott tojások számát tekintve, rendkívül változatos képet mutatnak és nincs kapcsolat az említett alkaloid párok között sem (2.32a és b ábrák).

#### *Növényi extraktumok pilulákban*

(C5) Bab terméshéj (perikárpium) por (BTHP) extraktuma pilulákba keverve és egyéb módosító anyagokat, pl.  $MgSO_4$ -ot hozzáadva, a 2.33a ábrán látható mintázatot eredményezte többválasztásos tojásrakási tesztben. A klaszter analízis két nagyobb fürtöt mutatott ki, az elsőbe a kimondottan magas, 40 tojás/edény válaszok (2.33b ábra), a másodikba az ez alattiak kerültek. A második fürt 2 további alcsoportra osztható, amely a legkevésbé kedvelt szubsztrátumokat foglalja magában: ilyen, pl. az extraktum nélküli pilula hordozó anyaga [3, burgonya keményítő], vagy a hozzáadott extrahált anyag [4], amely önmagában nem volt képes jelentősen emelni a lerakott tojások számát, valamint az üveggolyó [10]. Jelentős viszont az emelkedés, ha [4]-hez Mg-t is adagoltam [13]. Ez ismételt felhívja figyelmet ennek a vegyületnek a különleges helyzetére. Irodalmi összevetésre alkalmas forrást nem találtam.

A többválasztásos (relatív) tesztek értékét bizonyítják a fenti vizsgálatok. Az abszolút tesztek rendszerint nem mutattak lényeges különbséget a preferencia tekintetében, és inkább a genetikailag meghatározott tápnövény körhöz való viszonyt határozták meg. Ezzel szemben a relatív tesztek finom felbontásban valódi rangsort tükröztek. Ez a felbontás megmaradt akkor is, ha a rangsorban elől álló/legkedveltebb gazdanövény is jelen volt. Ezért nem értek egyet Withers (1997) megjegyzésével, aki szerint a hierarchiában hátrább álló növényfajok közötti különbségek megjelenését nem tartja elég erősnek relatív tesztekben. Állítása viszont abból a szemszögből érthető, hogy egy behurcolt növény preferáltságának eldöntésére csak az abszolút (kényszeres) tesztek alkalmasak.

## 2.3 A tanulás szerepe a tojásrakási hely kiválasztásában

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

Szentesi, Á. & T. Jermy. 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects.

In: E.A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. II. CRC Press, Boca Raton, 39-74.

Szentesi, Á. & D. Schmera. Early adult experience does not affect host preference ranking of an egg-laying insect in multiple-choice tests. (Kézirat.)

c. munkái.

### Bevezetés és célkitűzés

Saját irodalmi nyilvántartásom kb. 200, a rovarok tanulásával kapcsolatos cikket tartalmazott 1990 óta, az általunk készített áttekintést követően (Szentesi & Jermy 1990), amely egyike az

első munkáknak a növényevő rovarok körében kimutatott tanulási formákra nézve. A vizsgálatok túlnyomó része euszociális és szoliter hártásszárnyúak körében zajlott. A tanulást úgy határoztuk meg, mint a tapasztalat által módosított magatartást. Az eredeti, Thorpe-tól (1956) származó definíció az „adaptív” kifejezést is magában foglalja, ami ott a módosulás, változás adaptív jellegére utal. Jelentős kritikai támadásokat váltott ki, tekintettel arra, hogy *a priori* nem tekinthető valamilyen változás adaptívnek, mert tanulás útján szerzett maladaptív viselkedésre is van elegendő példa (Papaj & Prokopy 1989). Az áttekintésünkben a következő tanulási formákat különböztettük meg:

- nem-asszociatív formák: szenzitizáció és habituáció;
- asszociatív formák: averzió tanulás, tanult táplálék-, ill. a táplálkozási és tojásrakási hely kiválasztása;
- speciális: indukált preferencia.

A szenzitizáció olyan izgalmi állapotot jelöl, amelyben fokozott válaszkészség jelenik meg egy biológiailag fontos ingerre. Egy pontosabb meghatározás szerint a negatív megerősítés utóhatása, azaz egy averzív stimulus által kiváltott reakció (Moore 2004), amikor a kondicionált stimulus önmagában áll (McGuire 1984). Nem asszociatív típus és a korábbi, a „pseudo-kondicionálás” elnevezése arra utalt, hogy az asszociatív tanulási formákat kísérő artefaktum. Mai vélemény szerint éppen fordítva, mint szükséges feltétel jelenik meg. Ezt a hátteret tételezték fel Dethier *et al.* (1965) a *Phormia regina* légyfaj vizsgálata során leírt központi izgalmi állapot esetében is. Ha a megfelelően rögzített légy lábait vízzel vagy sóoldattal ingerelték, nem kaptak proboszisz kinyújtást. Amennyiben egy csepp cukros oldatot érintettek a tarsuszhoz, akkor természetesen kinyújtotta a szájszervet. Ugyanez történt, ha közvetlenül a cukor oldat után vízcseppet érintettek a lábhoz. Vagyis egy felfokozott izgalmi állapot volt észlelhető, amely központi idegrendszeri eredetűnek bizonyult. Az izgalmi állapot hossza jelentősen változhat, másodperc és perc hosszúságban. Valószínű, hogy több tanulási forma kísérő jelensége lehet.

E rész tárgyalási alapjául szolgáló munka egy kézirat, amelyben a tapasztalat szerepét vizsgáltuk a tápnövény-választásban. Természetesen több hasonló munkára került sor a múltban, ezt azonban kiemeli az a vonása, hogy egy magpredátor a kísérleti állat, valamint a megközelítés éppen a fent tárgyalt optimális tojásrakási döntés és a tanulás viszonyával foglalkozik.

Kiindulásunk tehát az a hipotézis, hogy a nőtény rovarok a lárvális fejlődésre legalkalmasabb szubsztrátumot választják (Monks & Kelly 2003), ugyanakkor tudjuk, hogy a tényleges tojásrakás nem szükségszerűen tükröz adaptív viselkedést és nem felel meg az optimális táplálék keresés feltételeinek (Chew 1977, Jaenike 1978, 1983, Cunningham & West 2001). A hierarchia-küszöb modell (HKM), melyet Courtney *et al.* (1989), majd Courtney & Kibota (1990) tárgyal részletesen, egy a rovarra jellemző belső rangsoron alapul. A szubsztrátumnak, hogy elfogadható legyen, át kell jutnia egy stimulus küszöbön. A rangsorban elsőnek álló gazdanövény megtartja elsődleges helyzetét egy életem át (Singer 1986, Singer *et al.* 1992, Courtney *et al.* 1989) és akkor is, ha az elfogadási küszöb változik. Alacsonyabb rangú gazdanövény választása lehetséges, de specializálódás rá nem. A választás vagy visszautasítás függ a gazda-specifikus faktoroktól és a rovarnak a gazdanövényről független állapotától, pl. a lerakásra váró tojások száma stb. Ha az előbbieket nagyobb kényszert jelentenek, mint az utóbbiak, akkor a rovar elfogadja a gazdanövényt, amennyiben fordított a viszony, elutasítja. A HKM meglehetősen mechanisztikus modell, néhány tanulmány azonban a jóslatait támogatja (Withers 1999, Sadeghi & Gilbert 2000).

Amikor különféle ingerekkel szembesítjük a kísérleti állatokat, az expozíciós idő tartama nagyon fontos. Általában ezek hosszúak, ami tartós asszociatív tanulásban (Jaenike 1988, Hoffmann

1988, Averill *et al.* 1996, Landolt & Molina 1996 és mások) vagy egy életre szóló indukált tojásrakási preferenciában ölt formát (Mark 1982, Jermy 1987). Jóval kevesebb ismert a rövid távú (néhány perces) indukció hatásairól, hogy vajon ezek is eredményeznek-e valamilyen tanulási formát, pl. szenzitizációt. Különösen a HKM viszonylatában érdekes megvizsgálni, ui. Monks & Kelly (2003) a *Plutella maculipennis* káposztamoly imágóit egy alacsonyabb rangú gazdanövényen (*Barbarea verna*) tartva azt találták, hogy a magasabb rangú növényt (*Brassica oleracea*) ezután a lepkék visszautasították. A szerzők szenzitizációval magyarázták az eredményt. A tojásrakás vizsgálatára abszolút tesztet használtak. Hasonló eredményről számol be Zhang & Liu (2006), akik szintén a *P. xylostella* fajjal dolgoztak, bár Monks & Kelly (2003) közleményét nem ismerik. *Brassica verna* helyett a *Pisum sativum* volt a gazdanövény hierarchiában hátrább álló, nem kedvelt növényfaj. Abszolút és relatív tojásrakási kísérleteket végeztek, de rendkívül hosszú expozíciós időkkel (8 és 12 óra). A bábból való kikelés után borsó jelenlétében tartott lepkék szignifikánsan több tojást raktak a borsóra, mint a naiv egyedek. A jelenség magyarázatára használt fogalmi rendszerükkel vitatkozni lehet (lásd a Tárgyalás részt). Courtney *et al.* (1989) a relatív tesztet nem tartja alkalmasnak a HKM modell vizsgálatára, mert a polifág fajok egy ilyen választási helyzetben a legmagasabb rangú gazdanövényt kevésbé fogják kedvelni, ui. széles tápnövény spektrumuk miatt a preferenciát „szétosztják”. Kérdéses, hogy ez miként valósul meg egy szűken oligofág, mindazonáltal hierarchikus preferencia sorrendet mutató fajnál, relatív tesztben. Célkitűzésünk tehát az volt, hogy tisztázzuk, vajon a babzsizsik, *A. obtectus*, nőtények rövid távú expozíciója egy olyan növényfaj (tehénborsó, *Vigna unguiculata*) magjaira, mely az elfogadható nem-tápnövény kategóriába sorolható, befolyásolja-e az utána következő tojásrakási hely kiválasztását egy olyan többválasztásos tesztben, melyben az elsődleges tápnövény is jelen van és ez a HKM-el megegyező eredményt mutat-e? Tekintettel arra, hogy a többválasztásos tesztek statisztikai értékelése nem megoldott, ezzel is próbálkoztunk.

### 2.3.1 Anyagok és módszerek

A babzsizsiket természetes tápnövényén tenyésztettük. A kikelő bogarakat elkülönítettük a magvaktól és minden a tápnövényükkel kapcsolatos törmeléktől. A bogarakat (mindkét ivar) egy tiszta 0,5 l egérpohárba helyeztük 25 °C-ra, ahol hullámpapír felületen mozoghattak, ill. találtak búvóhelyet. Az edényben semmilyen növényi mag nem volt. Mézes vízzel itattuk a bogarakat. Három-öt napos korban teszteltük a nőtényeket, melyek ekkorra bizonyosan kopuláltak és (a tapasztalat szerint) 0,5-1 órán belül hajlandóak voltak tojást rakni, ha alkalmas szubsztrátumra kerültek. Ez alatt a 3 nap alatt a laterális petevezetőkben felhalmozódott kb. 30 pete kerül megtermékenyülésre és lerakásra, és amíg ez nem történik meg, újabb peteérés nem zajlik (Huignard 1976). A kísérleti rovarpopuláció homogénnek mutatkozott abban a tekintetben, hogy valamennyi egyed relatíve naivnak volt tekinthető (teljes mértékben nem, mert a tápnövény magból való kibújás is együtt jár kémiai ingerek érzékelésével) és semmiféle további tapasztalattal nem rendelkeztek. Emiatt csak olyan magatartás változásokra kellett számítanunk, amelyek a nőtények „tojásterhelésével” voltak összefüggésben. Korábbi vizsgálatok (Rosenheim & Rosen 1991) ugyanis kimutatták, hogy a le nem rakott tojások száma befolyásolja a keresési magatartás intenzitását az *Aphytis lingnanensis* parazitoid fajnál. A teszt előtt fél órával abban a szobában helyeztük el a bogarakat, ahol a kísérletek folytak. A tojásrakással kapcsolatos magatartás leírását lásd a 2.2.1 pontban.

Tesztnövényként hét pillangósvirágú fajt használtunk, amelyek közül a bab a fő tápnövény hazánkban, a többi un. elfogadható nem-tápnövények: a tehénborsó (*Vigna unguiculata*), étkezési borsó (*Pisum sativum*), fehér csillagfürt (*Lupinus albus*), szegletes lednek (*Lathyrus sativus*), lablab (*Lablab purpureus*) és a szója (*Glycine max*) magjai voltak. A 120-190 mg

tömegosztályba eső száraz és ép maghéjú magvakat használtunk, hogy a lényeges magtömeg különbségekből esetlegesen adódó preferencia különbségeket elkerüljük (Szentesi 2003). A magvak maghéjának épsége azért fontos, mert a nőstények nagy érdeklődést mutatnak minden magfelületi hiba, egyenetlenség, sérülés iránt.

Többválasztásos tesztek és a 2.2.1.2 pontban leírt kísérleti elrendezést alkalmaztuk. Hipotézisünk szerint a nőstényeknek fizikai kontaktusba kellett kerülniük a magvakkal, mert korábbi tapasztalataink alapján, olfaktorikus orientációt nem mutatnak a gazdanövényekre. A teszt előtt több nőstényt 10 percre, babra (*Phaseolus*), vagy tehénborsóra (*Vigna*) helyeztünk, a nőstény vizsgálhatta a magvakat, de nem engedték tojást rakni. Ezeket a nőstényeket tekintettük „tapasztaltaknak” (T), tovább pontosítva: ha babon tartózkodott TB, ha *Vigna*-n, TV. Ezek közül vettünk ki véletlenszerűen egy-egy nőstényt és helyeztük az összes magot tartalmazó arénába, véletlenszerű helyre. A harmadik kezelést naiv (N) nőstények jelentették, amelyek 10 percig egy edénybe kerültek minden inger nélkül.

Magában az arénában a 7 mag pozícióját randomizáltuk és minden futtatás alkalmával friss magvakat használtunk. Minden nőstényt csak egy alkalommal teszteltünk. Minden futtatás 1 óra hosszát tartott, ami összesen 91 óra megfigyelést jelentett (30 TB, 30 TV és 31 N). A magatartásformák regisztrálásán túlmenően, a mozgáskövető program rögzítette a látogatások számát és a tartózkodások időtartamát (sec) a magvokon, a magvak közötti áthaladások gyakoriságát („tranzíciók”) a magvakat körülvevő zónákon. A tranzíciók leggyakoribbak 3 mag között voltak, ezért csak ezekre vonatkozóan készült százalékos megoszlás az összes tranzíció idejéhez képest. Feljegyeztük az első magot, amelyen a látogatások kezdődtek, mert ez egyes esetekben tovább módosította a preferenciát, valamint a lerakott tojások számát. Az egyes futtatások jelentették az ismétléseket. Mivel a magvak helyzete randomizálva volt, ezért az összes magatartási és mozgási adatot a statisztikai analízist megelőzően újrakódoltuk, mintha minden mag ugyanabban a pozícióban lett volna az összes futtatás alatt.

Mivel a teszt időtartama csak 1 óra volt, ami jelentősen kisebb, min a nőstények életkora (kb. egy-két hét a hőmérséklettől és itatástól függően), fontos volt megtudni, hogy az 1 óra alatt lerakott tojások száma miként viszonyul a teljes élettartam alatt lerakottak számához, hasonló többválasztásos, ill. csak abszolút tesztben, és vajon a preferencia is hasonló módon jelenik-e meg. Erre a célra ugyanolyan gipsz aréna-aljakat használtunk, a magvak helyzetét randomizáltuk és 1 hím és 1 nőstény bogarat helyeztünk ezekre. Ismétlés: 32. Abszolút tesztben 3-3 magot helyeztünk egy 2x5 cm méretű üvegedénykébe és 3 pár *A. obtectus* adultot engedtünk az edénybe (7 ismétlés). Mindkét tesztben az adultok elpusztulása után meghatároztuk a lerakott tojások számát.

#### Statisztikai értékelés

GLM ANOVA-t használtunk a következő null-hipotézisek tesztelésére: (a) az aréna teszt előtti tartózkodás babon vagy *Vigna*-n nincs hatással a következő paraméterekre: a magvokon való tartózkodás hossza és gyakorisága, (b) a babon vagy *Vigna*-n szerzett tapasztalatot nem befolyásolja az aréna-tesztben az első mag hatása, amelyen a környezet felderítését kezdi a nőstény. Az „első mag” hatását, mint random faktort vittük be a GLM analízisbe, mert ez teljesen véletlenszerű volt. Parametrikus ANOVA-t használtunk annak kimutatására, hogy az ugyanazon a magon való tartózkodás befolyásolta-e a mért paramétereket.

(Szemi-)Markov analízissel vizsgáltuk, hogy (a) a tapasztalat alapján a nőstény nagyobb valószínűséggel választ-e olyan útvonalakat, melyeken keresztül a kedvelt magvakat eléri, mint más utakat, és (b) a közvetlenül megelőző mag befolyásolja-e a látogatást egy kedvelt magon. Ez

az analízis, amint az első-fokú Markov láncoknál ismert, nem tételez fel memóriát, csak a magatartást közvetlenül megelőző esemény hatását. Ehhez a tartózkodási időtartamokat korreláltattuk a megelőző látogatásokkal („sequential dependency analysis of first-order Markov-chains”, Haccou & Meelis 1992, p. 200). Röviden abból áll, hogy a tartózkodási időt, melyet a nőstény egy preferált magon töltött az előző látogatáshoz rendeljük, majd az így összegyűjtött és rangsorba rendezett adatokon Kruskal-Wallis tesztet végzünk.

A többválasztásos kísérletek statisztikai értékelése problémákat vet fel, akár parametrikus, akár nem parametrikus módszerekről van szó, a függő változók egymástól való kölcsönös függősége miatt (Roa 1992, Lockwood 1998). A magvak elfogadottságának összehasonlítását két lépésben végeztük. Első lépésben a magvak „preferencia-értékét” (PÉ) számítottuk ki ismétlésenként, egy null-modell felhasználásával (Gotelli & Graves 1996). A második lépésben az egyes magvak PÉ-ít hasonlítottuk össze egy randomizációs teszttel. A magvak ismétlésenkénti PÉ-je nem más, mint annak a valószínűsége, hogy az ismétlésben az adott magot legalább a tapasztalattal megegyező számban választja egy nőstény. A nőstény diszkrét választását kifejező függő változó lehet a lerakott tojások száma, a magon tett látogatások száma, vagy akár az azon töltött idő másodpercekben kifejezve. Az adott ismétlésben a diszkrét választások (pl. lerakott tojások) számát véletlenszerűen szétosztottuk a tesztelt magok között 1000 alkalommal. A magvak PÉ-je egyenlő azon véletlenszerűen szétosztott diszkrét választások számának az ismétlés-számmal (1000) osztott hányadosával, mely esetekben a nőstény tapasztalt választása a véletlen szétosztással egyező vagy annál kisebb volt. Következésképpen a PÉ = 1 (jelentős preferencia) és 0 (preferencia hiánya) közötti értéket vehet fel és független az egyes ismétlések esetében tapasztalt diszkrét választások számától (vagyis pl. az ismétlésenként lerakott összes tojás száma nem befolyásolja az index értékét, lásd Lockwood 1998).

Az egyes magvak PÉ-inek statisztikai összehasonlítását egy randomizációs teszttel végeztük (Manly 1991). Először a magvakra kapott ismétlésenkénti PÉ-eket átlagoltuk, majd magpáronként kiszámoltuk az átlagok különbségét. A következő lépésben az egyes magok preferencia értékeit véletlenszerűen hozzárendeltük az egyes magokhoz, ismétlésenként (gyakorlatilag véletlenszerűen átcímkeztük a PÉ-eket). Ezután minden magra kiszámoltuk az ismétlésenkénti PÉ-k átlagát, illetve a magpáronkénti átlagok különbségét 1000 alkalommal. Végezetül két mag tapasztalt átlagos (ismétlések közötti) PÉ különbségét egy valószínűségi  $p$  értékkel fejeztük ki. A  $p$  érték annak a valószínűségét adja meg, hogy két mag esetében véletlenszerűen legalább akkora-e a különbség a PÉ-ek között, mint a tapasztalt átlagos (ismétlések közötti) PÉ-ek különbsége. A  $p$  érték számolásakor azon véletlen hozzárendelések számát osztottuk el a véletlen hozzárendelések teljes számával (1000), mely esetben a preferencia-értékek tapasztalt átlagos különbsége megegyezett vagy kisebb volt a véletlenül számított átlagos különbséggel. Két mag átlagos preferencia-értékét akkor tekintettük különbözőnek, amikor a  $p$  érték 0,05 vagy annál kisebb volt. A hét tesztelt mag preferáltságának különbözőségét kifejező  $p$  értéknek a magpáronként számított legkisebb  $p$  értéket tekintettük.

### 2.3.2 Eredmények és tárgyalásuk

A 91 futtatásból csak 71 felelt meg annak a kritériumnak, hogy a preferencia határozottan egy mag, a bab, a *Vigna* vagy a lablab, felé irányult. Így összesen 26 TB, 24 TV és 21 N adatsort értékeltük. A fennmaradó 20 ismétlés változatos képet mutatott, az adott nőstény több magot preferált, vagy a felsoroltakon kívül más magvakat preferált egy-két esetben. A futtatásokat a szerint csoportosítottuk, hogy milyen teszt-előtti kezelésben részesültek. Ezekben a csoportokon belül további alcsoportokat képeztünk a preferencia irányultsága szerint (azaz, hogy melyik magra vonatkozott: bab, *Vigna* vagy lablab). A következő megoszlás mutatkozott: a TB

kezelésben 20 a babot, 3 a *Vigna*-t és 3 a lablabot kedvelte, a TV futtatásokban 7, 6 és 11, az N-ben 14, 4 és 3 volt a gyakoriság ugyanazon sorrendre nézve.

A teszt előtti tapasztalat szignifikánsan hatott a magvak látogatásának gyakoriságára és hosszára (2.12 táblázat). A teszt-arénába helyezett nőstények valamelyik magon kezdtek vizsgáldni és általában egy ideig azon maradtak vagy tovább álltak, ha nem volt a mag kedvükre való. Az eredményeink megerősítették a Courtney *et al.* (1989) által jósoltakat, azaz a nőstények nem változtatták meg a gazdanövény rang-sorrendet a teszt előtti tapasztalat eredményeként. Ugyanakkor nem tagadható, hogy egy másodlagos gazdanövényen (*Vigna*) szerzett tapasztalat jelentősen csökkentette a primer gazdanövény iránti preferenciát. A preferencia a választási tesztekben az objektumokon eloszló részpreferenciák összege (Singer 1986). Így, ha egy magon a preferencia csökken, másokon növekednie kell.

Az „első mag-hatás” csak a TB nőstényekre nézve volt jelentős (2.12 táblázat). Az ANOVA, melyben az első mag, mint random faktor szerepelt azt mutatta, hogy a *Vigna* és a lablab számára a *Vigna*-n való teszt előtti tartózkodás igen fontos volt, valamint, hogy az első mag-hatás a szója, *Lupinus* és *Vigna* esetében jelentkezett (2.12 táblázat). Az első-mag hatása abban lehet lényeges, hogy visszafordíthatja a megszerzett rövid távú tapasztalatot és erre a többszörös választási teszt különösen sok alkalmat ad. Ezt a jelenséget bizonyították a *Rhagoletis mendax* légyfajnál (Prokopy *et al.* 1993) és ebben a vizsgálatban is voltak erre utaló jelek.

A futtatások fentebb tárgyalt megoszlásából is látható, hogy 3 mag esetében jelentkezett kiugró preferencia: bab, *Vigna* és lablab (2.34 ábra). A babon töltött idő szignifikánsan hosszabb volt, mint a *Vigna*-n vagy lablabon a TB és N nőstények esetében, ellenben a TV egyedek mindhárom magot kiegyenlítően látogatták (2.34 ábra). Látogatási gyakoriságban kifejezve azonban a különbségek már nem markánsak (2.35 ábra). A látogatási hosszokban jelentkező különbségek jelentős része tojásrakásra vezethető vissza, ami természetesen része a magon-tartózkodási időnek. A tartózkodási gyakoriságok ismét hasonlóak voltak a TB és N egyedeknél és megint eltért ezektől a TV, mert a nőstények leggyakrabban a *Vigna*-t látogatták (2.35 ábra). Mindezt a 2.13 táblázat adatai is megerősítik, mely számított PÉ adatokat mutat és páros összehasonlításokat a tartózkodási idő és a lerakott tojások tekintetében. Eszerint, míg a TB és N nőstények szignifikánsan több tojást raktak a babra a *Vigna*-val és lablabbal szemben, a TV nőstények nem tettek különbséget a három mag között. Ellenben a tartózkodási idők a 3 magon egyik típusú nőstény esetében sem különböztek.

A lerakott tojások száma megerősítette, hogy egy adott magon szerzett tapasztalat megnöveli a figyelmet ugyanerre a magra (2.14 táblázat). A TV nőstények kb. 1/3-dnyi tojást raktak a másik két csoport által lerakottakhoz képest. Kérdés, hogyan befolyásolja a szenzitizáció a fiziológiai folyamatokat, mint pl. a tojásérést, és eredményez-e nagyobb fekunditást? A teljes élettartam alatt rakott tojások eloszlása az egyedi többválasztásos tesztben tükrözte a magatartási megfigyelések eredményeit (2.15 táblázat). A 32 nőstény közül 9 csak a babon rakott tojásokat, 2-2 csak a *Vigna*-n és lablabon. A maradék 19 különböző kombinációkban használta a magvakat, de a babra mindig rakott tojásokat. Ezzel ellentétben nem volt egyetlen eset sem, amikor a nőstények úgy raktak tojásokat, hogy vagy a *Vigna*-n, vagy a lablabon plusz bevéve valamelyik még alacsonyabb hierarchiájú magot. Más szavakkal, a tojásrakás megerősítette a 2.34 ábrán és a 2.13 táblázatban foglaltakat. Az abszolút tesztben a nőstények, a borsó és *Lupinus* kivételével, minden magra ugyanannyi tojást raktak (2.15 táblázat).

A tranzíciók eredményei azt mutatták, hogy a kétirányú (oda-vissza) áthaladások átlagos ( $\pm$ SD) száma (az összes tranzíció százalékában) 7,2 ( $\pm$  9,6) % volt a N, 20,3 ( $\pm$  12,5) % a TB, és 18,5 ( $\pm$

13,5) % a TV nőstények esetében (ANOVA:  $F_{2, 51} = 6,3049$ ,  $p = 0,0036$ ), vagyis az N egyedek kevesebb látogatást tettek a 3 magot érintve (bab – *Vigna* – lablab), a többihez képest. A Markov-lánc analízis kimutatta, hogy a babon-tartózkodás hosszát csak a TB nőstények esetében befolyásolta szignifikánsan a közvetlenül ezt megelőző tartózkodás, és csak akkor, ha ez is babon volt (Kruskal-Wallis ANOVA,  $p = 0,01$ ). Azok a tények, hogy a nőstények gyakrabban használtak bizonyos útvonalakat, melyek a kedvelt magvakat kötötték össze, valamint, hogy a közvetlenül megelőző látogatás befolyásolta a tartózkodást a legkedveltebb magon, egyaránt rövid-távú memória működésére utal. A nőstényeknek bizonyos magvak helyét és a hozzájuk vezető útvonalakat meg kellett jegyezniük ahhoz, hogy azokat gyakrabban használják, mint másokat.

Választási tesztek viszonylag ritkán alkalmaznak preferencia vizsgálatára (Janz 1998, Egas & Sabelis 2001, Liu *et al.* 2005, Zhang & Liu 2006), részben azért, mert tudatában vannak a szerzők annak, hogy statisztikailag nem, vagy nehezen kezelhetők (Manly 1991, Lockwood 1998), bár ez a kisebbség. Másrészt azért, mert bár természetes helyzetnek számítanak az abszolút tesztekhez képest, a gazdanövény rang-jellege csak viszonylagos, továbbá a tesztállat részéről a választék szimultán ismeretét tételezik fel (Courtney *et al.* 1989). Az utóbbi feltételezés természetesen nem jogos, mert a kísérleti állatok az objektumokat szekvenciálisan látogatják. Közben nyilván tapasztalatokat szereznek és, egy rovar esetében, rövid távú memória is folyamatosan alakítja a további választásokat.

A vizsgálat, amellet, hogy demonstrálta az előzetes tapasztalat lényeges preferencia módosító hatását, rávilágít arra is – a válaszok variabilitása alapján –, hogy a gazdaválasztás labilis folyamat (Bossart & Scriber 1999). A variabilitásért különböző faktorok lehetnek felelősek: egyedi tanulási, a labor és természetes helyzetek közötti különbségek (Jaenike 1988, Hoffmann 1988), nőstény vonalak közötti különbségek (Jaenike & Grimaldi 1983, Thompson 1988b). A babzsizsik genetikai diszpozíciója a magvak iránt a bab-lablab-*Vigna* sorrend, ami meglehetősen stabilnak mutatkozott a rövid távú tapasztalat eredményeként. A naiv nőstények sokkal kevésbé mutatnak preferenciát a *Vigna* és lablab iránt (2.13 és 2.14 táblázatok és 2.34 ábra).

Az a jelenség, hogy a *Vigna*-n tapasztalatot szerzett nőstények kiterjesztették a preferenciát egy, a *Vigna*-val egyenértékű, elfogadható nem-gazdanövényre (*Lablab*) is, megegyezni látszik a Jaenike (1983) által tapasztalt „kereszt-indukcióval”. Ekkor egy adott objektumon szerzett tapasztalat kiterjed egy hasonló rangban álló objektumra is, pl. közös kémiai vonások következtében. A *Vigna*-n szerzett tapasztalat kiterjedt és *Lablab*-ra is, de esetükben nem tudjuk, hogy melyek ezek a közös vonások.

A munka célját nem képezte a jelenség hátterét magyarázó neurális folyamatok vizsgálata. Mégis a teszt előtti tapasztalatszerzés és az utána következő magatartás olyan tanulásformára mutat, amely nem tartós, könnyen megváltozhat, mindenesetre eléggé mély ahhoz, hogy a rangsorrendben jóval hátrább álló növényfajokra hangolja rá a kísérleti állatokat. Úgy gondoljuk a folyamatok magyarázatához elegendő a szenzitizáció feltételezése (Jermy 1987, Papaj & Prokopy 1989, Szentesi & Jermy 1990). A kísérletünkben alkalmazott 10 perces tapasztalatszerzési idő jelentősen rövidebb, mint más forrásokban közöltek (Monks & Kelly 2003, Zhang & Liu 2006). Monks & Kelly (2003) hangsúlyozza az excitatórikus állapot létrejöttét, ami a szenzitizációt kíséri, és ami elég erős ahhoz, hogy a preferencia fennmaradjon. Mivel a szenzitizáció spontán csökkenést mutat időben (nem vizsgáltuk, mennyi ideig marad meg), ezért a többféle inger közötti mozgás során meggyorsulhat a lebomlása és egy másfajta preferencia kialakulása. Ez feltétlenül növeli a tesztekben tapasztalt variabilitást. A lehetséges „mechanizmusokat” figyelembe véve, véleményünk szerint Zhang & Liu (2006) tévesen ítéli

meg a saját munkájukban tapasztalt hasonló eredmények tanulási hátterét. Abban az esetben is szenzitizációról van szó és nem habituációról. A habituációhoz időben növekvő válasz tartozik negatív inger jelenlétében. Ezt nem mérték, és azt sem bizonyították, hogy az elfogadható nem-tápnövény negatív ingert jelentene. Lehetséges, hogy mindkét folyamat egyszerre zajlik, de szétválasztásuk igen nehéz.

Valószínű, hogy a korai imaginális indukált preferencia (Mark 1982, Jaenike 1983, Landolt & Molina 1996) a fentiekkel azonos, de tartósabb expozíciót követően alakul ki és hosszabb hatás érhető el. Ebben látja a Jaenike (1988) is az eltérő eredmények magyarázatát. Sajnos sem a lárvális, sem az imaginális indukált preferencia mechanizmusa nem ismert (Bernays & Weiss 1996).

A legtöbb tanulmány (Mark 1982, Jaenike 1983, Larsson & Ekblom 1995, Zhang & Liu 2006) evolúciós konzekvenciák levonását látja megalapozottnak és a tápnövény kör kiterjesztésére irányuló kísérletként értelmezi azt, hogy a nőstény rovar rövidebb-hosszabb expozíciója elfogadható nem-tápnövényen preferenciát eredményez erre, vagy rokon növényfajra. Figyelembe kell azonban venni, hogy a tojásrakási preferenciában megnyilvánuló fenotipikus variancia csak akkor vezethet a feltételezett irányba, ha egyedi genetikai különbségeket is takar (Via 1986). Például Rausher (1983) az egyedek közötti kondicionálás mértékében mutatkozó különbségeknek semmiféle genetikai hátterét nem találta a *Deloyala guttata* pajzsosbogár fajnál, vagyis a tápnövény preferencia varianciája csekély ahhoz, hogy szelekciós hatások befolyásolják. Hasonlón, az oligofág *Callosobruchus maculatus* populációi genetikailag rögzült preferenciát mutattak egyes gazdanövények iránt (Wasserman 1986), amit megerősít Messina (2004) ugyanennél a fajnál azzal, hogy a tojásrakás előtti imaginális tapasztalatok nem befolyásolták a preferenciát. Másfelől, Jaenike & Papaj (1992) gazdanövény használatra vonatkozó genetikai variabilitást, amely a feltétele a rovar gazdanövény-rasszok kialakulásának, egy sor faj esetében találtak. A tanulás szerepe ebben amplifikációs jellegű: a kedveltebb növényen való tojásrakás megerősítést jelent a további hasonló magatartás számára. A folyamatban a genetikai és magatartási tényező együtt hat.



## 3 Anyai preferencia-utód performancia a magpredátor-növény kapcsolatban

### Bevezetés

A jelenlegi fejezetet és az ezt megelőző 2.3 pontját közös vonások kapcsolják össze. Mindkettő az optimális tojásrakás probléma más-más oldalát tekinti. Míg a 2.3 rész a tojásrakási hely kiválasztását vette szemügyre és magatartás-szintű jelenségeket érintett, a most sorra kerülő a választás következményeiben érdekelt, vagyis a lárva túlélés vizsgálatára helyezi a hangsúlyt.

Hasonló kérdéseket tárgyalok a babzsizsik, *A. obtectus*, nőtények tojásrakása és a lárvák fejlődésére vonatkozó adatok értékelésével. A nőtények egy sor termesztett és vadon előforduló Leguminosae fajon, valamint kétféle eljárással készült mesterséges magvakon rakhattak tojásokat kizárólag **abszolút** tesztekben, majd a **lárvák túlélését** értékeltem ugyanezekben. A mesterséges magvakba előzetesen növényi másodlagos anyagcsere termékeket kevertem. Az abszolút tesztek használata ezt a fejezetet elválasztja az előzőtől, ahol mindkét típusú teszt összehasonlításával a választás problémája volt a vizsgálat tárgya. Csak azok az abszolút tojásrakási teszt eredmények szerepelnek ebben a fejezetben önállóan, melyeknek nem volt relatív teszt-párjuk.

Annak eldöntésére, hogy a nőtény babzsizsik tojásrakási hely választása a lárva túlélése szempontjából optimális-e, egy sor kérdést kell előbb tisztázni:

- (1) milyen széles az anyai és a lárvális tápnövény kör,
- (2) milyen, a magvakkal kapcsolatos (fizikai – maghéj és kémiai – endospermium) faktorok befolyásolják a lárvák túlélését az imágó korig, és
- (3) van-e összefüggés a nőtény preferencia és lárvális performancia között?

### 3.1 A maghéj, az endospermium és természetesen előforduló kémiai anyagok jelentősége a babzsizsik lárva magba-lépésében és túlélésében

A tárgyalás alapjául szolgál:

Szentesi, Á. Thirty years after Janzen's paper: How bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*) larvae die on host and non-host seeds?

c. kézirat

#### Bevezetés és célkitűzés

Janzen (1977a,b) elsőként vizsgálta meg a bruchidák tápnövény specializációjának okait és kiemelte a maghéj és endospermium szerepét ebben az összefüggésben. A *Callosobruchus maculatus* fajjal végzett kísérletek, valamint más magpredátorokon természetes környezetükben tett megfigyelések alapján azt a következtetést vontta le, hogy a rendkívüli szűk tápnövény specializációjuk a gazdanövényekben előforduló kémiai anyagok diverzitásával függ össze és sokkal kevésbé a magvak olyan fizikai sajátosságaival, mint a maghéj vastagsága, keménysége és simasága. Ennek ellenére hangsúlyozta ezek és a magvak kémiai sajátosságaival összefüggő kutatások fontosságát. Természetesen egyéb tényezők is lényeges szerepet játszanak a bruchida-Leguminosae kapcsolatban (Birch *et al.* 1989).

Sajnos, 30 évvel Janzen cikke után sem változott lényegesen a helyzet a rendkívüli mértékű analitikai kémiai fejlődés ellenére. Ennek lehetséges okai: (1) a magvak (endospermium) kémiai összetételére vonatkozó hatalmas információ ellenére a maghéj kémiájáról keveset tudunk, pedig a tojásrakási magatartást alapvetően befolyásolhatja; (2) módszertani okok következtében a kísérleteket kizárólag raktári környezetben is szaporodó fajokkal végeznek, mert a vad Leguminosae-fajokon élő fajok nem tenyészthetők; (3) míg a raktári fajok gyakran oligofágok, a vadon élők általában szűkebb tápnövény körrel rendelkeznek (Szentesi & Jermy 1995, Jermy & Szentesi 2003), és (4) míg az előbbiek a száraz magvakkal kerülnek kapcsolatba, addig az utóbbiak az un. „zöld-termés tojásrakási guildbe” tartoznak és nincs kapcsolatuk a száraz magvakkal. Ennek ellenére a bruchidák táplálék specializációjának kérdéseit kizárólag a száraz magvak sajátosságai alapján ítélik meg.

Az *A. obtectus* közbülső helyet foglal el és különösen alkalmas ilyen vizsgálatokra: könnyen tenyészthető, félig érett és száraz magvakra egyaránt rak tojást és viszonylag széles oligofágiával rendelkezik. Bár a babzsizsik őshazájában (Közép- és Dél-Amerika) több domesztikált és vad babfajban fejlődik, ezek közül nálunk csak a *Phaseolus vulgaris* és *Ph. coccineus* található meg.

### 3.1.1 Anyagok és módszerek

#### Növényi magvak

Ebben a vizsgálatban 62 Leguminosae és 4 más családba tartozó növényfajt, valamint hét faj 93 természetett fajtáját vizsgálok a babzsizsik tojásrakására és fejlődésére gyakorolt alkalmassága szempontjából. Csak azok a fajok szerepelnek a vizsgálatban, melyeket Magyarországon, mint mag- vagy takarmánynövényt természetben, vagy természetes növénytársulásokban fordulnak elő, valamint, melyeknek a magtömege elegendő nagy volt ahhoz, hogy abban egy zsizsiklárva fejlődhesen. A legkisebb magtömeg 4 mg volt, amely nem olyan irreális, amennyiben figyelembe vesszük a bruchida fajok általánosan ismert jelentős testméret változtatási képességét (pl. Desroches 1983) a táplálkozási körülmények hatására, intraspecifikus verseny, vagy más hatás eredményeként (Szentesi 1972b).

A kísérletben felhasznált magvakat (3.1 táblázat) a szabadföldön gyűjtöttük, az előző évben kerültek termesztésre, vagy mintaként kaptuk. A növény identifikációt magam végeztem Tutin *et al.* (1968) és Soó & Kárpáti (1968) alapján, amit – legalább is kezdetben – professzionális botanikusok ellenőriztek.

#### Természetes növényi anyagok

Ezek az anyagok a természetesen előforduló és általában a Leguminosae fajokban is megtalálható főbb anyagcsoportokat reprezentálták. Nagyjából azt az utat követtem, melyet a herbivorokkal foglalkozó kézikönyvek kémiai fejezetei (pl. Rosenthal & Berenbaum 1991), vagyis a herbivorok elleni növényi rezisztencia kémiai faktoraiként való csoportosításukat. A ténylegesen használt vegyületeket lásd a 2.8 és 3.9a-c – 3.12 táblázatokban. A Leguminosae család fajaiban bizonyosan előforduló vegyületeket \*-gal jelöltem (Li & Willaman 1968, Harborne *et al.* 1971, Bell 1971, 1972, 1981, Fowden 1970, Hegnauer 1988). Lásd nagyobb vegyület-csoportokba rendezésüket az Appendixben.

#### Tojásrakás természetes és mesterséges magvakra

Választási lehetőség nélküli, „abszolút” teszteket alkalmaztam (Mayhew 1998). A „preferencia” szó itt tehát abban az értelemben használatos, ahogy az egy adott növénynek a gazdanövény kör genetikailag meghatározott hierarchiájában elfoglalt helyére utal, *nem* pedig több objektum közötti aktuális választásra. A preferencia mértéke a tesztekben a magvakra lerakott tojások

száma volt. A teszt előtt a magvak egy hétig 70-80 %-os páratartalom és 26-28°C-on voltak. Egy-egy faj/fajta 3-3 magját és három 1-2 napos *A. obtectus* nőtényt és 3 hímét helyeztem egy 2x5 cm, vászonnal lefedett fiolába. A tojásrakás sötétben zajlott, a bogarak elpusztulása után a lerakott tojásokat megszámláltam. Fajonként/fajtánként hét ismétlést (üvegedényt) állítottam be. A pilulákba (lásd alább) kevert természetes növényi anyagok esetén az eljárás hasonló volt (4 pilula/edény, 3 hím és 3 nőtény bogár, 7-13 ismétlés). A kísérletben használt bogarak eredetére és kezelésére lásd az Appendixben leírtakat.

### Lárvafejlődés természetes és mesterséges magvakban

#### *Lárvafejlődés természetes magvakban*

A lárvafejlődés sikerét a kikelő adultok száma és mérete jelezte. A lárvafejlődésre használt mintákból 35 mag méretét és tömegét megmértük. Lásd a módszereket az Appendixben.

Két párhuzamos kezelésben 45-45 magot használtam fel minden faj/fajta esetében: az egyik sorozatban a maghéjat, a mag méretétől függően 2-4 helyen, az oldalán és csúcsán, egy 0,1 mm átm. fűrófejjel ellátott Miniplex<sup>®</sup> fűróval kifűrtam, a másik sorozatban a magvak épen maradtak. A magvakat alkalmas méretű fiolákba helyeztem és 1-1 „fekete fejes” fejlődési állapotú *A. obtectus* tojást (lásd az Appendixet) helyeztem a fiola belső falára, a mag fölé kb. 2 cm-re. A fiolákat vattadugóval zártam le. A fiolákat 60-80 % rel. páratart. mellett 26-28°C-on tartottuk. A lárvakelés dátumát, a magba-fűrés időpontját, az imágókelés kezdetét és végét feljegyeztük. A fejlődésre legalább 4 hónapot hagytunk, csak ezután értékeltük a mintákat. Az értékelés az L1-k befűrésének vagy a magon kívüli elpusztulásának ellenőrzésével kezdődött, majd a magvak felbontásával és a lárvák fejlettségének megállapításával folytatódott, végül a kikelt adultok méretének lemérésével végződött. A lárvastádiumok megállapításához fejtök mérést is igénybe vettem Dyar (1890) szabályának alkalmazásával, ha szükséges volt. Az adultok testmérete felvételének módszerét lásd az Appendixben.

#### *Lárvafejlődés mesterséges magvakban (pilulákban és tablettákban)*

Lásd a készítésüket és a részleteket az Appendixben. A felhasznált vegyületeket lásd a 2.8 és a megfelelő táblázatokban az alkalmazott koncentrációkkal. A vegyületeket, amennyiben a rendelkezésre álló mennyiség lehetővé tette, logaritmikus koncentráció sorozatban állítottam be, a legtöbbet 0,01-0,1-1,0 súly%-ban, amely kiterjedhetett egészen 5,0 súly%-ig. A 0,1-1,0-5,0 súlyszázalékos pilulák tömegmérése során kapott varianciával korrigált koncentrációk 0,16-1,65 és 8,13 %-osak voltak, azaz a pilulák a tervezettnél nagyobbakra sikerültek. Egyes vegyületek esetében, ahol igen erős élettani hatással lehetett számolni, az alsó értékeket meghosszabbítottam: 0,0001-0,001-0,01-0,1 súly%. A 3.3 táblázatban feltüntetett szaponinok esetében a pilulák száraz anyagára számított koncentráció 0,1-0,8% volt anyagmennyiségtől függően. Kipróbáltam azt is, hogy a babtermés fala (szárított) és a babmag héja pilulákba keverve befolyásolja-e a lárvafejlődést. Logikai alapja abban rejlett, hogy az L1, a megfigyelések szerint, a maghéj átfűrésakor nem fogyasztja el a rágcsálékot, hanem maga mellé szórja. Ennek oka toxikus hatás is lehet, ezért a 3.2 táblázatban látható koncentrációkban endospermiumhoz adagolva pilulák készültek.

### Statisztikai értékelés

#### *Tojásrakás természetes és mesterséges magvakra*

Csak kivételes esetben alkalmaztam statisztikai értékelést. Inkább trendeket próbáltam megállapítani egyes vegyület-csoportokat illetően.

*Lárvafejlődés természetes és mesterséges magvakban*

Három faktort használtam az értékelésre a MANOVA-hoz, amelyhez feltételeztem, hogy támogatja vagy elveti azt a null-hipotézist, miszerint a maghéj akadályt jelent a lárvák magba jutásakor (mechanikai, kémiai vagy mindkét okból): (1) A lerakott tojások átlagos számát annak érdekében, hogy diszkrét kategorikus változóként használhassam, 3 osztályba soroltam: alacsony (0-15 tojás), közepes (15,1-30) és magas (30,1-45). A maximális tojásszám 45/nöstény volt. Ezt a csoportosítást az a viselkedési háttér indokolta, hogy a nöstények a preferált és nagy magvakra több tojást tojnak, mint a kisebb tömegű és kevésbé preferáltakra (Mitchell 1975, Szentesi 2003). (2) A második faktor a maghéj volt két szinttel: ép és átfúrt. A (3) faktor az endospermium „alkalmassága”, amelyet úgy határoztam meg, hogy imágó kelt-e belőle vagy sem. Amennyiben nem, akkor alkalmatlan volt, még ha lárvafejlődés előfordult is. A vizsgált függő változók a lárva mortalitás és a kikelt imágók százaléka volt.

A lárvafejlődésre nem alkalmas természetes és mesterséges magvak esetében regisztráltam a mortalitást és megpróbáltam trendeket megállapítani bizonyos növény- vagy vegyülets csoportok tekintetében. Koncentráció-függő válaszokat figyelemmel kísértem. Az elementáris statisztikai mutatók (SD, SE) is gyakran áttekinthetlenné tették a táblázatokat, ezért nem törekedtem arra, hogy további statisztikai eredményekkel fokozzam a zsúfoltságot. Ahol az szükségesnek látszott, ott Fisher egzakt tesztjét alkalmaztam.

### 3.1.2 Eredmények

A növényi magvakkal végzett vizsgálatokban a természetes növényi rokonság szerint rendeztem el az eredményeket (Lewis *et al.* 2005) a tribusz, genusz, faj és természetű fajta sorrendben.

#### Tojásrakás természetes és mesterséges magvakra

##### *Tojásrakás természetes magvakra*

A 66 növényfaj mindegyikére raktak tojást, de a nöstények <15 tojást raktak a fajok 54,5 %-ára, <30 tojást 34,8 %-ára és 30-45 tojást a 10,6 %-ára. Nem meglepő módon a nöstények a Phaseoleae tribusz tagjaira rakták a legtöbbet (3.1 táblázat). A Phaseoleae tribuszon belül a *Glycine* volt a legkevésbé kedvelt. Ugyanakkor jóval több tojást raktak olyan fajok magjaira, amelyek nem tápnövények: a *Gleditsia delavayi*, a *Laburnum alpinum* és *L. anagyroides*, a *Robinia viscosa*. A *Cicer arietinum* és *Vicia faba* mint alkalmi gazdanövény ismert. A legalacsonyabb tojásszámok a *Vicia tenuifolia*-n, *Robinia pseudoacacia*-n és *Amorpha fruticosa*-n és még néhány *Vicia*- és *Lathyrus*-fajon voltak találhatóak. Az a tény, hogy a nöstények üveggolyóra is raknak tojásokat, a tojásrakást meghatározó általános ingerekre irányítja a figyelmet (lásd a 2. fejezetet).

##### *Tojásrakás mesterséges magvakba kevert növényi anyagokra*

Az endospermium-alapú pilulákba kevert bab terméshéj (BTHP) és bab maghéj porok (BMHP) rendkívül eltérő tojásrakási válaszokat váltottak ki: a nöstények  $\frac{1}{4}$ -annyi tojást raktak a maghéj porral különböző dózisokban összekevert endospermium-pilulákra, mint azokra, melyekben bab terméshéj por volt (3.2 táblázat). Az előbbieket szignifikáns szinten különböznek a babmag kontrolltól és a terméshéjat 5 és 20 %-os koncentrációkban tartalmazó pilulákra rakott tojások számától ( $F_{8, 108} = 18,1111$ ,  $p < 0,0001$ ), de egymás között nem. Ez kapcsolódik a maghéj-endospermium arányhoz, mert ez az a mennyiség, amellyel a nöstény szárazbabon való tojásrakáskor érintkezik. Az eredmény, mely megerősíti a Jarry (1980) adatait, azért fontos, mert a figyelmet felhívja arra, hogy a babzsizsik életciklusa szerint kétféle környezetben más-más tojásrakási szubsztrátummal találkozik, melyek nem egyenlő értékűek, ténylegesen a

termésfalból származó ingerek fontosabbak. A tárolt száraz babban csak a maghéjból származó ingereknek lehet szerepük. A természetes újrafertőzés során a szántóföldön viszont a babtermésen kell nyílást rágnia, hogy azon keresztül tojásait a termés belsejébe, a maghoz közel juttassa, miközben a magból származó ingerekkel nem is találkozik.

A pilulákban prezentált 43 vegyületből 22 semmilyen koncentráció-függő tojásrakási választ nem váltott ki, 4 esetében növekedő, 7 esetében csökkenő tendencia volt megfigyelhető (2.8 táblázat). A lerakott tojások száma több esetben a kontroll (bab) tojászámok felét közelítették meg és legtöbbször az üres edényben, vagy a vegyület nélküli pilulára lerakott tojások számához voltak közel.

A szaponinokon a tojásrakás (3.3 táblázat) igen heterogén képet mutat: valamennyi pilulára raktak tojásokat, a legkevesebbet a primula szaponinra, a legtöbbet a glicyirrhizin bázisra, a különbség szignifikáns. Mivel ezek növényből származó komplex anyagok, kapcsolat nem látható a vegyület jellege és a tojászámok között.

### Lárvafejlődés és imágó-kelés természetes és mesterséges magvakban

#### *Lárvafejlődés és imágó-kelés természetes magvakban*

A természetes magvakban vizsgált lárvafejlődés adatai három táblázatban található: az első kettő a vadon előforduló növényfajokra (3.4 táblázat) és a termesztett fajokra és fajtákra (3.5 táblázat) vonatkozik, melyekből nem kelt imágó. A harmadik fogja össze azokat, melyekből keltek adultok (3.6 táblázat). (Ugyanaz a növényfaj két táblázatban is jelen lehet, ha egy termesztett fajtájából keltek imágók és egy másiktól nem.)

Annak ellenére, hogy imágók nem keltek, a lárvafejlődés jelentősen előrehaladt és az L3-at érte el az *Onobrychis viciifolia*, *Vicia sativa* és *Lathyrus aphaca* fajokban (3.4 táblázat), L3 és L4-et a *Lens culinaris*-ban és a *Glycine max* Ewans fajtában és a Boly#3 fajtajelöltben, valamint eljutott a bábstádiumig a *Pisum sativum* cv. Iregi sárga-ban (3.5 táblázat). A legnagyobb mortalitás azonban mindenütt az L1 állapotban fordult elő és főként annak függvényében, hogy a maghéj ép, vagy átfürt volt-e. Az előbbi fejlődési állapotok mind átfürt maghéjú magvakban fordultak elő, ami a maghéj jelentős szerepére hívja fel a figyelmet. A legtöbb vadon termő faj magjai a magon kívül eredményeztek magas L1 mortalitást. Ugyanezekben a fajokban, ha maghéjuk átfürt volt, viszont a maghéj alatt és az endospermiumban pusztultak el a lárvák. Sok L1 először belépett a magba a fürt nyíláson keresztül, majd bizonyos mennyiségű endospermium elfogyasztása után kimászott ismét és kívül pusztult el, feltehetően éhezés vagy a toxikus endospermium következtében. Több faj esetében (pl. *Gleditsia japonica*) a maghéjon sekély rágási mélyedések voltak megfigyelhetők, akár ép, akár átfürt maghéjjal rendelkezett. Az endospermiumban változatos hosszúságú rágott csatornák voltak láthatók. A *Ph. coccineus* faj magjain, annak ellenére, hogy a kifürt maghéjon át is bejuthatott volna a lárva, saját lyukakat fúrtak. A befürési hely az ép maghéjak esetében a köldök (*Caragana*, *Onobrychis*) tájéka, ill. a maghéj egyéb (az aljzattal érintkező) pontjai voltak.

Jelentős L1 mortalitás jelentkezett az elsődleges tápnövények egyike, a *Ph. vulgaris* esetében az ép magon kívül [32,1 ± 5,4 % (átlag ± SE, N=21) az ép, és 8,0 ± 2,1% a kifürt magvak esetében, min.-max. 0-77,8 % és 0-35,6 %, külön-külön] és jelentős volt a különbség a lárva mortalitásban és az imágóvá fejlődés százalékában is a *Ph. coccineus*-hoz viszonyítva, az utóbbi javára. Azon fajoknál, melyekből imágók keltek, az ép magvak esetében az L1 mortalitás a magon kívül a 100 %-ot is elérte, olyan kivételektől eltekintve, mint a *Vigna unguiculata* és *V. angularis*, melyek maghéja rendkívül vékony (3.6 táblázat). (A maghéj-vastagság mérésének módszerét lásd az Appendixben.)

A 62 növényfajból négy tribusz 17 fajában (27,4 %) keltek imágók (3.6 táblázat). Nem csak fajok szintjén, de a babfajták között is jelentős variabilitás mutatkozott. Lényegesen befolyásolta ezt a maghéj (pl. *Vigna*, *Lathyrus* és *Pisum*), annak ellenére, hogy az endospermium alkalmas volt a lárvafejlődésre. Feltűnő a *Vicia*-fajok alkalmatlansága, a *V. faba* kivételével, szemben a *Lathyrus*-fajokéval. Ugyanakkor a *V. faba* meglehetősen vastag maghéjjal rendelkezik, azaz itt ismét az endospermium hatása érvényesülhetett. Az imágók testhossza lényeges különbségeket, a *L. pratensis* kivételével, nem mutatott (3.7 táblázat). Torz imágók 5 növényfajnál mutatkoztak (legmagasabb arányban a *P. sativum* és *L. tuberosus* fajokban), 10 esetben pedig néhány nem volt képes kibújni a magból.

A MANOVA-analízis eredményei (3.8 táblázat) szerint mindhárom főhatás (lerakott tojások száma, maghéj és endospermium) szignifikáns, a maghéj és endospermium kölcsönhatása meghatározónak látszik a lárvafejlődés és imágókelés szempontjából.

#### *Lárvafejlődés mesterséges magvakban*

Az egyik fontos eredmény annak bizonyítása, hogy mind a bab termésfalának anyagai, mind pedig a maghéj anyagai toxikusak az *A. obtectus* L1-kre nézve. A pilulákba kevert 2,5 %-nyi maghéjpor 100 %-os lárva mortalitást okoz a fejlődés során (3.2 táblázat). Előzetes mérések alapján a Valja fajta esetében a maghéj a teljes száraz tömeg  $8,3 \pm 0,7$  %-a (átlag és SD) volt (N=27). Természetesen, az L1 csak a maghéj töredéknyi mennyiségén rágha át magát a magba-fúrás alatt és azt a mennyiséget sem fogyasztja el, szemben a kényszerhelyezettel, ami a pilulában van. A babtermés héjának hozzáadásával készült pilulában is hasonló a helyzet, ám ez, azon kívül, hogy hasonló anyagok előfordulását sugallja a termésfalban is, más jelentőséggel nem bír, tekintve, hogy a nőstény a termésfalon készít nyílást, amelyen keresztül tojásait a termésbe rakja, de az L1-nek nem kell átfúrnia magát a termésfalon.

A pilulában prezentált növényi másodlagos anyagcsere-termékek, néhány kivételtől eltekintve, mint a sziringa-sav, arbutin, eszkulin és rutin, egyértelmű dózis-függő választ mutattak: a növekvő koncentrációk csökkentették a kikelő adultok számát (3.9a-c táblázatok). A többség ellenben csak a legalacsonyabb koncentrációk mellett tette lehetővé a teljes lárvafejlődést. A nagyobb koncentrációk értelemeszerűen hosszabb fejlődési időt (esetenként a kontroll 3x-át) és ugyanakkor kisebb imágó tömeget (előfordult 1 mg-os átlagtömeg is) eredményeztek a nagyobb „kezelési költségek” következtében.

A 19 szaponin közül 6 teljesen gátolta a lárvafejlődést, amelyek ezt lehetővé tették, azok meglepően magas százalékban (3.3 táblázat).

A nem-fehérje-típusú aminosavak általában csak a legalacsonyabb (0,01 %-os) koncentrációban nem akadályozták a lárvafejlődést, míg a mimozin és a nitropropionsav teljesen gátolta azt (3.10 táblázat).

Feltűnő az *A. obtectus* lárvák érzékenysége az alkaloidokra. A vizsgált 23 vegyület közül 7 (30,4 %) jelenlétében jutottak el a lárvák imágó állapotig és akkor is relatíve kis százalékban és csak a legalacsonyabb koncentráció mellett (3.11a,b táblázatok, átfedő vegyületekkel és egy nagyságrenddel eltérő koncentráció sávval, valamint más eljárással készült médiumokkal).

Egyes fenolok egyáltalán nem jelentettek lényegi akadályt a lárvafejlődésben, mások csak a legmagasabb koncentrációkban akadályozták azt (3.9b táblázat).

A flavonoidok, a morin és naringin kivételével, nem gátolták az imágóvá fejlődést (3.9c táblázat), az említettek is csak a legmagasabb koncentrációban. Ellenben az izoflavonoid rotenon élettani hatása 0,1 %-os koncentrációban jelentős, 100 %-os L1 mortalitást okozott (3.12 táblázat).

#### *A nőstény tojásrakási preferencia és lárvális performancia viszonya*

A természetes magvak két nagyobb magtömeg csoportba rendezhetők: 100 mg alatti és feletti magvak. A nőstények a nagyobb magvakra több tojást raktak ( $r^2 = 0,3663$ ,  $p < 0,0001$ ). Ezek között volt található a két babfaj és a *V. faba*. Mivel ez eltorzítja a P/P kölcsönhatást, ezért megpróbáltam a tojás számokat normalizálni a magtömegeg (az előbbit elosztva az utóbbival). Ennek eredményeként a 3 tojás-szám osztály közötti korábbi szignifikáns különbség (magas =  $36,9 \pm 0,8$  tojás, átlag  $\pm$  SE, közepes =  $20,6 \pm 0,6$  tojás, és alacsony =  $8,9 \pm 0,4$  tojás,  $F_{2, 145} = 579,7303$ ,  $p < 0,0001$ ; break-down ANOVA) megszűnt és a viszonyuk nem volt többé szignifikáns (magas =  $0,21 \pm 0,05$ , közepes =  $0,35 \pm 0,06$ , és alacsony =  $0,29 \pm 0,04$ ,  $F_{2, 145} = 1,833$ ,  $p = 0,2088$ ). Ha a kikelt imágók százalékát (= performancia) ábrázoltam a tojás szám: magtömeg arány (= nőstény preferencia) függvényében (3.1 ábra), akkor gyenge pozitív összefüggést kaptam (az ábrán a magvak méretsorrendje fordított!), jelezve, hogy a két tényező nem függ erősen össze. Ez a kapcsolat is megszűnik, ha a  $>0,4$  és  $<0,04$  tojás szám/magtömeg arányokat (azaz a nagyon kicsi és nagyon nagy tömegű magvakat) a két végen elhagyom (3.2 ábra).

A mesterséges magvakkal végzett kísérletekben sem látszik egyértelmű P/P összefüggés. Ellenkezőleg, a tojásrakás szempontjából kedvelt terméshéj port tartalmazó pilulákból egyetlen imágó sem kelt. Hasonló kép rajzolódik ki a szaponinokkal összefüggésben: 6 vegyület (primula szaponin, dioscin, rockogenin, tomatin, solanum glükózida keverék és a szolaszodin), melyekre az első kivételével elég jelentős számú tojást raktak a nőstények, 100 %-os fiatal lárva mortalitást okoztak.

### 3.1.3 Tárgyalás

A null-hipotézis szerint pozitív viszony áll fenn a nőstény tojásrakási preferencia és a lárvális performancia között, vagyis egy adott szubsztrátumra lerakott tojások száma és az abból kikelő adultok száma pozitív korrelációban van. Az eredmények a növényi és mesterséges magvak esetében egyaránt gyengén pozitív viszonyra utalnak, de semmi esetre sem jelentenek általánosan fennálló összefüggést. Ebben a viszonyban a számos kimondottan negatív kapcsolat is benne van. Valószínű, hogy a pozitív korreláció annak eredménye, hogy sok raktározott terményben szaporodó faj esetében, az *A. obtectus*-nál különösen, a tojásrakást kiváltó ingerek nem kötődnek csak a tápnövényhez. Avidov *et al.* (1965) és mások is több esetben bizonyították, hogy teljesen inert anyagok (acél- és üveggolyó stb.), megfelelő ingert jelentenek néhány tojás lerakására. Jelentős a hajlam több bruchida fajban a nagyobb magvak preferálására (Mitchell 1975, Szentesi 2003) is. Bonyolítja a képet az is, hogy a relatív (választási, choice) és nem-választási (abszolút) tesztek eredményei lényegesen eltérnek. Emiatt az abszolút tesztekben ezekben a vizsgálatokban is kisebb különbségek adódtak az egyes tojásrakási objektumok között. Figyelembe kell venni azt is, hogy még ugyanazon stádiumon (pl. adult) belül sem mutatható ki korreláció deterrens és toxikus hatás között (Bernays 1991). A fenti kísérletekre értelmezve ez a tojásrakás gátlás és az utódok intoxikálása közötti kapcsolatot jelentené. A kapott eredmények nem ezt bizonyítják imágó kelés szintjén (3.1 és 3.2 ábrák), és ha ezt csak a lárva mortalitásra vonatkoztatjuk, akkor az lenne várható, hogy minél nagyobb a nőstény által relatív vagy abszolút tesztben rakott tojások száma, annál kisebb a lárva mortalitás pilulán belül. A kapott összefüggések nem egyértelműek és nem szignifikánsak (abszolút teszt:  $r^2 = 0,0006$ ;  $r = -0,0248$ ;  $p = 0,8746$ ;  $y = 18,2 - 0,03x$ ; relatív teszt:  $r^2 = 0,0393$ ;  $r = -0,1981$ ;  $p = 0,2028$ ;  $y = 25,9 - 0,44x$ ).

Az ebben a részben végzett vizsgálatok eredményei kiemelik azt a lényeges különbséget, ami a maghéjnak és az endospermiumnak az elfogadásban betöltött szerepe között fennáll. Az endospermium alkalmassága ellenére sem történik esetenként tojásrakás és fordítva, fejlődésre való alkalmatlansága ellenére is tojást raknak rá. A maghéj szerepe ellentmondásos. Egyfelől, az ép maghéj az L1-k számára fizikai és kémiai akadályt egyaránt jelenthet, ha a magba-jutás nélkül elpusztulnak. A fizikai gát a maghéj vastagsága és keménysége, amely, ahogy az eredményekből is kiderült, látszólag nem bizonyul lényeges akadállyal, mert még a legvastagabb is alig éri el a vizsgált Leguminosae fajok között a 0,3 mm-t (3.4 táblázat). (Megfigyeléseink mutatják, hogy az L1-k még 1 mm vastagságú műanyag lapon is áthatolnak.) A maghéj keménysége és víztartalma együttes hatásként jelenik meg. Thiery (1982, 1984) kimutatta, hogy ez még a bab esetében is lényegesen befolyásolja az L1-k befűrését: a 6 % víztartalmú maghéj 18-szor keményebbé válik a 42 %-os nedvesség tartalmúhoz képest. Másfelől, a maghéj kémiai sajátosságai lehetnek fontosak, erről azonban nagyon keveset tudunk. Bizonyítottan a maghéjban előforduló anyagok a polifenolok és kondenzált tanninok (Elias *et al.* 1979, D'Arcy & Jay 1978, Barroga *et al.* 1985, Reddy *et al.* 1985, Siemens *et al.* 1992, Lattanzio *et al.* 2005) melyek jelentősége egybecseng az általam is kapott eredményekkel (lásd a következő bekezdést). Például a rendkívül vékony maghéjú *Vigna radiata* és *C. arietinum* fajokba egyáltalán nem, vagy csak kis százalékban fűrtak be (3.6 táblázat), ami a maghéj felület kémiai sajátosságaival függhet össze. Másfelől a maghéj anyagainak hatékonysága kétes, mert a babzsizsik L1 a megfigyelések szerint a magba-fűréskor kiköpi a maghéj-rágcsálékot, vagy egészen minimális mennyiségben fogyasztja el (Thiery 1981). Ezt mások (Stamopoulos & Huignard 1980) és saját kísérletek is megerősítik (3.2 táblázat), sőt Stamopoulos (1988) valószínűvé tette, hogy a bab maghéjában jelen lévő toxikus faktor, a lignin, elkerülése miatt történik.

Az elsődleges tápnövények (*Ph. vulgaris* és *Ph. coccineus*) közötti különbségek összhangban vannak Leroi & Jarry (1981) adataival. Vizsgálataik 6 *Phaseolus*-fajt érintettek (egy közülük ma a *Vigna*-génusz tagja) melyek közül a *Ph. coccineus*-on mérték a legjobb lárvafejlődési mutatókat és ténylegesen a *Ph. vulgaris*-t tekintik a másodlagos gazdanövénynek. A lárvafejlődés sikere nagymértékben összefüggött a maghéj vastagsággal, amely mindkét faj esetében kedvezően változott a domesztikáció folyamán az ember és zsizsik „szempontjából” egyaránt. Más szerzők (pl. González-Rodríguez *et al.* 2000) is kiemelik a vad *Ph. vulgaris* és más *Phaseolus* fajok eltéréseit a domesztikált változatoktól pl. a lényegesebben vastagabb maghéjat. Leroi & Jarry (1981) vizsgálatában az átfűrt maghéjú magvakban szintén nagyobb százalékban fejlődtek ki *A. obtectus* imágók. A nőtények szívesen raktak tojásokat a *Ph. aconitifolius* (= *Vigna aconitifolia*) magvakra, melyekből nem vagy csak kis százalékban keltek imágók, vagyis negatív P/P korrelációt mutattak.

A pilulák és tabletták alkalmazása az előbbiekkal szemben lényeges lépés abban a tekintetben, hogy semmiféle burkolata a mesterséges magvaknak nincs, az endospermium és maghéj kémiai különbsége megszűnik és a nőtény ugyanarra az anyagra ad választ tojásrakás alkalmával, mint amire a lárva reagál befűrésakor. E tekintetben meggyőzőbb képet kaphatunk a P/P viszony jellegéről. Amennyiben a tojásrakást stimulálja egy vegyület és ugyanez a lárva fejlődését sem gátolja, ez erős pozitív P/P korrelációra utalhat, de nem szükségszerűen. Az imágó és lárva által pozitív ingerként felfogott anyag, elfogyasztva, toxikus lehet. Pl. a kanavanin, csersav és rokonai viselkedése látszik ilyennek, ill. mindazok, melyek lényegtelen L1 mortalitást okoznak befűréskor, de még sincs imágóvá fejlődés.

A maghéj jelentősége mellett az ultimális faktor, ami a lárva fejlődését meghatározza, az endospermium tápláló értéke és másodlagos növényi anyag tartalma. Az endospermium kémiai anyagai egyes feltételezések szerint a bruchidák speciációjában is szerepet játszottak, mégis



megfelelést a bruchida filogenetika és a gazdanövény kémiai anyagai között, mindössze egy a Mimosoideae-ben élő specialista bruchida csoport esetében sikerült kimutatni (Kergoat *et al.* 2005). A Leguminosae-fajok magvaiban lektinek (Gatehouse *et al.* 1984), szaponinok (Fenwick & Oakenfull 1983), alkaloidok (Hegnauer 1988), tanninok (Price *et al.* 1980), proteáz gátlók (Hines *et al.* 1992) és nem-fehérje típusú (toxikus) aminosavak (Fowden 1970) fordulnak elő. Az utóbbiaknak nem csak mennyisége a magvakban figyelemre méltó, ami 8 % száraz tömeget is elérhet (Bell *et al.* 1978), hanem eloszlásuk a növényi taxonokban is jellegzetes. Sok Leguminosae-fajban jelen vannak és főként a Fabeae tribuszra jellemzőek. A legtöbb *Lathyrus*-faj több ilyen vegyületet tartalmaz, a *Vicia*-fajok kevesebbet és más jellegűeket, mégis az utóbbiak rendelkeznek az egyik legismertebb képviselőjükkel, a kanavaninnal (Bell 1972, Bell & Tirimanna 1965), amely különösen a Cracca szekcióra jellemző. Ebben a vizsgálatban a Fabeae tribuszon belül egyedül a *V. faba*-ban fejlődtek ki imágók, míg ugyanez több *Lathyrus* fajban is lehetséges volt (3.6 táblázat). Bár a kanavanin önmagában jelentős faktor lehet, ebben a vizsgálatban kb. 2 %-os kanavanin koncentráció mellett is keltek imágók (3.9a táblázat). E vegyület kezelésének képessége hasonló vagy ugyanolyan mechanizmusokra utal, mint a *Caryedon brasiliensis* esetében (Rosenthal 1983). A Phaseoleae tribusz ebben a vizsgálatban szereplő fajaiban nem található meg (Lackey 1977). A tablettákba préselt többi nem-fehérje típusú aminosav hatása a 0,1 %-os koncentráció mellett is letális volt, de a  $\beta$ -aminopropionitril fumaráté, az L-mimozin és 3-nitropropionsavé még egy nagyságrenddel kisebb mellett is (3.10 táblázat). A vegyületek koncentráció-függő hatása sem egyértelmű – egyesek esetében a tablettán kívül elpusztuló L1, másoknál, pl. a D,L- $\alpha$ -metil-glutámsav vagy az L-kanavanin (1,0 %), majdnem az összes L1 a tablettán belül pusztult el és az igen magas koncentráció ellenére befűrt. Ez a vegyület hatásmódjára is rámutat: a bab erős fagostimuláns hatását a vegyület nem fedi el, de később toxicitása érvényesül. A *Lathyrus sativus* száraz magja 3,1-3,4 mg/g diaminopropion savat és homoarginint tartalmaz, külön-külön, több más, kisebb mennyiségben jelen lévő hasonló természetű aminosavval (Lambein *et al.* 1992), mégis ez az egyik olyan faj, amely kimagasló imágókelést (50-75 %) engedett meg, valamint a homoarginint tartalmazó pilulákból 0,1% koncentráció mellett is keltek imágók (3.6 és 3.10 táblázatok).

A lárvafejlődés adatai (3.11a,b táblázatok) azt sugallják, hogy ugyanazon csoportba tartozó alkaloidoknak is gyökeresen eltérő a hatásuk, amely koncentráció-függő is lehet. Így a citizin 1 %-os koncentrációban vagy táplálkozást gátló anyagként, vagy toxikus anyagként viselkedik, mert az L1-k nem képesek a pilulákba befűrni. Ezzel szemben, a trigonellin 5 %-os koncentrációban nem gátolja a pilulába való belépést, de a táplálkozás első szakaszában toxikus. A kolchicin 0,1 %-os koncentrációban nem gátolja az ízlelő receptorokat, a lárvák befűrnak, de hamarosan valamennyi elpusztul még L1 stádiumban. Az 1,0 és 5,0 % mellett egyre inkább a befűrés gátlása a domináló és emiatt kevesebb L1 pusztul el a pilulákban. Az alkaloidok letális hatása a legtöbb esetben az L1-ken fejeződik ki.

A szaponinok táplálkozást gátló hatása széles körben ismert (lásd a forrásokat in Gershenzon & Croteau 1991). Igen sok Leguminosae-faj tartalmaz szaponinokat, amelyek potenciális rezisztencia-faktorok lehetnének. Figyelemre méltó, hogy a *Cicer*, *Pisum*, *Vicia faba*, *Phaseolus*, *Lens* és *Arachis* fajokból kivont két szaponin-frakció együttes hatása a *Callosobruchus chinensis* imágóvá-fejlődésében nem volt negatív, szemben az egyik frakció önmagában erős fejlődés-gátló hatásával (Applebaum *et al.* 1969). Ugyanakkor ez a frakció a *Phaseolus*-ban a volt a legkevésbé hatásos.

A rotenon előfordulását általában *Lonchocarpus*- és *Derris*-fajokhoz (Leguminosae) kötik. Mesterséges magvakban a *Callosobruchus maculatus* 0,01 sz.a.%-os koncentráció mellett is

nagy arányban pusztult el (Birch *et al.* 1985). Az *A. obtectus*, hasonlóan magas lárva mortalitás mellett 16 % imágókelést mutatott ugyanerre a koncentrációra.

Az endospermium sokféle vegyületet tartalmaz, melyek együtt alakítják ki a „rezisztencia profilt” (Janzen *et al.* 1977, Rehr *et al.* 1973a,b, Applebaum *et al.* 1969). Az egyik fenotipikus jelzése ennek a testméret, amely tükrözi a lárvafejlődés alatt uralkodó állapotokat (3.7 táblázat). Feltételezésem szerint a kisebb testméretű és esetleg torzulással fejlődött adultok a nagyobb „kezelési költségeket” jelenítették meg.

A 2. és 3. fejezetek eredményei az *A. obtectus* P/P viszonyáról optimalizációs és evolúciós kérdéseket egyaránt felvetnek. Nagyon valószínű, hogy a nőstény döntése tojásrakáskor nem optimális, mert csak a maghéj (kémia, fizika és morfológia) alapján dönt, miközben nem kap közvetlen információt az endospermium alkalmasságáról, bár a maghéjból származó ingerek jelezhetik számára azt. Mivel azonban egy sor lárvafejlődésre nem alkalmas objektumra is rak tojásokat, nem valószínű, hogy specifikus ingerek jelenléte lenne szükséges a tojásrakáshoz. A döntése inkább a gátló és stimuláló anyagok arányától függ. A lárva növelheti túlélési esélyét, ha választási lehetősége van objektumok között. Ebben a maghéj fiziko-kémiai sajátosságai és az endospermium tápláló értéke és kémiai anyagai a döntőek. Mivel a nőstény és L1 között, a genetikailag determinált tápnövény körön kívül, nincs egy adott szubsztrát alkalmasságára irányuló információs kapcsolat, a P/P között sincs pozitív viszony általában. További evolúciós konzekvencia levonására adnak alkalmat a leírtak: az az egyoldalú szemlélet, amely a magvakban felhalmozó másodlagos növényi anyagok szerepét kizárólag a magfogyasztó szervezetek elleni védelemben látja, értelmét veszti, ha a magot a maghéj bármely tulajdonsága alapján a tojásrakó nőstény bogár vagy a lárva elkerüli. Az endospermiumban felhalmozódott anyagok nem vitathatóan erős élettani hatással rendelkezhetnek azon szervezetek ellenében, amelyek egészben elfogyasztják a magvakat, de jelentős más, a fiatal növény életében fontos funkciókat is ellátnak (növekedéshez szükséges N-források, mobilizálható védelmi anyagok kórokozók ellen stb.).

A tápnövény kör kiterjesztéseként sem lehet azt értelmezni, hogy a nőstény mesterséges körülmények között olyan Leguminosae-fajok magjaira is rak tojást, amelyekben a lárva nem képes kifejlődni. Mindenek előtt azt kellene tisztázni, hogy a preferencia hierarchiának van-e genetikai háttere. Amennyiben igen (ez valószínű), akkor egy elfogadható nem tápnövényen való tojásrakás nem a preferencia hierarchia megváltozását, hanem az elfogadási küszöb módosulását jelenti. Vagyis a hierarchia küszöb modell (2.3 pont) érvényességét igazolja. Az előbbieket alapján és a faj kettős, szabadföldi és raktári életmódjából következően, egy elfogadható nem-tápnövényen való fejlődés lehetősége csekély. A szabadföldön, sikeres fertőzés esetén sem képes áttelelni a lárva, az imágónak pedig, amennyiben fő tápnövényét, a babot, nem találja, más Leguminosae fajok terméseit kell először felismernie, majd elfogadni tojásrakás céljaira. A termés fala ilyen esetekben sem nyújt elegendő információt a benne található magvak lárvafejlődésre való alkalmasságáról. Ha mégis tojást rak a termésbe, akkor a lárvák vagy túlélnek, vagy elpusztulnak. Mivel a lárva korban használt táplálék nem befolyásolja az imágó-kori tojásrakást ugyanarra a növényfajra, a folyamat ismét megszakad. Csak az újonnan használatba vett növényen realizált nagyobb fitnisz esetén lenne a kinevelődő adultoknak esélye az új tápnövény használatára.

## 4 Populáció ökológia

### 4.1 Magfogyasztási mintázatok pre-diszperzális magpredáció hatására

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

Szentesi, Á. 1999. Predispersal seed predation of the introduced false indigo, *Amorpha fruticosa* L. in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 45, 125-141.

Szentesi, Á. 2006. Pre-dispersal seed predation by *Bruchidius villosus* (Coleoptera, Bruchidae) in *Laburnum anagyroides* (Leguminosae, Genisteae). *Community Ecology* 7, 13-22.

c. munkái, valamint eddig nem publikált eredmények.

#### Bevezetés és célkitűzés

Ez a rész a pre-diszperzális magpredátoroknak a növényi performanciára gyakorolt hatását kívánja kiemelni, hogy ellenpontosza a 4.2 témáját, mely azt merőben más szempontból tekinti. A fenti két publikáció ehhez a rész-témához járul hozzá, de részletes ismertetésükre nem kerül sor, csupán néhány adat épül be a soron következő tárgyalásba.

Az áttekintő jellegű irodalmi források (Janzen 1969, 1971a, 1975, Crawley 1983, 1989a, b, 1992, 1998, Hulme & Benkman 2002) igen jelentősnek tartják a pre-diszperzális magpredátorok növényi magprodukciónak gyakorolt hatását. A magfogyasztási értékek gyakorlatilag 0 és 100 % között mozognak nem csak élőhelyekre, hanem akár ugyanazon növényfajra, vagy egyedre nézve is (pl. időben). A nagy variabilitás arra vet fényt, hogy az aktuálisan elfogyasztott magvak száma további tényezőkkel van direkt és indirekt kapcsolatban, mint pl. a magbank-képzés és annak dinamikája, az egyedek megtelepedésére vonatkozó kényszerek, masting és predátor szatiáció, magdiszperzió, poszt-diszperziós magpredáció, pollinációs sajátosságok, növényi kompenzációs képesség, egyéves vs. évelő életciklus, egyidejűleg jelenlévő más herbivor fajok és továbbiak. Az általános megközelítés nem csak a pre-DMP fajok, de a rövid- és hosszú-távú hatások (populáció dinamika) között sem tesz különbséget. A zsizsik, ormányosbogár, lepkelárva és magdarázs, mint a könnyen kvantifikálható hatást kifejtő csoportok mellett, igen nehéz meghatározni pl. a poloska-fajok magfogyasztását, melyet a témakörrel foglalkozó munkák igen jelentősre becsülnek.

Hazai Leguminosae-fajokra nézve a 4.1, 4.2 és 4.3 táblázatok közölnek adatokat. A 4.1 táblázat, amely csak egy válogatást ad és elsősorban a *Vicia*-fajokra helyezi a hangsúlyt, megerősíti Crawley (1992) és mások által közölt adatokat: a termés-fertőzöttség gyakran magas, ami nem jelent mag-szinten és a bruchida fajok tekintetében is arányos értékeket. A 4.2 táblázat ugyanazon *Laburnum*-fákon, egymás utáni években tapasztalt és a *Bruchidius villosus* által okozott magvesztéseket mutatja, melyek jelentősen eltérnek. Az *Amorpha fruticosa* populációk különböző földrajzi és élőhelyeken mért termésfertőzöttsége nagy fluktuációkat bizonyít (4.3 táblázat), és annak ellenére, hogy parazitoidok hatásától mentes a magpredátor (Szentesi 1999), nem emelkedik magas értékekre.

Az 1990-es évek eleje óta, a túlságosan általánosnak bizonyult „herbivor hatás” pontosítása céljából éles különbséget tesznek a növényi performanciára *versus* a populáció dinamikára gyakorolt hatás között (Crawley 1989b). A növényi performancia-indikátorok között is csak egyik a magpredáció, mert a virág-, termés- vagy mag-produkciót befolyásoló szelektív növényi szövet fogyasztás [Louda (1995) „reproduktív herbivorinának” nevezi] nem csak a növény egyeden belüli eltérő szövet-érzékenységre hívja fel a figyelmet, hanem specialista herbivor csoportokra is. Míg pl. a kompenzálható szintű lombvesztésnek nincs lényegi hatása a magprodukciónak, a reproduktív szerveken való táplálkozás jelentős magtömeg csökkenést okozhat (lásd az 5.2 pontot). Fontos adat a pre-DMP-k által okozott növényi magprodukciónak

csökkenésének mértéke, de egészen más jelentőséggel bír a növényi populáció dinamikájára gyakorolt hatás. Éppen ezért az említett szélsőségek között mozgó magfogyasztási adatok önmagukban semmit sem mondanak arról, hogy a hatás milyen mértékben érintette a szóban forgó növény egyedeket/fajt hosszú távon. Lehetséges, hogy a még jelentős magfogyasztásnak sincs lényeges következménye a populáció méretére, mert a növény vegetatív úton terjed (pl. az általunk is sokat vizsgált *Vicia tenuifolia*), esetleg nagyméretű és permanens magbankot képez (pl. *Ulex europeus*, Holloway 1964), amely kompenzálja az időleges egyedszám csökkenést, természetesen egyéb tényezők, pl. mikrohely elérhetőség, függvényében. A legtöbb vizsgálat ugyanakkor megáll a magfogyasztás tényének és mértékének megállapításánál. Egyes magpredátor fajok bizonyos növényfajokon ritkák és hatásuk a magprodukciónra (véltetően a fitniszre is) elhanyagolható. Delobel & Delobel (2006) *Medicago orbicularis* mintákból származó 10750 magból 26 *Bu. nanus*-t és 1 példány *Bu. tibialis*-t nevelt ki (0,32 %-os magfertőzés). A Viciae/Fabeae tribusz növény fajaiban ugyanakkor a magfertőzés gyakran elérte a 25 %-ot.

Minden mag elfogyasztásával egy potenciális növényegyed pusztul el (Janzen 1971). Azonban még a fogyasztás módjai is különbözhetnek olyan mértékben, hogy a jelentős (50 %) endospermium veszteség ellenére is a mag csíráképes marad (Mack 1998), vagy a magpredátor bruchida lárva jelenléte egyenesen elősegíti a csírázást, mint a *Gleditsia japonica* és a *Bruchidius dorsalis* kapcsolatában ez megfigyelhető (Takakura 2002).

A magfogyasztás mértékével foglalkozó irodalmi kompilációk (pl. Crawley 1992), valamint a saját tapasztalataink (lásd a táblázatokat), továbbá az *Amorpha*, *Laburnum*, *Vicia tenuifolia* és *V. angustifolia* fajokkal végzett részletesebb vizsgálatok egyaránt felvetik a növényi fitniszre gyakorolt hatás kvantifikálásának nehéz kérdését. Nem összehasonlítható módon, más a magprodukción-magpredáció viszonyának jelentősége egynyári (*V. angustifolia*), lágyszárú évelő (*V. tenuifolia*) és fás évelő (*Amorpha* és *Laburnum*) fajoknál. Az esetek túlnyomó részében (a saját vizsgálatainkat is beleértve), ahol a magfogyasztás egy bizonyos százaléka megállapításra került, az adat egy meghatározott mintára vonatkozik és sajnos nem ad információt arról, hogy mekkora magprodukción érint. Mivel a fitniszre gyakorolt hatásnak csak más egyedekkel/fajokkal való összehasonlításban van értelme, a mégoly magasnak bizonyult magpusztulás (pl. 80 % az egyik egyeden/fajon és 60 % a másikon) semmit nem mond abban a tekintetben, hogy milyen mértékben érinti az illető fajok demográfiáját. A kérdés megvilágítása érdekében idézem a Crawley (1992) által adott példát: két *Astragalus*-faj közül a *cibarius* több magot képez, mint az *utahensis* (1400 vs. 1100). Az elsőn 93 %-os, a másodikon 60 %-os magpusztulást mértek 3 év alatt a pre-DMP-k tevékenysége következtében. Az első faj átlagos egyede 19, a másik 327 ép magot szórt el, vagyis a nagyobb fekunditással rendelkező növény populáció kisebb nettó növekedéssel jellemezhető, mint az alacsonyabb fekunditású. A legtöbb vizsgálat rövid távú és nem tesz becslést a magprodukciónra nézve, ami sajnos nem is egyszerű feladat.

## 4.2 Pre-diszperzális magpredátor populáció dinamikai hatása gazdanövényén

A tárgyalás alapjául szolgál:

Szentesi, Á. & Jermy, T. 2003. Pre-dispersal seed predation and seed limitation in an annual legume.

Basic and Applied Ecology 3, 207-218.

c. munka.

### Bevezetés és célkitűzés

Az irodalom a magpredációt a gazdanövény populáció dinamikájának egy fontos szabályzó tényezőjeként könyveli el (Louda 1982a,b, 1995, Crawley 1983, 1989a, 1989b, Watkinson 1986). A magpredátorok a növényi propagulumokat fogyasztják, és általában megölik a (potenciális) növényegyedeket (Janzen 1971, Auld & Myerscough 1986 és mások); éppen ezért közvetlen, könnyen mérhető hatást gyakorolnak a növényi fitniszre. A magvak fogyasztása nem kompenzálható a növény által (pl. az ún. kompenzációs újránövekedés útján; Islam & Crawley 1983). Olyan stratégiákra van ehelyett szüksége, amelyek pl. a poszt-DMP-k esetében a magdiszperziót (Casper 1988), a pre-DMP-k tevékenysége nyomán viszont a teljes termés termelését (Harper 1977), vagy a termés észrevehetőségét („apparencia”) érintik.

Crawley (1990) felvetette, hogy a legtöbb növényi populációt a mag kicsírázására és a csíranövény felnövekedésére alkalmas biztonságos mikrohelyek száma limitálja. Turnbull *et al.* (2000) véleménye szerint a kérdés csak addíciós kísérlettel dönthető el, vagyis magvak kiszórásával. Amennyiben a megnövelt magszám eredményeként növekedik a nettó növényi populációméret, akkor a mikrohelyek száma nem limitáló, inkább magszám-limitációról beszélhetünk.

A magszám-limitációnak azonban többféle oka is lehet. A növény táplálék ellátottságától, allokációs problémákon át a poszt-diszperzális magfogyasztásig több olyan pont is adódik, amikor csökkenhet a magszám. A magvak kiszóródása előtti tipikus magtermelés-csökkenése a pre-DMP-knek tulajdonítható, melyek hatása széles sávok között jelentkezik. Sokkal nehezebb és ennél fogva ritkább a pre-DMP-k populáció dinamikai hatását demonstrálni, amely szintén kísérleti úton lehetséges csak. Klasszikussá váltak e tekintetben Louda munkái (Louda 1982a,b, 1983, Louda & Potvin 1995) a *Haplopappus* fajokon. Louda (1995) a növényi populáció dinamikára gyakorolt hatás kimutatásához a következő alapvetően fontos információkat tartja szükségesnek: (1) a növény által elszórt magvak minősége és mennyisége, (2) a magbank dinamikai tulajdonságai, és (3) a csírázási és megtelepedési feltételek. Egyik meghatározása sem egyszerű feladat. A magpredátor hatásának vizsgálatára általában kizárást (inszekticid vagy más felhasználásával) szoktak alkalmazni (pl. Waloff 1968), azonban – ahogy ezt Crawley (1998) hangsúlyozza – a pre-DMP kizárása után nem tudható, hogy a magszám csökkenés nem növényi verseny következtében maradt-e meg. A nettó növényi populáció méret változását aktívan befolyásolják a poszt-DMP szervezetek (főként generalista rágcsáló és hangyafajok, Brown *et al.* 1986), valamint a magbank állapota (Leck *et al.* 1989). Ismeretes, hogy az egyéves fajok hajlamosak a magbank-képzésre (Rice 1989) és ezen belül is az egyéves Leguminosae fajok sok esetben formálnak 1-2 éves magbankot, ami a perzisztens és tranziens forma közötti átmenetnek tekinthető.

A jelenlegi munka célkitűzése az volt, hogy megvizsgálja, vajon mi befolyásolja a nettó növényi rekruuta számot az egyéves vetési bükköny faj, a *Vicia angustifolia*, esetében: mikrohely- vagy magszám-limitáltság? Amennyiben az utóbbi áll fenn, akkor a pre-DMP populáció dinamikai hatása érvényesülhet. A mikrohely-limitáltságot magvetéssel (addíció), a magszám-limitáltságot a pre-DMP-k kizárásával vizsgáltuk.

## 4.2.1 Anyagok és módszerek

### A kísérleti hely és elrendezés

A kísérletekre 1993 és 1998 között az MTA Növényvédelmi Kutatóintézete Julia-majori Kísérleti Telepének területén került sor Budapesten, Ady-ligeten (47° 32' N, és 18° 56' E, és kb. 310 m tengerszint felett). Az éves csapadék 500 mm körül van. A januári napi hőmérsékleti átlag  $-2,7 \pm 4,9$  °C ( $\pm$ SD), a vegetációs időszakban (május 1 – augusztus 31) 2 m-es magasságban  $19,5 \pm 6,5$  °C (N= 4 év).

Két hely került kijelölésre, ahol eltérő jellegű megközelítéssel vizsgáltuk ugyanazon kérdéseket. Az 1. sz. hely körülkerített volt 15x15 cm nyílású ráccsal, ami lehetővé tette a kisemlősök áthaladását, de kizárta a nagytestű állatokat. A 2. sz. hely kb. 1 km-re volt az elsőtől, nem volt körül kerítve és egyfajta egyszerűsített változata volt az elsőnek. Létrehozásának oka az 1. sz. helyen 1995-ben tapasztalt erős rágcshaló tevékenységből származó adatvesztési veszély volt. Ezen a helyen csak kizárásos kezelés folyt. Itt 7 kezelt és 7 kezeletlen (50x50 cm-es méretű) parcella volt random elhelyezésben, 1996-1998 között.

Az első helyen 32 mikroparcellát jelöltünk ki, melyek 50x50 cm méretűek voltak, közlekedésre alkalmas résszel elválasztva. A parcellákon a következő kezelésekre került sor (4 sor x 8 oszlop): lásd az alábbi táblázatot.

Kezelés/szintek	Leírás	Parcella-szám
(A) Zavarás	<i>A földfelszíni vegetáció eltávolítása</i>	
1. szint:	Vegetáció érintetlen	16
2. szint:	Vegetáció + 1cm talaj eltávolítva	16
(B) Magvetés	<i>50 és 100 V. angustifolia mag/parcella vetése</i>	
1. szint:	Vetés a zavart parcellákon	16
2. szint:	Vetés a nem zavart parcellákon	16
(C) Kizárás	<i>A pre-DMP-k távoltartása</i>	
1. szint:	Permetezés inszekticiddel	16
2. szint:	Permetezés vízzel	16

Minden parcella három kezelési állapotot vagy annak hiányát mutatta: pl. vegetáció érintetlen+50 mag+permetezett, vagy zavart+100 mag+nem permetezett stb. Valamennyi magot minden parcellán el kellett vetni, mert a talajjal a *V. angustifolia* magvakat is eltávolítottuk.

### A kezelések részletesebb magyarázata

A zavarás szerepe a mikrohely-szám limitáció hipotézisének tesztje. A jelen lévő vegetáció és a felső 1 cm-es talajréteg eltávolítása után, a csupasz parcellákra vetett magvak szabadon csírázhattak. A vegetációval borított parcellákon ezzel szemben „meg kellett találniuk” saját mikrohelyeiket.

A vetéssel biztosítottuk a fenti helyeken a rekruták megjelenését. Azért alkalmaztunk 2 vetési denzitást, mert nem volt elegendő információnk a mag és csíranövény mortalitásról. A magvakat egyenletesen, egy templát szerint helyeztük ki. A *V. angustifolia* magvak nagy mennyiségben álltak rendelkezésre másutt végzett gyűjtésekből. A *V. angustifolia* magvak laboratóriumban  $55,6 \pm 31,5$  %-os csírázási kelést mutattak (átlag  $\pm$  szórás, 516 mag 8 mintából), a csírázás időtartama 6-102 nap volt.

A *kizárásos* kezelés esetében feltételeztük, hogy a pre-DMP-k olyan magszám csökkenést okoznak, amely maglimitációt vált ki. A kizárást permetezéssel végeztük. Az első 3 évben a Danadim® 40EC (Cheminova Agro A/S) szert használtunk 0,2 (térfogat) %-os töménységben, míg az utolsó 2 évben Enduro® (Bayer) foszforsav észtert.

#### A növény és herbivorjai

A *V. angustifolia* egyházi mikrohely kolonizáló faj. A környező növényegyedekbe kapaszkodva növekedik. Önbeporzó, ezért jól lehet vizsgálni a magprodukción izolátorba zárt növényeken. A virágzás május végétől késő szeptemberig tart, de a magvak többsége június végére megéri. Az érett termések sötétbarnák, felnyíló, 2-7 cm hosszúak, 6-12 gömbölyű, 1,5-2 mm méretű, 10-15 mg tömegű mag található bennük. A növény aktívan elszórt magjai rövid-távú (1-2 éves), de perzisztens magbankot képeznek. Sok mag még a kiszóródás évében csírázik augusztus-szeptember folyamán és mint fiatal növény telél át. Mások csak a következő évben kezdenek csírázni. A kísérleti területen mindenütt gyakori volt.

A *V. angustifolia* pre-DMP guildje egyetlen bruchida fajból (*Bruchus luteicornis*, Coleoptera, Bruchinae), 4 ormányosbogár fajból (*Apion cerdo*, *A. pomonae*, *A. punctigerum* és a *Tychius quinquepunctatus*, Coleoptera, Curculionidae) és a *Cydia nigricana* (Lepidoptera, Tortricidae) fajokból tevődik össze (Szentesi & Jermy 1998, nem publikált adatbázis). A guild tagok relatív gyakorisága 42, az ország különböző pontjain gyűjtött minta alapján a következő volt (a fertőzött magok százaléka alapján):  $3,3 \pm 5,6$  % (átlag  $\pm$  SD) bruchida,  $3,7 \pm 5,0$  % ormányos és  $3,0 \pm 5,6$  % sodrómoly, tehát általában nem magas. Ezekon kívül megfigyelhető volt poloska szívás, melynek kvantifikálása igen nehéz és a faji hovatartozás sem ismert. A kizárásos kezelés mindhárom pre-DMP csoportot érintette.

#### Mintavételek, mérések

Minden évben két alkalommal mértük fel a parcellákon és a környezetükben a *V. angustifolia* denzitását. Tavasszal az áttelelték és új egyedek, ősszel a telelés előtti fiatal egyedek számát. Ehhez minden parcellán regisztráltuk az egyedek számát, a környezetben pedig legalább tíz, 50x50 cm-es kvadrátban határoztuk meg.

Minden parcellán megjelöltünk 5 növényt és ugyanazokon az egyedeken évente két alkalommal növény morfológiai paramétereket (növény magassága, elágazások száma és hossza, levél emeletek száma, virágok és termések száma, termések hossza) és a pre-DMP-k jelenlétére mutató adatokat (lerakott tojások és adultok száma) vettünk fel. A pre-DMP-k hatását a növényi performanciára a magprodukción keresztül mértük. A magvak száma (és egészségi állapota) tükrözi a növényegyed fitniszét. Ennek megállapításához az érett terméseket folyamatosan szedtük, amíg valamennyi begyűjtésre került. Augusztus folyamán valamennyi termést felbontottuk. Ekkor állapítottuk meg a pre-DMP fertőzés mértékét, a kikelt tojások, a befűrt L1-k, az abortált, ép, elfogyasztott, sérült stb. magvak számát, a parazitáltságot. Az egy-egy parcelláról összeszedett termésekből kikerült ép magvakat ugyanarra a parcellára visszaszórtuk szeptember első napjaiban, ezzel biztosítva a következő évi növényeket. Ezzel azt is megakadályoztuk, hogy a poszt-DMP-k hatása jelentős legyen.

*V. angustifolia* mintákat más helyeken is gyűjtöttünk és megállapítottuk a fertőzési szinteket. A kísérleti területen évente kb. 60 *V. angustifolia* növényre, a virágzás előtt, 1 mm lyukbőségű vászon izolátorokat húztunk fel. Ezek az egyedek az elpusztulásukig mentesek voltak minden rovar-behatástól. Célunk az volt ezzel a csoporttal, hogy a magfogyasztó és más rovarok hatása nélküli mag- és szárazanyag termelést meghatározzuk (vegyszeres kizárás nélkül). Ehhez a teljes föld feletti rész eltávolításra került, szárítószekrényben kiszárítottuk, majd lemértük.

### Mikrohely-limitációs kísérletek

Az 1. sz. helyen 2 ismétlésben, a 2. sz. helyen 1 ismétlésben, három-három 50x50 cm-es kvadrátba 10, 100 és 1000 *V. angustifolia* magot szórtunk ki. A kvadrátok 100 %-os borítottságúak voltak Graminea-fajokkal. A cél annak megállapítása volt, hogy a magvak hány százaléka képes kikelni, természetes körülmények között, a 100 %-os borítottság mellett elérhető mikrohelyeken. Az augusztusban kiszórt magvakból kikelt fiatal növényeket ugyanabban az évben októberben számoltuk meg, azután a következő 2 évben tavasszal. A csíranövényeket nem távolítottuk el.

Egy másik változatban azt mértük, hogy a mikrohelyek használata/elérhetősége a csírázás függvénye volt-e? Ennek megállapítására eltávolítottuk a vegetációt és a legfelső 1 cm-es talajréteget öt 25x25 cm-es helyen, majd 100 magot szórtunk ki szúnyogháló sűrűségű műanyag szövetből készült tálcákra. A tálcákat ezután az ugyanerről a helyről származó növényi hulladékkal, avarral borítottuk be. A kikelő kis növényeket folyamatosan eltávolítottuk 2 éven át.

### Adatok és statisztikai módszerek

A két területről, rágszáló kártétel stb. okozta adatvesztések következtében, a pre-DMP-k hatását csak 3-3 év adataival számoltuk. Az adatokat összevontuk. A kísérleti elrendezés 3-utas ANOVA értékelést tett lehetővé (zavarás x magvetés x kizárás), amelyet a Statistica program (StatSoft 1984-2000, ver. 5.5) GLM moduljával számoltunk. A kezelések voltak a kategorikus változók, a növényi és fertőzési paraméterek pedig a függő változók. Az egy parcellán belüli adatokat összevontuk pszeudopreplikációk elkerülésére és parcella átlagokkal számoltunk.

## 4.2.2 Eredmények

Figyelemre méltó állandóság jellemezte a *V. angustifolia* növények számát a kísérleti helyek környezetében: az 1. sz. helyen 3 növény/0,25 m<sup>2</sup>, a 2. sz. helyen 11 növény/0,25 m<sup>2</sup> éveken át.

Az 1. sz. helyen a zavarás volt az, amely szignifikánsan befolyásolta a növénykéek számát a 6 év közül négy évben (4.4 táblázat). A magvetés csak az első két évben mutatta hatását. Interakció nem jelentkezett. A zavart parcellákon 2-4-szer több *V. angustifolia* volt (akár permetezett, akár nem), a nem zavartakkal összehasonlítva (4.1 ábra). A 2. sz. helyen, ahol csak vegetációval borított parcellák voltak, a permetezett parcellákon szignifikánsan több *V. angustifolia* növény volt 1997-ben ( $F_{1, 26} = 5,72$ ,  $p < 0,05$ ) és 1998-ban ( $F_{1, 12} = 8,55$ ,  $p < 0,05$ ).

1996-98-ban az 1. sz. helyen átlagosan  $122,1 \pm 55,5$  (SE) ép magvat szórtunk vissza a parcellákra a kezelésektől függetlenül. A 2. sz. helyen, hasonló feltételek mellett,  $175,8 \pm 17,4$  magot. Figyelemre méltó, hogy az évi átlagban ezek  $10,5 \pm 3,3$  % és  $5,4 \pm 0,6$  %-a fejlődött növénykévé. Ezek szerint a kiszórt magvak egy jelentős része, a kikelteken kívül, magbankot formált, vagy a kiszórását követően poszt-DMP-k áldozata lett, ami természetesen nagy varianciát okozott.

A felnőtt növények számát a zavarás az 1. sz. helyen csak 1997-ben befolyásolta. Ekkor szignifikánsan kevesebb növény volt a vegetációval borított ( $6,9 \pm 0,7$ , átlag  $\pm$  SE), mint a csupasz parcellákon ( $12,6 \pm 1,8$ ) ( $F_{1, 24} = 10,59$ ,  $p = 0,0034$ ; 3-utas ANOVA).

Hasonló különbség nem volt más éveken. A 2. sz. helyen a felnőtt növények száma azonos volt a vegetációval borított, permetezett és nem permetezett parcellákon 1996-97-ben, és csak 1998-ban volt szignifikáns különbség (nem permetezett:  $6,0 \pm 0,8$ , permetezett:  $9,3 \pm 1,2$ ,  $t = 2,33$ ,  $df = 12$ ,  $p = 0,038$  független minták esetében).



Növényi növekedési mutatók

Nem volt különbség a kezeléseknek tulajdonítható növényi növekedési paraméterekben az első felvételezés alkalmával (részleteket nem mutatunk). A növények 10-30 cm magasak voltak, termések alig voltak találhatóak. A 2. sz. helyen, azonban a növények a kizárási kezelés hatására szignifikánsan nagyobbak voltak a nem permetezettéknél 1998-ban [permetezett:  $26,2 \pm 1,9$  vs. nem permetezett:  $16,7 \pm 2,7$  cm (átlag  $\pm$  SE),  $F_{1, 12} = 8,86$ ,  $p = 0,0154$ ; egy-utas ANOVA].

A második felvételezés alkalmával (júniusban) látszott, hogy a zavarás alapvetően meghatározza a növényi növekedési tulajdonságokat (4.5a-c táblázatok). Azok a növények, melyek csupasz talajon növekedtek, szignifikánsan nagyobb száraztömegeket és elágazás-hosszokat értek el (4.2 ábra). A 2. sz. helyen, a permetezett növények általában nagyobbra nőttek és több és nagyobb terméseket hoztak, de csak 1998-ban.

Növényi performancia: a magvak minősége

Az inszekticides kezelés szignifikánsan meghatározta az ép és fertőzött magvak számát (4.5a-c táblázatok), de az abortált magvak számára is hatással volt (lásd alább).

Ahogy az várható volt, a *fertőzött* magvak száma termésenként 2-15-ször nagyobb volt a nem permetezett parcellákon, de függetlenül attól, hogy az egy csupasz vagy vegetációval borított parcella volt. Másfelől, a legtöbb esetben az *ép* magvak száma/termés nagyobb volt a zavart parcellákon, ahol pre-DMP kizárás is volt, mint azokon a parcellákon, amelyek vegetációval voltak borítva és nem volt permetezés (4.3 ábra). Valamennyi kezelés kombinációban a pre-DMP-k által elfogyasztott magvak száma szembetűnően alacsony volt, kb. 1 mag/termés, ha nem volt kizárás, és gyakorlatilag nulla a permetezett parcellákon. Ha a zavarást elhagyjuk és mindkét helyet, valamint az összes évet összevonjuk, a magvak átlagos ( $\pm$  SE) száma/termés  $8,6 \pm 0,2$ , melyben benne van  $3,4 \pm 0,2$  abortált,  $0,5 \pm 0,1$  fejletlen,  $3,7 \pm 0,3$  ép, és  $0,9 \pm 0,1$  pre-DMP-k által fertőzött mag. A 2. sz. hely magfertőzési szintjeit a 4.4 ábra mutatja.

Az *abortált* magvak száma/termés általában kevesebb volt a permetezett parcellákon, tekintet nélkül a zavarási állapotra: az 1. sz. helyen 1996-ban átlag 2,78 abortált mag volt termésenként a permetezett, és 3,67 a nem permetezett parcellákon ( $F_{1, 26} = 4,34$ ,  $p = 0,0472$ ); 1997-ben: 2,10 vs. 2,66 ( $F_{1, 30} = 2,89$ ,  $p = 0,0994$ ); 1998-ban: 2,27 vs. 2,98 ( $F_{1, 30} = 6,01$ ,  $p = 0,0203$ ). A 2. sz. helyen 1996-ban: 4,76 vs. 5,60 ( $F_{1, 12} = 3,08$ ,  $p = 0,1049$ ); 1997-ben: 1,72 vs. 2,86 ( $F_{1, 10} = 6,54$ ,  $p = 0,0284$ ); 1998-ban: 2,56 vs. 3,53 ( $F_{1, 11} = 5,38$ ,  $p = 0,0406$ ); egy-utas ANOVA-k.

Növényi performancia: a magvak tömege

Az 1. sz. helyen, 1994-ben, a magtömeg a vetés és zavarás hatása alatt alakult (4.6 táblázat), de nem különbözött bármely más kezelés kombinációtól. 1996-ban és 1998-ban szintén nem volt különbség a magtömegben a kezelések és kombinációik hatására. Ellenben 1997-ben a magtömeget szignifikánsan befolyásolta a kizárási kezelés: nagyobb volt a permetezett parcellákon, tekintet nélkül arra, hogy az vetett volt-e vagy zavart: 14,0 vs. 11,6 mg ( $p = 0,003$ ). A 2. sz. helyen a magtömegben nem volt különbség a permetezés kezelés hatására, bármely évben.

Mikrohely limitáció

Az „A” kísérletben (mely a mikrohelyek mennyiségének meghatározására irányult) a 10 kiszórt mag 100 %-ban kikelt, a 100 magból 45 %, és 1000 magból 35 %, láthatóan egy felső érték felé közelítve (4.7 táblázat). Ez 10, 45 és 350 magot jelent ugyanazon a méretű területen, maximálisan 35-szörös, vagy a kontrollal összehasonlítva, ahol 2 magonc volt található, 175-szörös növekedés!

A „B” kísérletben a csírázási százalék  $60,0 \pm 5,3$  % (átlag  $\pm$  SE) volt a vetés évében ősszel, és csak egy töredék ( $0,6 \pm 0,2$  %) jelentkezett tavasszal. További csírázás nem volt.

#### Az ország más részein gyűjtött minták fertőzési százaléka

Az 1994-98 között gyűjtött *V. angustifolia* mintákból 7 véletlenszerűen választott mintában 372 termést értékeltünk ki. A termésenként átlagosan ( $\pm$  SE)  $11,4 \pm 0,1$  mag a következő módon oszlott meg:  $6,8 \pm 0,2$  ép,  $0,8 \pm 0,1$  fertőzött mag, a maradék pedig fejletlen mag volt. Az értékek ugyanabba a sávba illenek, mint a kísérletben nyert adatok. Az összes magra vonatkoztatva a pre-DMP fertőzés 6,7 % volt (10 %-ra kerekítettük). Ha azonban csak a teljesen kifejlett magvak számához viszonyítjuk, akkor 12,5 %. Egy másik mintában, ahol a bruchida fogyasztási szint  $5,5 \pm 7,0$  % volt (átlag  $\pm$  SD),  $6,1 \pm 9,6$  %-os parazitáltságot mértünk (gyilkos és fémfürkészek), a tojásokat pedig  $5,4 \pm 8,1$  %-ban parazitálták *Trichogramma* faj(ok).

### 4.2.3 Tárgyalás

#### A pre-DMP-k hatása

Megállapítottuk, hogy a pre-DMP-k a *V. angustifolia*-nak csak kismértékű magkárosodást okoznak (4.5a-c táblázatok és 4.3 ábra). Több tényező is felelős lehet ezért: (1) Egyik oka lehet a specialista magfogyasztó, *B. luteicornis* alacsony hatékonyságú gazdanövény megtalálása. Azonban, az a tény, hogy fejletlen, reproduktív részek nélküli, a környező vegetációban alig észrevehető növényegyedeken is jelen voltak bogarak, ez ellen érvel. Ha a gazdanövény megtalálása csak alkalomszerű lenne, akkor a termésekben aggregáltan fordulnának elő magfogyasztók. Nem ez tapasztalható. Továbbá, a teljes pre-DMP fertőzés azonos volt a csupasz, vagy vegetációval borított parcellákon, ami kétségteljesen teszi a vegetáció gátló hatását a tápnövény megtalálásában. (2) A növény extrafloralis nektáriumokkal rendelkezik és a hangyák, melyek látogatják ezeket esetleg védelmet nyújtanak a pre-DMP-k ellen. Ez a kérdés ellentmondásos (Koptur 1992) és a hangyák meglehetősen hatástalanok, ahogy azt Fegyveres O. nem publikált eredményei mutatták. (3) A legtöbb *V. angustifolia*-n élő pre-DMP obligát egynemzedékes faj, melyek tojásrakási aktivitási időtartama rövid, ezért, még ha a források hosszabb időn keresztül elérhetők is, nem kerülnek felhasználásra. (4) Sem a *V. angustifolia*-n, sem a bruchida egy másik (rokon) tápnövényén, a *V. grandiflora*-n, nem mutatkozik denzitásfüggés bármely okból. Ehrlén (1996) a *Lathyrus vernus*-on csak egy nagyon variábilis tér-idő skálán tapasztalt denzitás függést. (5) Átlagosan 1 mag/termés károsodik (4.3 és 4.4 ábrák), ami azt jelenti, hogy a pre-DMP-k denzitása alacsony és a kompetitív kölcsönhatások valószínűsége kicsiny. (6) A parazitoidok erőteljes szabályozó hatást jelenthetnek. Ellentétben ezzel a pre-DMP-k parazitáltsága meglehetősen alacsony volt, ezért nem valószínű a szabályozó hatásuk. Egy másik, élő bükkönyön (*Vicia tenuifolia*), vizsgálataink alapján, a parazitoidok hatása, ami ott jóval fajgazdagabb közösséget jelent, szintén denzitás független volt (Szentesi Á. & Jermy T. nem publ. eredmények és az 5. fejezet).

A közvetlen magkárosításon kívül a növényi és mag-tulajdonságokban zajló indirekt változások kapcsolódhatnak a károsodás mellé (Andersen 1988). Ilyenek az abortált magvak száma. A kizárásos kezelésben, tekintet nélkül arra, hogy volt-e zavarás vagy sem, az abortált magvak száma szignifikánsan kisebb volt, mint a kontrollban, tehát több ép mag keletkezett (4.4 ábra). Ugyanilyen különbség nem volt a zavart és vegetációval borított parcellákon (függetlenül attól, hogy permetezett volt-e vagy sem). Ez azt jelenti, hogy a pre-DMP aktivitás korrelált az abortált magvak számával. Bár a kapcsolat bizonyára indirekt és nagyon komplex a két tényező között, esetleg mégis tükrözheti a növény reakcióját arra a stresszre, amit a magfogyasztók okoznak. Néhány esetben leírtak indukált és szelektív mag és termésabortálást magpredátorok hatására (Janzen 1971, Stephenson 1981), de nem a *V. angustifolia*-ban. Louda (1982b) szintén

megfigyelte *Haplopappus squarrosus* esetében, hogy az inszekticiddel távol tartott magpredátoroktól mentes kezelt növényeken kisebb volt a virágfejek abortálása és több mag jutott el az érési állapotig.

#### Mikrohely limitáció

A magoncok (4.4 táblázat és 4.1 ábra) és az adult növények száma nagyobb volt a csupasz parcellákon. Ez azt mutatja, hogy nem csak a mikrohelyek száma lehet limitáló, de azt is, hogy a *V. angustifolia* esetleg gyenge kompetitor. Másrésztől azonban, azokon a parcellákon, melyek vegetációval voltak borítottak (2. sz. hely) a permetezés kedvezőbb viszonyokat teremthetett a rekruták megjelenésére, valószínűleg a poszt-diszperzális magfogyasztók és más herbivorok távoltartása által. A növény néhány vonása azonban kedvezőbben alakult a csupasz parcellákon a kezelésektől függetlenül (4.5a-c táblázatok és a 4.2 ábra, 2. sz. hely, 1996), arra utalva, hogy a *V. angustifolia* kevésbé sikeres nagyobb denzitás mellett.

A magtömeget általában fontos fitniesz komponensnek tekintik, melynek csökkenése a herbivoria következtében hatással van a csírázásra (pl. Crawley & Nachapong 1985). A magméret (ténylegesen a magtömeg) és a csíranövény méretének viszonyát általában pozitívnak tartják, amely azután kihat a növény kompetíciós képességére. Valójában nem csak a magtömeg rendkívül variábilis általában (Szentesi & Jermy 1995), de a magonc méretét is a relatív növekedési sebesség határozza meg, ami viszont fordított arányban van a magtömeggel (Westoby *et al.* 1992). Eltekintve ebben a kísérletben a vetés és zavarás kölcsönhatásától (1994) és az inszekticid kezeléstől (1997), amikor a magtömeg szignifikánsan változott (4.6 táblázat), más kezelések nem befolyásolták.

Még ha a növényi performancia gyengébb volt is nagyobb denzitású vegetációban, a vetési kísérlet (4.7 táblázat) bizonyította, hogy a *V. angustifolia* képes rekrutákat produkálni teljes borítottság mellett is. A rekruták számának növekedése azt mutatta, hogy csírázásra alkalmas mikrohelyek elérhetőek voltak és kb. 35 %-os további magonc növekedés volt lehetséges. Emiatt a *V. angustifolia* nem látszik mikrohely-limitált növényfajnak.

A „háló-tálcákon” csupasz talajra helyezett magvak kelése azt mutatta, hogy a szabad helyek növelik a csírázási rátát, de ez nem jelenti azt, hogy valamennyi mag kikel. Ez és a vetési kísérlet azt bizonyítja, hogy a *V. angustifolia* rövid-távú permanens/tranziens magbankkal rendelkezik. Ez nagyjából 2 évet jelent, amíg a magbankból egyetlen év magjai kikerülnek (4.7 táblázat).

#### Magszám limitáció

Ha a *V. angustifolia* nem mikrohely-limitált, akkor miért nem magasabb a rekruták száma? Úgy látszik, hogy ennél a bükköny fajnál kevés mag áll rendelkezésre a rekruta-szám növeléséhez. A 10 %-nyi pre-DMP okozta magszám csökkenés ellenére a magbankba jutó ép magvak aránya (90 %), az abortált és fejletlen magvak arányát leszámítva és csak kb. 42 %-os csírázási képességet feltételezve is, átlagosan 8 %-nyi magból fejlődött növény. Az jelenleg nem ismert, hogy mi történik a magokkal az anyanövény elhagyása után. A jelek arra mutatnak, hogy poszt-diszperzális magfogyasztók és patogén szervezetek jelentős százalékot ölhetnek meg. Mindebből úgy látszik, hogy a magszám limitáció a magvak szétszóródása és a csírázás közötti időszakban jelentkezik. Edwards & Crawley (1999) úgy találta, hogy a gerinctelen fajok hatása a füves vegetációjú helyek magbankjára elhanyagolható. Feltehető, hogy gerinces magpredátorok (*Apodemus*- és *Microtus*-fajok) nagyobb szerepet játszanak ebben.

Fontos következtetés a fentiekből, hogy kétségek merülhetnek fel azt illetően, vajon a pre-DMP szervezetek képesek-e egyényári növényfajok populáció dinamikáját befolyásolni? Ez támogatja

Crawley (1992) felfogását, de megjegyzi (Crawley 1998), hogy egynyáriakon gyakran azért nem észlelhető erős populáció dinamikai hatás, mert a magbank kompenzáló hatása jelentős. Bár az valószínű, hogy a *V. angustifolia* perzisztens/tranziens magbankkal rendelkezik, ennek pufferozó hatása a poszt-diszperzáls ágensek tevékenysége miatt esetleg elenyészik. Louda (1995) jelentősnek tartja a reprodukív szerveken és a csíranövényeken jelentkező herbivoriát, ami a mi vizsgálatunkban nem volt számottevő. Más felől az eredmények egyeznek azzal a predikcióval, mely szerint a füves vegetációban gyakori a magszám-limitáció (Crawley 1990). Valószínűleg a legjobb kompromisszum a *V. angustifolia* rekru-ta-számát befolyásoló faktorok magyarázatára az aszimmetrikusan kombinált mikrohely és magszám limitáció együttese, hasonlóan ahhoz, ahogy azt Eriksson & Ehrlén (1992) javasolta. Eszerint, a nettó növekedést a *V. angustifolia* populációban egyaránt befolyásolja a csírázásra alkalmas biztonságos mikrohelyek lokális száma, de még jelentősebb mértékben a magszám limitáció, amely lehet a poszt-DMP-k hatása. Ahol ezeket kizárták, ott növekedett a mikrohelyek használata (Alexander & Mihail 2000), gyengítve a növényi versenyen alapuló érveléseket (Hulme 1996).

## 5 Közösség ökológia

### 5.1 Forrásfelosztás *Vicia*-fajokon élő magpredátorok között

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

Szentesi, Á., T. Jermy & V. Takács. 1996. Niche relations in *Vicia*-inhabiting *Bruchus* spp. *Entomologia experimentalis et applicata* 80, 152-155.

Szentesi Á. & T. Jermy. Lack of interspecific competition among pre-dispersal seed predator bruchids of *Vicia tenuifolia* (Leguminosae). Kézirat.

c. munkái.

#### Bevezetés és célkitűzés

A fenti két tanulmány az interspecifikus verseny jelentőségét vizsgálja a pre-diszperzális magfogyasztó szervezetek körében, éppen ezért együtt diszkutálom őket. Lényeges különbség az ebben és az 5.2 fejezet-részben leírásra kerülő anyagok vizsgálati szempontja között az, hogy az előbbieket *eloszlási* adatok, az utóbbiak fele-részben *kísérleti*, fele-részben eloszlás adatok analízisén nyugszanak, ugyanakkor az utóbbi lényegesen eltérő, ún. null-modell koncepción alapul.

A hutchinsoni niche elmélet első időszakát a fajok közötti verseny gondolata uralta, mely időszakot Schoener (1983) és Connell (1983) nevezetes cikkei zártak le, egyszersmind egy új, ellenkező irányú hullámot elindítva. Már Hairston *et al.* (1960) is, később pedig Lawton & Strong (1981), Strong *et al.* (1984) és Shorrocks *et al.* (1984) vonja kétségbe az interspecifikus verseny „mindenhatóságát”. Jermy (1985) különösen a herbivor rovarok közötti versenyt kérdőjelezi meg. Nem vitathatóan, mindezek összefüggésben vannak a nem-egyensúlyi rendszerek realitásának és a bennük zajló folyamatok jelentőségének felismerésével (pl. Wiens, JA 1984). Éppen e folyamatok ismerete vezet ahhoz, hogy a verseny eddig vélt és jelentősnek tartott közösség-szerkezet alakító hatása kisebb hangsúlyt kap. Nem a természetes ökológiai környezetben zajló versenyt magát tagadta a 80-as évek felfogása, hanem annak korábbi túlhangsúlyozott jelentőségével szállt vitába. Ennek ellenére, az 1990-es években (Damman 1993, Denno *et al.* 1995) újabb próbálkozások jelentek meg a verseny korábbi „hegemóniájának” visszaállítására, abból az elvből kiindulva, hogy elegendő idő telt el újabb értékelések elkészítésére az időközben felgyűlt és versennyel foglalkozó munkák következtében. Hangsúlyt kapott az is, hogy a verseny közvetlen kapcsolaton alapuló változata mellett, az indirekt hatások sokasága működik, hogy csak a két legismertebbet említsem: a forrás által és a parazitoidok által közvetített interakciók. Míg az előbbi az egyik herbivor által kiváltott forrás-változás (pl. növényi ellenálló képesség indukálása) révén a másik herbivorra gyakorolt hatással számol, addig az utóbbi az apparens verseny és az ellenség-mentes szabad hely fogalmát helyezi előtérbe.

A sokat vitatott központi kérdés az, hogy miként lehetséges bizonyítani és kvantifikálni az együtt élő fajok esetében az interspecifikus versenyt? Néhány szerző (Connor & Simberloff 1979, Mac Nally 1983, Hastings 1987) azt hangsúlyozza, hogy csak kísérletek, esetleg nagyon részletes autökológiai vizsgálatok deríthetik fel, de a jelentős nehézségek és logikai csapdák is hangsúlyt kaptak (Mac Nally 1983). Mások azt emelik ki, hogy az eloszlási adatok (együtt-előfordulás, fajkészlet mátrixok, forrás átfedési indexek stb.) szintén alkalmasak arra, hogy kiderítsék, vajon a közösség szerkezetét ez struktúrálta-e, vagy az a véletlen eredménye. Gotelli (2000), áttekintve a null-modellekkel végzett prezencia/abszencia adatértékelési eljárásokat, arra a következtetésre jutott, hogy az együtt-előfordulási adatok szintén alkalmasak közösségi mintázatok vizsgálatára.

Úgy találta, hogy az elérhető alternatívák között az un. C-(sakktábla)-index (Stone & Roberts 1990) eléggé robusztus fajinterakciók kimutatására.

Denno *et al.* (1995) munkájában hangsúlyt kaptak a magfogyasztó szervezetek, melyek diszkrét forrásokra (egyedi magvakra) specializálódtak, ezért a verseny valószínűbbnek látszott közöttük. A tárgyalt 21 olyan esetből, amely mag, termés és toboz fogyasztókra vonatkozott és valamennyiben kimutatták a forrásversenyt, 8 tartozott a Bruchinae alcsaládba. Ezek között azonban csak a *Callosobruchus* fajok voltak reprezentálva, amelyek mesterséges környezetben (raktárakban) szaporodó, ezekhez a körülményekhez adaptálódott fajok és képesek időről-időre hatalmas populáció méreteket elérni. A velük végzett vizsgálatokat pedig laboratóriumban folytatták. Több tanulmány is feltétezett versenyt pre-DMP-k között együtt-előfordulási adatokra alapozva (Parnell 1966, Waloff 1968, Erdélyi *et al.* 1979, Zwölfer 1979, 1980, Hare 1980, Hare & Futuyma 1978, Johnson & Slobodchikoff 1979, Ernst *et al.* 1989, Traveset 1991, Impson *et al.* 1999, Gibernau *et al.* 2002, Després & Cherif 2004). Ellenben kísérletes munkákat olyan bruchidákon, melyek természetes élőhelyükön versenyben állnak forrásokért, még nem végeztek.

A populációs interakciók gyakorisága és intenzitása változik a térbeli skálával (fizikai dimenzió) és szinttel (szerveződési hierarchia) (Levin 1992, Noda 2004). Több Leguminosae faj hoz létre térbeli hierarchiába rendezett, nagymértékben koncentrált táplálék-készletet a fogyasztó szempontjából, úgy, mint növényi állomány, racém/fürt, termés és mag. Mivel a forrás mérete és/vagy mennyisége vagy kivált denzitás-függő választ (Ehrlén 1994, Sheppard *et al.* 1994, Bigger 1999 és mások), vagy sem (Platt *et al.* 1974, Franson & Willson 1983 és mások), feltételezhetjük, hogy minden egyes szerveződési szint sajátos, skála-függő populációs folyamatokat eredményez. Ezt a specifikus hierarchiát követjük nyomon a továbbiakban.

A pre-DMP fajok különösen alkalmasak ilyen vizsgálatokra, mert valamennyi faj egy közös forrást, a növény magját használja. A nőstények tojásrakási időszaka teljesen egybeesik, mert a tojásokat még zöld és fejletlen termésekre (be) rakják, a lárvák nagyjából egy időben átrágják magukat a termésfalon és befújják magukat a fejlődő magvakba.

Vadon termő *Vicia*-fajok és különösen a *V. tenuifolia* pre-DMP fajainak gyűjtésével azt a null-hipotézist kívántuk vizsgálni, hogy az interspecifikus verseny a táplálék forrásért nem valószínű, előfordulása véletlen jellegű és nincs hatása a forráshasználati mintázatokra és a pre-DMP-k denzitására.

A következő kérdéseket tettük fel:

- (1) Hogyan osztják fel a *Bruchus*-fajok a trofikus forrásokat a *Vicia* génuszon belül?
- (2) A különféle magfogyasztók együtt-előfordulása egy terméson belül véletlenszerű-e?
- (3) A fogyasztási mintázatok [a bruchida fajok eloszlása és arányai 4 természetes forrás-szinten: növény állomány (minta), termésfürt, termés és mag], jeleznek-e interspecifikus versenyt?
- (4) A *V. tenuifolia*-hoz kötődő két gyakori bruchida-faj mutat-e aggregációt, interspecifikus asszociációt és perzisztenciát a forrás foltokban (termésfürt-szinten)?

### 5.1.1 Anyag és módszer

#### Növényi és rovar-anyag

A Magyarországon előforduló 21 *Vicia*-faj közül 18-nál (4.1 táblázat) vizsgáltuk a pre-DMP fertőzés szintjét. Ezen a csoporton belül részletesen és több éven keresztül foglalkoztunk a *V. tenuifolia* magpredátoraiival.

A *V. tenuifolia* élő faj, amely állományokat alkot, legtöbbször tölgyesek szélén. Kacsokkal a környező vegetációba, egymásba kapaszkodnak a rametek. Valójában nem lehet tudni hány egyedről van szó a sztolonizációs képesség miatt, melyről kiásással és vizes kimosással győződünk meg: egyedeknek látszó száruk akár 2 méteres távolságban is össze voltak kötve egymással hálózatban (Szentesi és Jermy, nem publikált adat). A növény magról is szaporodik, általában májusban virágzik, 15-30 virág található a racémen, szárukon 6-10 racém van. Külső beporzást igényel, a termések június elején jelennek meg, 6-8 magkezdeményt tartalmaznak. Tavaszi aszály esetén termések nem fejlődnek. Ez a vizsgálatok során több ízben előfordult. A magprodukción is jelentősen változott a vizsgált időszak alatt (1992-2003) valamennyi helyen. 1996-ban és 2000-ben nem volt termés, 2002-ben és 2003-ban igen kevés, míg 1992 és 1995, valamint 1998-1999-ben a termés rendkívül nagy volt. A virág és termésabortálás jelentős volt, a racémenkénti virágok  $8,2 \pm 3,4$  (átlag  $\pm$ SD) %-ából fejlődött zöld termés (N= 125 racém), azonban a virágszámhoz viszonyítva végül csak 3,8 % érett termés maradt. Vagyis a zöld termések jelentős része (46 %) lehullott. A megvizsgált 37600 mag 70,24 %-a abortált, 8,17 %-a fejletlen és csak 21,59 %-a volt fejlett. A félig és teljesen fejlett magvak száma, melyek a bruchida lárvák kifejlődésére méretben alkalmasak, átlagosan  $1,62 \pm 1,19$  ( $\pm$ SD) (min.-max.: 0-9) volt termékenként.

A *Vicia*-fajokban előforduló *Bruchus*-fajok listája a 6.1 táblázatban látható. A *V. tenuifolia*-ban élő pre-DMP-k a következők: négy *Bruchus* faj (*Bruchus venustus*, *Bu. libanensis*, *Bu. occidentalis* és *Bu. brachialis*), három ormányos-faj (*Oxystoma cerdo*, *O. ochropus* és *Tychius 5-punctatus*, Coleoptera, Curculionidae) és egy lepkefaj (*Etiella zinckenella*, Lepidoptera, Phycitidae). Valamennyi faj nőténye a zöld termésre, vagy termésbe rakja tojásait és a lárvák nagyjából egyszerre fogyasztják a magvakat. A *Bruchus*-fajok szűk oligofágiát mutatnak, ui. a *Bu. venustus*, *Bu. libanensis*, és *Bu. occidentalis* a *V. tenuifolia* mellett a *V. cracca* magjait is fogyasztja, míg a *Bu. brachialis*, melynek fő tápnövénye a *V. villosa*, sporadikusan fordul elő a *V. tenuifolia*-ban, más *Vicia*-fajokban pedig egyáltalán nem. Figyelemre méltó viselkedési szegregáció mutatkozik a forráshasználatban tojásrakás idején, aminek azonban semmi jelentősége nincs a lárvális forrásfelosztás szempontjából: a *Bu. venustus*, a *V. tenuifolia*-n élő összes többi fajjal szemben, nem a termések oldalára, hanem azok élére rakja tojásait. A tojásrakás a zöld termésen történik, amikor az még csak fejletlen magkezdeményeket hordoz. A kikelő L1-ek áthatolnak a termésfalon és befúrnak a magba. Egy magban csak egyetlen lárva képes imágóvá fejlődni. Az adultok augusztusban kelnek ki és valószínűleg hamarosan a hibernációs helyekre vonulnak. A *Bu. venustus* egyedszámához képest a másik három faj egyedszáma legalább egy nagyságrenddel kisebb, ezért a továbbiakban *Bu. lib.\** jelöléssel egyetlen fajnak vesszük.

Az ormányosbogár fajok szélesen oligofágok. A leggyakoribb *O. cerdo* 4 *Vicia*, a *T. 5-punctatus* 17 Leguminosae fajban fejlődhet ki, melyek 4 génuszhoz tartoznak (Podlussány *et al.* 2001). Az ormányosbogár lárvák és az említett lepkelárva a magvakat egymás után, de a termésen belül, fogyasztják. A *Bruchus*-fajok tojás parazitoidjaira, mint *Trichogramma* fajokra hivatkozunk, bár pontos faji hozzátartozásuk nem ismert és *Uscana*-fajok előfordulása sem zárható ki.

A mintavétel módját és a gyűjtött anyag kezelését lásd az Appendixben.

#### Adatértékelés

Általános eljárásként a Kolmogorov-Smirnov, vagy Levene-tesztekkel vizsgáltuk az adatsorok homogenitását. A szükséges transzformálás után ANOVA és LSD- vagy Scheffé-teszt következett, ill. az eloszlási problémák, vagy a mintaméret következtében Kruskal-Wallis nem-paraméteres ANOVA (Statistica, StatSoft 2003). Annak eldöntésére, hogy a különböző

magfogyasztó fajok együtt-előfordulása a termésekben véletlenszerű-e vagy sem, két *Vicia tenuifolia* minta fent leírt teljes értékelését követően egy Pascal-programban írt Monte Carlo-típusú randomizációs eljárással összehasonlítottuk a kapott mintázatot az eredeti, természetben talált eloszlással. [Erre a célra a következő feltételeket szabtuk: minden mag-típusból (fertőzött, ép, abortált stb.), valamint a termésekből csak a valóságossal azonos számú lehetett a véletlenszerűen generált mintákban; a mintázatok termés-szinten jelenhettek meg, tehát nem az összes mag „egybeöntéséről” volt szó; nem volt viszont felső határa a többszörös kölcsönhatások lehetséges számának.] A 100-100 futtatás után a kapott mintázatok Dunett-teszt alkalmazásával (Sokal & Rohlf 1981), hasonlítottuk össze (azaz az eredeti egyetlen minta és a generált több minta átlagainak szignifikancia tesztje). Az értékelések során 35 és 50 futtatás után már újabb kölcsönhatás variációkat nem találtunk.

A 69 *V. tenuifolia* minta adataival intraspecifikus aggregációt, interspecifikus asszociációt és a perzisztencia valószínűséget számoltunk Sevenster (1996), Sevenster & van Alphen (1996), valamint Wertheim *et al.* (2000) szerint *racém* szinten, csak bruchida-fajokra nézve. Azért ezen a szinten, mert a kölcsönhatások valószínűsége, ha vannak, ezen a szinten mutatható ki legnagyobb biztonsággal. Ha ugyanis egy léptékkal durvább, a növényállomány szintjére lépünk, akkor nehéz egyforma egységeket venni. Ehhez képest a *racém* természetes (bár méretében ez is kissé változó) egység, amely minden állományban azonos, és amely szinten interakciók valószínűek. Ha ennél is alacsonyabb, termés- vagy mag-szintet veszünk, a kölcsönhatások valószínűsége jelentősen lecsökken.

Az intraspecifikus aggregációt a

$$J = \left( \frac{\sum e_i}{N^2} \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1,$$

képlet adja meg, ahol  $e_i$  az  $i$ -edik folt, jelen esetben a *racém* mérete (a termések száma/*racém*),  $n_i$  az egyedek száma az  $i$ -edik foltban,  $N$  pedig az egyedek teljes száma. A képlet az adott fajon belüli egyedszám növekedést (aggregációt) hasonlítja össze egy random modellel. Minden fajra külön kiszámítandó.

Az interspecifikus asszociáció az alábbi képlettel a *Bu. venustus* és a *Bu. lib.\** név alatt összefoglalt másik három faj között került megállapításra:

$$C_{xy} = \left( \frac{\sum e_i}{N_x N_y} \sum \frac{n_{xi} n_{yi}}{e_i} \right) - 1,$$

ahol  $n_{xi}$  és  $n_{yi}$  az  $x$  és  $y$  fajok száma, melyek az  $i$ -edik foltot ( $e_i$ , *racémet*) használják, külön-külön, az  $N_x$  és  $N_y$  a populációk méretei. A formula összehasonlítja az interspecifikus kompetítorok növekedését, ha a források exkluzíve kerülnek használatra.

A perzisztencia, a két index kombinációja, az egyik faj jelenlétét mutatja a másik hatása alatt és a következő képlettel adható meg,

$$T_{xy} = \frac{1 + C_{xy}}{1 + J_y} < 1.$$



A  $J$  index általában pozitív, ha az aggregáció fennáll,  $C$  negatív, ha a fajok között interakció van, és abban az esetben, ha az együttélés stabil, akkor  $T$  kisebb 1-nél.

## 5.1.2 Eredmények

### Az összes *Vicia*-minta

A *Vicia* mintákból 8 *Bruchus*-, 9 ormányos- és 2 lepkefaj került elő. A magfogyasztási értékeket az előző fejezetben a 4.1 táblázat (Szentesi *et al.* 1996) mutatja. Látható, hogy a bruchida fertőzés mintázata és mértéke jelentősen változik a termés- és mag-szinten. A fertőzés maximális értéke termés-szinten nem érte el a 100 %-ot, mag-szinten a *V. pannonica* ssp. *pannonica* esetében volt 80 %, ami azt jelenti, hogy a forrás teljes kihasználása nem történt meg. Azaz, Lawton (1984a, b) és mások kifejezésével élve, állandó vagy időleges „üres niche-k” elérhetők. A magyar ökológiai iskola szerint az „üres niche” fogalom helytelen, mert a niche egy élőlény tolerancia határai között megjelenő attribútumainak összessége, amely csak akkor létezik, amikor az élőlény megjelenik egy habitatban. Az élőlény hiányában csak „ki nem használt forrástengely szakaszokról” jogosult beszélni (Szentesi & Török 1997). A permanens üres niche-k jelen esetben azokat a *Vicia*-fajokat jelentik, amelyekben nem él bruchida. Időszakos üres niche-ek pedig azok a források minősülnek, amelyek éppen nincsenek használatban, de bruchida fogyasztja azokat (erre utalnak a fogyasztási intervallumok a táblázat utolsó oszlopában). Ezek a számok pedig azt bizonyítják, hogy a forrásokat a bruchidák nem teljesen használják ki. Termés-szinten, több bruchida faj együttes jelenlétében is, a magvak jelentős része érintetlen marad. Ez arra utal, hogy a forrás teljes mennyisége nem jelenthet niche-viszonyokat alakító lényeges tényezőt.

### *V. tenuifolia* minták

Az interspecifikus verseny valószínűsége emelkedhet az együtt-előfordulások számának növekedésével. A *V. tenuifolia*-ban négy *Bruchus*-faj a minták 2,4 %-ban jelent meg, de az egyedek többsége (62,8 %) ekkor is *Bu. venustus* volt (5.1 táblázat). A mintákban további négy ormányosbogár faj és egy Lepidoptera faj is előfordult. Az aszimmetrikus kapcsolatokra nézve az ormányosbogár fajok és a bruchidák szolgáltattak bizonyítékot. A különböző pre-DMP-k együtt-előfordulásának gyakorisága ugyanabban a termésben szignifikánsan eltért a random eloszlástól, amelyet a Monte Carlo szimulációval állapítottuk meg. A számított Shannon-Wiener  $H'$  a gyűjtött mintára nézve 1,503, a szimuláltra 2,130 volt ( $t_{szám.} = 3,287$ ,  $df = 141$ ,  $p = 0,01$ ). Egyszeri és többszörös fertőzések egyetlen termésen belül egyfajta, vagy 2 vagy több MP-faj által gyakoribbak voltak a szimulált mintákban, mint a valóságban. Természetes körülmények között az egyfajta MP által okozott fertőzés gyakran csomósan jelent meg. Míg a szimulációban 25 különböző együtt-előfordulás volt, a gyűjtött mintákban csak 10. A bruchida és Lepidoptera együtt-előfordulás szignifikánsan gyakoribb volt a szimulált mintákban, mint a természetesekben ( $t_{szám.} = 4,751$ ,  $p = 0,01$ ). Ez utóbbinak könnyű magyarázatát adni: az egy lepkelárva által egy termésben sorozatban megrágott 4-5 mag a szimuláció alatt „szétszóródik” és egyedi, lepkelárva által rágott magként jelenik meg, növelve a találkozás valószínűségét más MP-kkel.

A minták elemzése során a majdnem 7000 termés közül bruchida 4337-ben (62,6 %), Lepidoptera 1450-ben (20,9 %) és ormányosbogár faj 221-ben (3,2 %) fordult elő. Az utóbbiak tehát csekély szerepet játszottak a forrásfelosztásban. Figyelembe véve a jelentős Lepidoptera lárva általi magrágottságot, megvizsgáltuk ezen magvak viszonyát a *Bruchus*-fajok által elfogyasztottakhoz képest, ha együtt fordultak elő a termésekben (5.2 táblázat). Az eredmények azt mutatták, hogy a Lepidoptera lárvák egyre növekvő jelenléte ellenére a bruchida fertőzési szint nem változott mag-szinten, ahol pedig a legintenzívebb verseny lett volna várható. Emiatt a

következőkben csak a *Bruchus*-fajok egymáshoz való viszonyára koncentrálnak, mivel a forrás felhasználási módjuk teljes egészében azonos.

#### A forráshasználat mértéke

##### (1) *Növényállomány-szinten*

Az MP-k által érintett 46 mintában a bruchidák által fertőzött termések aránya  $21,25 \pm 15,86$  % (átlag  $\pm$  SD) volt (min.-max.: 0,66-53,85 %), medián: 19,14 %.

##### (2) *Racém-szinten*

Az 1539 racémből 71,3 %-ban volt bruchida fejlődési alak. A termésekre lerakott bruchida tojások száma enyhén negatív korrelációban volt a racémenkénti termés-számmal („forrás koncentráció” hatásának hiánya):  $r = -0,1018$ ,  $p < 0,0001$ ,  $y = 3,86 - 0,12x$ . Másrészt, a bruchidák által fertőzött racémenkénti magvak száma szignifikánsan emelkedett, ahogy a termések racémenkénti száma növekedett, egészen a 6 bruchida/termés-szintig (= 6 mag/termés szintig, mert 1 magban csak 1 bruchida növekedhet) (5.1 ábra, ANOVA:  $F_{13, 1554} = 48,79$ ,  $p < 0,0001$ ).

##### (3) *Termés-szinten*

A 6928 termésből 72,0 %-on (4988 termés) volt bruchida tojás. Ezek között 1386 termésen (27,79 %) volt egyetlen egy. (A maximális tojás-szám/termés ezzel szemben 29/termés volt.) A valószínűsége, hogy a lerakott tojásból imágó lesz, kb. 10 lerakott tojásig növekedik (5.2 ábra,  $F_{6, 6918} = 117,46$ ,  $p < 0,0001$ ), mert a magvak száma általában 6/termés értéknél nem nagyobb, továbbá az ilyen esetekben a tojás parazitáltság is jóval magasabb. Ugyanakkor a valóságban a termések túlnyomó számában nem fejlődött bruchida: egyetlen egyed/termés fordult elő 23,1 %-ban, és két adult kelt csak a termések 4,27 %-ában. Az L1 befúrási nyílások száma a termésfalán és a magvakon nagyjából 3:1 arányt mutatott (2,35 : 0,91,  $r = 0,5980$ ,  $p < 0,0001$ ). Hasonló arány adódott a magvakon talált L1 befúráások száma és a kikelt adultok száma között (0,91 : 0,34,  $r = 0,5367$ ,  $p < 0,0001$ ). Ez azt jelenti, hogy a magvakba belépő L1-k nagyjából 1/6-a fejlődik imágóvá. Azon ép magvak száma, amelyek azokban a termésekben maradtak, amelyekből 1 vagy több bruchida kelt, független volt a termésenkénti bruchida-számtól ( $r = -0,0458$ ,  $p = 0,0949$ ,  $y = 0,41 - 0,06x$ ,  $N = 1329$ ).

##### (4) *Mag-szinten*

Az összes mag mindössze 11,53 %-át fogyasztották el bruchidák.

#### A bruchida-fajok koegzisztenciája

##### (1) *Növényállomány-szinten*

A 46 bruchidával fertőzött minta 33,8 %-ában fordult elő vagy csak *Bu. venustus* vagy csak *Bu. lib.\**, és tojások is vagy csak a termés élen, vagy csak a termés oldalán voltak találhatóak.

##### (2) *Racém-szinten*

Szignifikáns pozitív korreláció mutatkozott a *Bu. venustus* és *Bu. lib.\** tojások száma között ( $r = 0,9036$ ,  $p < 0,0001$ ,  $y = 5,04 + 0,30x$ ,  $N = Bu. venustus: 13332, Bu. lib.*: 5751$ , 5.3 ábra).

##### (3) *Termés-szinten*

Amint azt az 5.4 ábra mutatja, a termések 53 %-ában nem volt bruchida fejlődési stádium, egy fordult elő 35 %-ban, kettő vagy több 12 %-ban (6928 megvizsgált termés). Az 1329 termésre lerakott 4077 fertilis bruchida tojásból 63,28 % a *Bu. venustus*-tól és 36,72 % a *Bu. lib.\**-től származott (1 : 0,58 arány). A fertilis tojások száma enyhe pozitív korrelációt mutatott a két *Bu.* faj között ( $r = 0,1100$ ,  $p < 0,0001$ ,  $y = 0,95 + 0,09x$ ,  $N = 1334$ ). A *Bu. venustus* nőstényenként lerakott átlagos ( $\pm$ SD) tojásszám  $1,92 \pm 2,54$ , a *Bu. lib.\** nőstényeknél ez  $0,83 \pm 1,37$  volt. Ha

azokat a termés-számokat tekintjük, amelyeken vagy csak *Bu. venustus* vagy csak *Bu. lib.\** tojások voltak, nincs különbség a tojásokból kifejlődött adultok arányában. *Bu. venustus* esetében, 1832 tojásból 824 (44,98 %), *Bu. lib.\** esetében pedig 815 tojásból 410 imágó (50,31 %) kelt ( $\chi^2 = 2,31$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,1284$ ). Az 5.3 táblázat bemutatja a tojás-eloszlást. Az esetek többségében ( $60,4 + 34,0 = 94,4$  % és  $56,4 + 25,5 = 81,9$  %) a jelenlévő fajt már a tojásrakás meghatározta.

Az 5.4 táblázat 1334 bruchidával-fertőzött termés adatait tartalmazza, amelyeken a lárvabefűrási nyílások (LBNy) vagy kizárólagosan a *Bu. venustus*-tól (a termés élén), vagy *Bu. lib.\**-től (a termésfalán), ill. mindkét fajtól származnak. Látható, hogy azokon a terméseken, amelyekből több faj imágói is keltek („többfajú-termések”), egy imágó megfelel ( $4,33/2,03 = 2,13$ -szor több befűrási nyílásnak, mint az egyfajú termésekből kelt egy *Bu. venustus* imágó, és  $(3,65/1,79 = 2,04$ -szer több LBNy-nek, mint az egyfajú termésekből kelt egy *Bu. lib.\** adult. Fontos, hogy  $(2244,6/958,3 = 2,34$ -szor és  $(2244,6/277,3 = 8,09$ -szer több LBNy volt a többfajú terméseken, mint a csak *Bu. venustus* vagy *Bu. lib.\** által elfoglalt terméseken, külön-külön. Továbbá, a 615 többfajú termésből 106-ban (17,2 %) mindkét faj fejlődött ugyanabban a termésben. A *Bu. lib.\** imágók száma független volt a *Bu. venustus* imágók számától termés-szinten ( $r = 0,0067$ ,  $p = 0,6357$ ,  $y = 0,12 + 0,01x$ ,  $N = 5025$ ).

#### (4) Mag-szinten

Azokon a magvakon, amelyekben voltak bruchida fejlődési stádiumok (4773 mag), átlagban 1,45 LBNy volt számolható. Bár akár 15 LBNy is előfordult egyetlen magon, a fertőzött magvak 38,11 %-a egyetlen, 26,49 %-a kettő, 14,77 %-a három, 16,61 %-a négy-hét, és 1,91 %-a 8-15 LBNy-el rendelkezett (5.5 táblázat).

#### Aggregáció, asszociáció és perzisztencia analízis

Összesen 802 racémet vettünk figyelembe. Azokon, amelyekből nem kelt bruchida, átlagosan  $4,0 \pm 2,5$  (átlag  $\pm$  SD) termés/racém volt található. Imágók keltek 322 recémből (885 *Bu. venustus* és 495 *Bu. lib.\**). Ezekon  $3,6 \pm 2,4$  termés/racém volt. Az aggregációs index negatív volt:  $J_{ven} = -0,24$  és  $J_{lib.*} = -0,22$ , amely a bruchidák racémek közötti fertőzésének negatív binomiális eloszlását mutatja, azaz nincs aggregáció. Az asszociáció-index *Bu. venustus* és *Bu. lib.\** között pozitívnak mutatkozott:  $C_{ven,lib.*} = 0,15$ , mely nem jelöl forrás szegregációval kapcsolatos interakciót. A perzisztencia-index nagyobb volt, mint 1 ( $T_{ven,lib.*} = 1,47$ , ha *Bu. lib.\** a *Bu. venustus* hatása alatt van, és 1,51, ha fordított a helyzet) vagyis az együtt-előfordulás nem stabil.

### 5.1.3 Tárgyalás

A klasszikus kompetíciós elmélet szerint ugyanannak a forrásnak a hasznosítása több fogyasztó által lehetséges, ha az egyedek forrás-alegységekre specializálódnak, vagy a forrás szuperabundáns. A *Vicia*-fajok általában, és specifikusan a *V. tenuifolia* forrásként való hasznosítására vonatkozóan kapott adataink megerősítik, hogy a bruchidák nem rendelkeznek olyan szembetűnő tulajdonsággal, amely a verseny elkerülésével lenne kapcsolatos. Inkább úgy tűnik, hogy a pre-DMP-k a *Vicia*-fajokon alacsony denzitásban fordulnak elő, míg a forrás meglehetősen abundáns. Specializáció a kompartmentalizált táplálékegységek (magok) használatában limitált lehet, mert más MP-k, amelyek hasonló módon használják ugyanezeket a forrásokat, egyáltalán nem veszik figyelembe, hogy egy adott forrás egység foglalt-e vagy sem. Azonban, ahogy az kiderült az adatokból, a különféle MP-k együtt-előfordulása nem túl gyakori ugyanabban a termésben, ill. az endofág bruchidák és az ektofág ormányosbogár és lepkehernyók mozgékonyasága közötti különbség is valószínűleg segít az interferencia típusú kapcsolatok elkerülésében.

A bruchidákkal kapcsolatosan nincs egyetlen egy példa sem az irodalomban természetes populációkkal végzett kísérletes munkára. A pre-DMP-kkel foglalkozó 84 közleményből mindössze 16 említette egyáltalán a versenyt. Valamennyi korrelatív alapokon végzett (eloszlási adatokat gyűjtő) közlemény volt, melyek közül 6 tartotta a versenyt valószínűnek a bruchidák között (Johnson & Slobodchikoff 1979, Traveset 1991, Siemens & Johnson 1992, Hauser 1994, Mucunguzi 1995, Impson *et al.* 1999), és további kettő (Parnell 1966, Ernst *et al.* 1989) bruchidák és más taxonok között. Az irodalom szerint tehát a verseny nem gyakori jelenség.

Minél gyakoribb a heterospecifikus egyedek között a kölcsönhatás, annál nagyobb a valószínűsége a versenynek (Vermeij 1994). A kölcsönhatás gyakorisága, másfelől, a forráshasználat mértékétől és a heterospecifikus egyedek tér-időbeli együtt-előfordulásától függ. A *V. tenuifolia* esetében elsősorban a bruchida adultok találkozására, pl. a nőtények tojásrakása ugyanarra a termésre, de több L1 jelenléte ugyanabban a termésben és a magba befúrás is, növeli a kölcsönhatások lehetőségét.

#### A forrás hasznosításának mértéke

A *V. tenuifolia* és a *V. cracca* egy sor olyan sajátossággal rendelkezik, amely csökkentheti a bruchidák forráshasznosításának mértékét: [1] A magprodukciónak extrém variációja a különböző években (mindkét faj „masting” jelenséget mutathat). [2] A nőtények a még zöld és lapos termésekre raknak tojásokat. Ezt követően (de nem bizonyítottan emiatt) a növény >46 %-ban elrűg terméseket, jelentős tojás és már befűrt L1 mortalitást okozva ezzel. [3] A kikelő L1 átfúrva a terméshatárt, belép egy magba, amely vagy teljes méretűre nő, vagy sem. A fejletlen magvak a befűrt L1-k 10,48 %-ának teszik lehetővé az imágóvá fejlődést, összehasonlítva a teljes méretűre növekedő magokkal, ahol ez 48,79 %. Ez azt jelenti, hogy csaknem 4/5-nyi elpusztul az előbbieken. [4] A belső terméshatár meglehetősen ellenálló az L1-k áthaladásával szemben, ami onnan látható, hogy gyakran találhatók a falban való rövidebb-hosszabb aknázás után elpusztult lárvák. Ha ezek az egyedek mégis átjutnak, jó esélyük van arra, hogy a termés üregében pusztuljanak el, mert az energiaforrásaik akkorra kimerülhetnek. A fentieket figyelembe véve, ezek a növényi tulajdonságok populáció csökkentő hatásúak és mérséklék a források felhasználását. Ugyanakkor a növény a termés elrűgással csökkenti a potenciális források mennyiségét is. Arra nézve nincsenek pontos adatok, hogy a kiindulási állapotokhoz képest mekkora a változás.

Lehetséges, hogy – részben legalább – a fent leírtak eredményeként, a forráskihasználás a *V. tenuifolia*-ban viszonylag alacsony volt. Mértéke csökkent a forráskoncentráció növekedésével: a mintákban a bruchida fejlődési stádiumok 100 %-ban, a racémekben 71,22 %-ban, a termésekben 47,26 %-ban és a magvakban 11,53 %-ban voltak jelen (valamennyi típusú magot beleszámítva). Valamennyi fejlődési stádiumot tekintve, a termések 53 %-a nem volt fertőzött (5.4 ábra), adultok pedig nem keltek a termések 72 %-ából (5.5 táblázat). A nőtények a termések 72 %-ára raktak tojásokat, de csak egy tojást ezek 28 %-ára. Nagyjából a termésbe lépő L1-k 1/6-a fejlődik adulttá. Ez megmagyarázza, hogy miért 0,28 az átlagos adult kelés termékenként, bár az átlagos félig vagy teljesen fejlett magvak száma termékenként 1,62 (min.-max.: 0-9), vagyis a rendelkezésre álló forrás elegendő lenne kb. 6x több imágó kifejlődéséhez. Úgy látszik, hogy termés szinten is, ahol a térbeli kényszerek erőteljesen elősegítik a versengő egyedek találkozását, a forrás messze nem limitált.

#### A másfajú egyedek koegzisztenciája

Adataink azt jelzik, hogy az interspecifikus találkozások valószínűsége nagyon variábilis és általában alacsony valamennyi forráskoncentráció-szint mellett. Valamennyi mintában volt

bruchida fejlődési stádium, 34,78 %-ból azonban vagy csak *Bu. venustus* vagy csak *Bu. lib.\** fordult elő, eleve kizárva minden versenyt ezen a szinten. Ami a racém-szintet illeti, 71 %-ban voltak jelen bruchida fejlődési alakok. Ugyanakkor az egyedi racémek fertőzöttsége egyenetlen volt. Míg néhány termés túlfertőzött volt, mások teljesen mentesek maradtak. Az aggregációs index nem jelzett abundancia növekedést egyik bruchida fajnál sem, a térbeli eloszlás véletlenhez közeli volt racém-szinten. Bár aggregált eloszlás mutatkozott, ez mégsem volt akkora negatív intraspecifikus hatás, ami a stabil koegzisztencia feltétele lenne (Varley *et al.* 1973). A koegzisztencia index pozitív asszociációt mutatott, vagyis a *Bu. venustus* és *Bu. lib.\** numerikus növekedése párhuzamos volt. Ezt a két faj tojás-eloszlása is megerősítette (5.3 ábra). Mivel a *V. tenuifolia* az egyetlen elfogadható gazdanövény ebben az időben, az összekapcsolt populációváltozás várható volt. A magvak rendkívül limitált diszkrét források és a bruchida lárvák nem képesek a magvakat elhagyni, emiatt a forrásfelosztás szó szerinti értelemben sem játszik szerepet. Azon esetekben, amikor a termésekre túlságosan sok tojás kerül (5.2 és 5.3 ábrák), az intraspecifikus kölcsönhatás (kannibalizmus) csökkenti a faj-szintű kapcsolatok lehetőségét. A *Bu. venustus* és *Bu. lib.\** által lerakott tojások száma közötti pozitív viszony racém-szinten azt jelzi, hogy a heterospecifikus nőstények nem befolyásolják egymást tojásrakáskor. A bruchida által fertőzött magvak számának növekedése/racém a racémenkénti termésszám növekedése függvényében (5.1 ábra) azt mutatta, hogy a tojásrakás mértéke független a racém-mérettől, valamint, hogy tojásrakás után termés elrűgás volt és nem volt forrás limitáció.

A verseny elkerülésének egyik lehetősége lenne a tojásrakás idején tojásrakás-gátló feromonok használata a bruchida nőstények által, amelyeknek esetleg egyaránt lenne intra- és interspecifikus hatása. Bár ilyen (Nufio & Papaj 2001), illetve az egyenletesebb forráshasználatra ösztönző hatások ismertek (Szentesi 1981, lásd a 2. részt), az a tény, hogy a nőstények, faji hovatartozástól függetlenül és egyidejűleg, a magvak számához képest aránytalanul sok tojást raknak egy termésre (más fajoknál Bashar *et al.* 1987), nem valószínűsíti az ilyen anyagok használatát. Egy másik lehetőség szegregálódás kisebb magméretek használatával. Ennek valószínűsége két okból is nagyon alacsony. Az egyik az, hogy a még zöld termésekbe lévő meglehetősen egyforma méretű magkezdeményekre nézve nem ismerünk semmiféle preferenciát a nőstény részéről, bár a kikelés után mért testméret eloszlások (Szentesi & Jermy 1995, lásd a 6. részt) akár erre is lehetőséget adnának. A másik pedig, hogy egy altruisztikus magatartás ilyen körülmények között nem várható, a faj „érdekeivel” ellentétes lenne, mert valószínű, hogy a nagyobb magvakban fejlődő nőstények nagyobb fekunditással rendelkeznek.

Termés-szinten a lárvabefűrésok átlagos száma (LBNy), melyekből egyetlen adult fejlődött, több mint kétszerese volt azoknak, amelyekben mindkét faj jelen volt, összehasonlítva azzal, amiben csak az egyik. Ez esetleg interspecifikus versenyre utal, de inkább azzal van összefüggésben, hogy kb. 2x több LBNy volt azokon a terméseken, ahol mindkét faj előfordult (5.4 táblázat). A *Bu. venustus* és *Bu. lib.\** imágók által lerakott fertilis tojások aránya 1 : 0,58 volt. A *Bu. venustus* dominanciája azonban valószínűleg nem a faj erősebb versenyképességéből ered, hanem két faj populáció denzitás különbségének következménye. Csak *Bu. venustus*-tól származó LBNy-ok 536 termésen fordultak elő, csak *Bu. lib.\** LBNy-ek 184 termésen, ami 2,91 arány (5.4 táblázat).

Azok a termések, ahol mindkét faj rakott tojásokat és több mint egy adult kelt ki ugyanabból a fajból, azt mutatták, hogy a nőstények kölcsönösen zavarják egymás viselkedését. Ugyanakkor a tojásszámokban mutatkozó pozitív korreláció (5.3 ábra) alapján ez nem valószínű. Egyetlen bruchida faj jelenléte a minták kb. 35 %-ában nem a verseny kizáró hatásának, hanem inkább helyi ökológiai tényezők időbeli változásának eredménye (Holt & Barfield 2003).

Feltételezéseink szerint az intraspecifikus verseny nagy jelentőségű mindkét faj esetében. Ez jelentkezik a termésfalon való átjutáskor is, de különösen erőteljes lehet az L1-ek esetében a magvakba való befűráskor, ill. azokon belül. Számításaink szerint az L1-ek 27 %-a vett részt intraspecifikus versenyben.

Természetesen felvethető, hogy miért kellene egyetlen tényező, a forrás mennyisége, alapján a niche szegregáció egyértelmű jeleit elvárni. Lehetséges, hogy a fent leírt körülmények között is verseny-jellegű viszony alakuljon ki, melynek egyik tényezője a fajok szintjén aszimmetrikusan megvalósuló parazitoid-nyomás. Azaz indirekt hatások eredményeként az apparens verseny jelentkezik. Erről csak úgy bizonyosodhatunk meg, ha megvizsgáljuk, hogy a parazitoidok tevékenysége denzitás-függő hatások eredménye-e. Az 1990-es évek közepétől egyre gyakrabban mutatták ki, hogy parazitoidok denzitás-független módon, donor-kontrollált rendszerben tevékenykednek. Hawkins (1992) úgy találta, hogy a vizsgált esetek mintegy 50 %-a ilyen volt.

Az összes *Vicia* tekintetében a parazitáltsági szintek rendkívül változatosak, 0-94 % között változtak. Tizenkét *Vicia* és 2 más (*Laburnum* és *Amorpha*) fajt belefoglalva készült elemzés (5.5 ábra) inverz denzitás-függést mutat: a teljes bruchida fertőzés és a teljes parazitoid előfordulás között negatív viszony van.

## 5.2 Táplálkozási hálózat és guild-analízis

### Bevezetés

Az Elton (1927), Lindeman (1942) és Hairston *et al.* (1960) által közvetített közösség ökológiai szemléletben összegyűlt ellentmondások és az új eredményekből levonható következtetések összehangolására tett kísérletek egyik legjelentősebbike Polis & Strong (1996) kritikai munkája, mely egy rendkívül dinamikus képet vázol fel a táplálkozási hálózatokról. A fontos modellezési megközelítést kiegészítendő, nagy szükség van további és hangsúlyozottan kellő részletességgel felbontott hálózatok leírására. Manapság már nem olyan ritkák a  $10^5$  nagyságrendű tagot számláló táplálkozási hálózatok, amelyek kísérletes vizsgálata viszont lehetetlenség. Emiatt is korlátozódnak a kísérletes munkák, un. *interakciós* hálózatokra (Polis & Winemiller 1996), olyan kisebb egységekre, modulokra, melyekben funkcionális szempontból – az előzetes ismeretek alapján kijelölt – leglényegesebb hálózati elemek kapcsolata, szerepe kerül csak vizsgálatra.

Szintén a nagyméretű hálózatok vizsgálati nehézségei által indukált szempontok irányítják a kutatók figyelmét a közösségek kisebb méretű, önszerveződő egységeire, a *guildekre*. A guildben, a rooti definíció értelmében (Root 1973) az azonos forrást hasonló módon használó fajok szerveződnek. Az elmúlt évtizedekben ez a fogalom is a félreértelmezések széles skáláján szerepelt (Terborgh & Robinson 1986, Hawkins & MacMahon 1989), többek között viták zajlottak a funkcionális csoport és guild viszonyáról [lásd Blondel (2003) áttekintését], a guildek határainak objektív kijelöléséről (Jaksić & Medel 1990) és, nem utolsósorban, a máig nyugvópont közelébe sem jutott közösségi összeszerelési szabályokról (assembly rules, Weiher & Keddy 1999), melyek a fajok guildekbe és a guildek közösségbe szerveződését írják le. Ezek a területek azért fontosak számunkra, mert a korábban tárgyalt forrásverseny problémáját

közvetlenül bevonják a közösség ökológia témakörébe, hiszen *per definitionem*, de a tapasztalatok alapján is, leginkább a guildeken belül várhatunk versenykapcsolatokat.

Ilyen meggondolások alapján került sor egy, a *Laburnum anagyroides*-en található, pre-DMP fajt is tartalmazó interakciós hálózat, valamint egy, a *Vicia tenuifolia*-hoz kötődő pre-DMP guilden belül feltételezhető forrásverseny vizsgálatára.

### 5.2.1 Az aranyeső (*Laburnum anagyroides*) alkaloidjainak sorsa a közösségben

A tárgyalás alapjául szolgál:

Szentesi, Á. & M. Wink. 1991. Fate of quinolizidine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* and associated organisms. *Journal of Chemical Ecology* 17, 1557-1573.

c. munkája.

#### Bevezetés és célkitűzések

A közösség szerkezetét befolyásoló fontos tényezők (predáció, verseny, inváziós jelenségek, fajvesztés stb.) mellett a növényi másodlagos metabolizmus szintjén keletkező vegyületek befolyásoló hatása is jelentős (Price *et al.* 1980). A herbivorok közvetlenül kerülnek kapcsolatba a növény speciális anyagaival, és attól függően, hogy adaptált vagy nem adaptált szervezetekről van szó, a vegyületek további sorsa eltérő lehet. A nagytestű növényevők szimbioták segítségével közömbösítik őket, a rovar herbivorok viszont elkerülésükre és felhasználásukra nézve a lehetőségek széles spektrumát mutatják (Szentesi 1990). A szervezetbe került anyagok a tárolás, kiválasztás és metabolizáció útjára juthatnak. A tárolási folyamat lehet passzív vagy energiaigénylő folyamat. A passzív változatban a táplálkozás során a testbe jutott anyagok mintegy telítik azt és, bizonyos szint jelenléte mellett, folyamatosan ki is ürül az illető anyag. A szervezetben való állandó jelenléte védelmet kölcsönözhet a hordozója számára. Nem ritka az olyan táplálkozási lánc, amelyben egy a primer producensben termelődő jellegzetes anyag a lánc minden tagjába, sőt még az azokkal kapcsolatban lévő elemekbe is átjut.

Egy ilyen táplálkozási láncot vizsgáltunk egy kiváló német szerves kémikus és alkaloid-kutatóval annak tisztázására, hogy a *L. anagyroides*-ben nagy mennyiségben és változatosságban előforduló kinolizidin alkaloidok (KA) a növényre épülő fogyasztói szintbe és azok fogyasztóiba is, milyen minőségben és mennyiségben jutnak át. Ez a munka szorosan kapcsolódik további közösség ökológiai kutatáshoz (5.2.2 rész) is, amelyben jelentős szerep jut a KA-knak az események magyarázatában. Ez egyike az első ilyen jellegű, egy viszonylag teljes táplálkozási láncra kiterjedő kutatásoknak. A munka másik célja az volt, hogy választ kapjunk arra, vajon a magpredátor bejutását követően a növény változtat-e a magvakba juttatott másodlagos anyagok allokációján? Így azt várhatnánk, hogy a növény esetleg növeli a KA-k mennyiségét abban a magban, amelyben lárva fejlődik, ezáltal csökkentve annak túlélési esélyeit. Emiatt a magpredátor lárvával fertőzött *Laburnum*-magvak KA tartalmát is megvizsgáltuk.

A KA-k jellegzetes másodlagos növényi anyagok a Leguminosae család több tribuszában, de különösen a Genisteae tribusz növényfajaira jellemzőek (Kinghorn & Balandrin 1984, Waller & Nowacki 1978, Wink 1984a,b,c, 1985, Wink & Römer 1986). Ismeretes, hogy a gazdaállat által felvett növény-eredetű anyagok egy része, pl. pirrolizidin alkaloidok, átjutnak a parazitoidjába is (Benn *et al.* 1979). A *L. anagyroides*-re épülő táplálkozási lánc két rovar herbivorját (a pre-DMP *Bruchidius villosus*-t és az *Aphis cytisorum*-ot), ezek parazitoidjait, azonban ezek közül csak a magpredátorhoz kötődőket [a gyilkosfűrkész *T. thoracicus* és közelebről nem ismert fémfűrkész fajokat (Chalcidoidea)], valamint a levéltetveket látogató, azok ürülékét elfogyasztó hangyafajokat (*Lasius niger*, *Formica rufibarbis* és *F. cunicularia*) vizsgáltuk. Természetesen a

növény majdnem minden részéből is mintákat vettünk különböző időpontokban, hogy ezek KA-tartalma a herbivorok jelenlétével korreláltható legyen.

A mintákat, a szedési időpontokat és a talált KA-féleségek mennyiségi adatait a herbivorokban és a velük kapcsolatban lévő fajokban lásd Szentesi & Wink (1991) 1. és 2. táblázatában. Ezen a helyen csak a változások jellegét ismertetem.

#### A kémiai analízis eredményei

Az eredmények azt mutatták, hogy a KA-k a táplálkozási lánc valamennyi tagjában jelen voltak. A növény és a rovar minták hasonló KA mintázatot mutattak. Négy KA alkaloidot sikerült kimutatni mérhető mennyiségben: citizin, N-metil-citizin, 5,6-dehidrolupandin és anagirin. A szezonális változások közepette a citizin maradt domináló szinte valamennyi növényi részben. A magvakban 96 %-ban citizin volt a legnagyobb mennyiségben. Míg a *Bi. villosus*-ban és parazitoidjában, a *T. thoracicus*-ban a citizin volt kimutatható, addig egy másik parazitoid mintában az N-metil-citizin mennyisége is jelentős volt.

A növényben erőteljes szezonális trend mutatkozott a KA-k mennyiségében (5.6 ábra). Májusban, amely a magpredátor tojásrakásának és a levéltetvek megtelepedésének kezdete, a reproduktív szervek, először a virágok és a virágzat tengely, majd a friss termések mutattak maximumot. Mivel a termések megjelenése folyamatos, ezért ez a tendencia egy ideig megmaradt. Közben a hajtások és levelek fokozatosan elvesztették korábbi magas KA tartalmukat. Ezzel szemben júliusban, amikor a lárvafejlődés zajlik, a termésekben folyamatosan kb. 1 mg KA/g növényi száraz anyag tartalom volt. Augusztus végén-szeptemberben, a termések felnyílásának idején, az érett magvak KA tartalma igen magas volt: 9-23 mg/g sz.a. Bár a maghéj is tartalmazott KA-t, az endospermium ennek 4-5-szörösét (5.7 ábra).

A bruchida a környező növényi szövetekhez képest, amelyben él, jelentősen kevesebb KA-t tartalmazott. Ezzel ellentétesen a levéltetvekben az alkaloid tartalom kb. 10x magasabb volt, mint a növényi szövetekben és a növény szezonális változásai szerint is alakult. A hangyafajokban és a parazitoidokban egyaránt, bár jelentősen alacsonyabb szinten, mint a herbivorokban vagy a növényekben, de kimutatható mennyiségű KA volt. A növény nem szállít több KA-t a bruchida lárva által fogyasztott magba. A kontroll és fertőzött mag endospermiumának KA tartalma ugyanolyan volt. Ellenben a bruchida lárva ürülékének KA tartalma igen magasnak bizonyult.



## 5.2.2 A *Bruchidius villosus* – *Aphis cytisorum* interakciós hálózat vizsgálata az aranyesőn (*Laburnum anagyroides*)

A tárgyalás alapjául szolgál:

Szentesi, Á. Aphid infestation supports increased bruchid population and parasitoid load on *Laburnum anagyroides* (Leguminosae): experimental manipulation of an aphid – ant, seed predator – parasitoid community module.

c. kézirat.



### Bevezetés és célkitűzések

A tápnövények számtalan direkt és indirekt kapcsolatban vannak rovar herbivorjaikkal és azoknak természetes ellenségeivel (Masters & Brown 1997). Nem csak a herbivorok növényen belüli tér-időbeli elkülönülése, hanem a főbb másodlagos növényi anyagok (Jones & Lawton 1991), a növény klonális fenotípusa (Fritz *et al.* 1987), vagy genetikai különbségek (Fritz & Price 1988) lényegesen befolyásolja a közösség szerkezetét. Ez a megközelítés, amellyel, hogy elismeri a környezeti variabilitást, a növényi minőség jelentőségét hangsúlyozza a verseny tradicionális közösség szerkezetet formáló hatása ellenében. Mivel a herbivor rovarok képesek változásokat indukálni a növényben a forrás elérhetőség befolyásolásával vagy a rezisztenciára fordított vegyületek mennyiségének megnövelésével, az ilyen jellegű indirekt hatások fontosak lehetnek (Ohgushi 2005).

A levéltetvek gyakori résztvevői a multitrofikus vizsgálatoknak és kritikus tényezők a rovarközösségekben, nem csak azért, mert a növényekre gyakorolt hatásuk igen lényeges lehet, hanem azért is, mert mutualisták és természetes ellenségek által befolyásolják a közösség összetételét (Stadler & Dixon 2005). A hangyákkal kialakított obligát és fakultatív viszonyaik hatással vannak a herbivorokra gyakorolt ragadozó és parazitoid aktivitásra. Több vizsgálat támogatja azt a felfogást, hogy a levéltetveket látogató hangyák megzavarják a herbivor fajok magatartását (pl. a tojásrakást) és/vagy csökkentik a populáció méretüket (Inouye & Taylor 1979, Messina 1981, Compton & Robertson 1988, Fagundes *et al.* 2005), a hatás természetesen függ a levéltetű kolónia méretétől. A hangyák védelmi viselkedése ugyanakkor elősegíti, hogy a herbivor még súlyosabb hatást gyakoroljon a növény fitniszére (Floate & Whitham 1994, Renault *et al.* 2005). A herbivorok természetes ellenségeinek beiktatása a tanulmányozott közösségi alegységbe, amelyben már az előbb említett résztvevők jelen vannak, lényeges további változásokkal jár, és következményei vannak a növényi fitniszre. Az agresszivitás fokától függően, a hangyák sikeresen elüldözik a gondozott levéltetvek parazitoidjait és további jelenlévő herbivorokat (Fritz 1983, Cruisinger & Sanders 2005). Ilyen módon, nem csak indirekt módon növelik a növény sérülésének a mértékét, de a növényen táplálkozó herbivor fajokat is a forrásverseny irányába szorítják.

A mérsékelt égövi évelő fás-szárú Leguminosae-fajok a Genisteeae tribuszban rendszerint a következő összetételű pre-DMP guilddel rendelkeznek: egy-két *Bruchidius*-faj, 2-5 különböző mértékben specializált ormányosbogár faj az *Exapion*, *Oxystoma*, *Tychius* vagy más génezokból, és néhány lepkefaj a *Cydia*, *Etiella*, *Coleophora*, *Syncopacma* vagy más génezokból, melyek többé-kevésbé egyidejűleg vannak jelen a növényeken (Szentesi & Jermy 2003, Szentesi *et al.* 2006). Levéltetvek (*Aphis*, *Acyrtosiphon* fajok) és levéltetű-kolóniákat látogató hangyafajok (*Lasius* és *Formica* fajok) szintén gyakoriak. További termés és magfogyasztó csoportokat Heteroptera-fajok és gubacsképző légyfajok alkothatnak, melyek hatását a növényre nehéz kvantitatíve meghatározni. A herbivorok közösségét kiegészíthetik

olyan szívó és rágó szájszervű fajok (pl. aknázó molyok), melyek hatása nem kapcsolódik közvetlenül a reproduktív szervekhez, közvetve viszont ez lehetséges. A pre-DMP fajok ritkán befolyásolják a növényi performanciát és fitniszt önmagukban, hatásuk rendszerint más herbivorokkal együtt jelenik meg. Fitnisz indikátorként általában a magprodukción és mag túlélésen mérjük, bár ezek igazából csak fitnisz komponensek, melyek csere-viszonyban lehetnek más komponensekkel, melyek a herbivorokat eltérő módon befolyásolják (Strauss & Irwin 2004). A fitniszre gyakorolt hatás mérése különösen a hosszú életű évelő növényfajok esetében igényel bonyolult eljárást, mely sok tényezőt vesz figyelembe, és egy ún. tranzíciós mátrix analízist alkalmaz (Ehrlén 2002).

A jelenlegi beszámoló a *L. anagyroides*-en megtalálható multitrofikus viszony leírására és kísérletes befolyásolása eredményeként bekövetkezett változások kimutatására vállalkozik. Az interakciós hálózat, amelyben az egész közösség működése szempontjából legfontosabb résztvevők találhatók, a következő elemeket tartalmazza: a növény (*L. anagyroides*), két herbivor faj, a zanótsziszik (*Bi. villosus*) és a zanót levéltetű (*Aphis cytisorum*), és az utóbbi kettővel kapcsolatban lévő fajok, azaz a zanótsziszik parazitoidjai és a levéltetűekkel mutualisztikus viszonyban lévő hangya-fajok. Ez az alhálózat néhány ismert direkt és még csak hipotetikus jellegű indirekt kapcsolattal rendelkezik. A direkt kölcsönhatásokat vizsgálva azt az általános jellegű kérdést tettem fel, hogy a levéltetű jelenléte befolyásolja-e a *Bi. villosus* túlélését? A következő konkrét hipotéziseket teszteltem: a levéltetűk és hangyák fizikai jelenléte befolyásolja (1) a pre-DMP tojásrakását, (2) a tojásparazitoidok (*Trichogramma*, *Uscana*), gyilkosfűrészke és fémfűrészke tevékenységét. A növekedő levéltetű kolóniák hatással vannak (3) a növény virágzatokba és termésfürtökbe irányuló tápanyag allokációira, ezáltal az egyik növényi fitnisz komponensre, a magtömegre, (4) a pre-DMP lárvafejlődésére azáltal, hogy levéltetűekkel kell versenyezniük a táplálékért, és (5) a pre-DMP lárvális és báb parazitáltságának a mértékére a fizikai borítás és az őket látogató hangyák által, mert mindkettő a fejlődő stádiumokhoz való hozzáférést befolyásolja.

### 5.2.2.1 Anyagok és módszerek

A pre-DMP részletes bionómiájához lásd Szentesi (2006) munkáját. A jelenlegi tudás alapján megrajzolható interakciós hálózatot az 5.8 ábra mutatja.

#### A vizsgált közösség

Az aranyeső, *L. anagyroides* (Fabaceae, Genisteae), Közép-Európában endemikus évelő bokor/kisebb fa, száraz erdőszéleken, meszes talajon viszonylag gyakori (Soó 1966), továbbá dísznövény is. A nagy virágokat csak poszméhek képesek beporozni, bár a pre-DMP maga is megtalálható bennük, amit pollenfogyasztásával magyarázhatunk. A fiatal termések pillásak, később csupaszok, éréskor világossárgák. A termés csak lassan nyílik fel, a magvak folyamatosan hullanak ki (lombkorona-magbank). A növény jellegzetes kémiai anyagai a kinolizidin alkaloidok (Wink *et al.* 1983, Wink 1984a, Szentesi & Wink 1991 és mások).

A zanótsziszik, *Bi. villosus* (Chrysomelidae, Bruchinae), az endofág szub-guild és a zöld-termés guild tagja (Szentesi & Jermy 1995). A *Bruchidius* génusz többi tagjához képest szélesebben oligofág, mert Magyarországon 9, a Genisteae tribuszba tartozó növényfajból neveltük (Jermy & Szentesi 2003), a legújabb adatok azonban jóval 20 fölé helyezik ezt a számot (Sheppard *et al.* 2006, Haines *et al.* 2007). A tojásokat a 2 cm-nél hosszabb termésekre rakja júniusban. A bogarak egy része, a termések felnyílási üteme szerint, már augusztusban elhagyja a magvakat.

A zanót levéltetű, *Aphis cytisorum* Hart. (Homoptera, Aphididae) fertőzés tojásokból indul, amit a nőtények a törzs alsó részeire raknak. A kolóniák először a fiatal hajtások végét, a levélgyeleteket foglalják el, majd a virágzást követően szétterjednek a virágzatok irányába, ill. ezeken maradnak a termésfejlődés ideje alatt is. A nagyon korai és súlyos fertőzés megakadályozhatja a termésfejlődést. A termésformálódás kezdete után jelentkező levéltetű fertőzés különböző formákat és fokozatokat ölthet: először, különböző hosszon, a virágzat-tengely kerül elfoglalásra. Közben a levéltetvek az egyedi virágkocsányokra, majd a kolónia további terjeszkedésekor a fiatal és idősebb termésekre is átmennek. Súlyos fertőzés esetén a egyes fejlődési állapotú termésfürtöt egészen beborítják a levéltetvek, a kevésbé fejlett termések elpusztulnak, az idősebbek és bennük a magpredátor is, túlélnek. Közben a kolóniák kiterjedése miatt a hangyák látogatása diffúzzá válik és képtelenek a mézharmatot elszállítani, ami a vedlett bőrökkel, elpusztult egyedekkel vastag rétegben boríthatja a terméseket, a környező leveleket, hajtásokat. A megtelepedő mikroszkopikus gombák feketére színezik a termésfürtöket és a növény egy részét.

A *Bi. villosus* parazitoidjai a gyilkosfűrész (Hymenoptera, Braconidae) és fémfűrész (Hymenoptera, Chalcidoidea) taxonokból kerülnek ki (Medvedeva 1978, de Luca 1970, 1977, Parnell 1964). Leggyakoribbak az endoparazitoid *Triaspis thoracicus* (Papp J., személyes közlés), amely az első és az ektoparazitoid *Dinarmus acutus* (Pteromalidae) és *Eupelmus urozonus* (Eupelmidae) (Thuróczy Cs., személyes közlés), mely a másodikba tartozik. Tojás parazitoidjai a *Trichogramma* és *Uscana* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) génuszok fajai (Steffan 1981). A parazitoidok tojásrakási magatartása igen fontos a munka szempontjából. Irodalmi adatok alapján tudjuk, hogy az endoparazitoid gyilkosfűrész *Triaspis*-fajok (Braconidae) a *Bi. villosus* tojásaiba rakják tojásaikat (Parnell 1964, Charlet 2002). A parazitoid lárva az L1-es bruchida lárvával együtt hatol be a magba. Hasonlóan jár el egy fémfűrész *Tetrastychus* faj is (Leong & Dickason 1975). Tehát ez és a *Triaspis*-fajok a bruchida tojásrakásakor tevékenykednek, nagyjából egy időben a tojásparazitoid *Trichogramma*- és *Uscana*-fajokkal. Az ektoparazitoid *Dinarmus* (esetleg más Chalcidoidea-fajok, erről pontos ismeretek nincsenek) viszont a termésfalat fúrja át és helyezi tojásait a *Bi. villosus* lárvákra vagy bábokra (Leong & Dickason 1975). Érthető módon mindkét csoportot jelentősen érinti a levéltetű-fertőzés mértéke, mivel a levéltetű-bevonat fizikai, és a jelenlévő hangyák zavaró hatása megakadályozhatja a tojásrakást. Az igen korai levéltetű fertőzés a *Triaspis*- és tojásparazitoid fajokat, a súlyos főként a *Dinarmus*-t érinti.

A hangyák nem obligát kísérői az *A. cytisorum* levéltetűnek. Opportunista és alkalmi látogatók. Leggyakoribb a *Lasius niger* volt a vizsgált területen. Láthatóan egyedszám limitáltak voltak, mert a levéltetvek fán való szétterjedése után, ami súlyosabb fertőzéskor következett be, csökkent a levéltetű kolóniákra eső látogatási gyakoriságuk.

#### A kísérleti terv és elrendezés

A megfigyelések és mintavételek 1997-2005 között folytak, kísérletekre azonban csak 1999-2003 között került sor. A hely jellemzését lásd a 4.2.1 pontban. Hat *L. anagyroides* fa (kb. 10 évesek) állt rendelkezésre 5 km távolságon belül. Valamennyi több-törzsű, 2-4 m magas és 2-3 m széles, min. 100-500 termésfürtöt produkált évente. Valamennyin előfordult levéltetű, vagy ha nem, akkor fertőzött fáról telepítettem át. A kísérleti beavatkozás általában a virágzás végén indult (május 2.-3. hete). Ezután a céltől függően, hetente, ill. kéthetente történt leolvasás, ellenőrzés, kezelés megújítása stb. A kísérlet augusztus végéig tartott, amikor az érett termésfürtök leszedésre, majd papírzacskókba kerültek a későbbi kiértékelésig.

Minden beavatkozás termésfürt-szinten zajlott, amit kísérleti és növényi fitnisz egységként tekintettem. Ennek oka az, hogy minden lényeges esemény a magpredátor, a levéltetű és a velük asszociálódott szervezetek részéről ezen a szinten zajlott. A növény által termelt kinolizidin alkaloidok transzportálása és kvantitatív változásai is ezt a növényi részt érintik legintenzívebben (5.2.1 rész). A növényi tápanyag allokációs mintázat is ezen a szinten érhető tetten, pl. a termések mérete és a magvak tömege mutat erre. A magpredátor a magban, a levéltetű a tápanyaggal legjobban ellátott növényi szövetben „érdekelt”, a parazitoidok és hangyák pedig azokon a helyeken található meg, melyeken az előbbiek koncentráltan fordulnak elő. Továbbá, a herbivorok növényre gyakorolt hatása is ezen a szinten a legszembetűnőbb. Amennyiben súlyos a levéltetű-hatás, nem fejlődik termésfürt, ill. a magvak nem lesznek megfelelő méretűek a magpredátor számára, és a növényi fitnisz is jelentősen csökkenhet.

A kísérlet logikája a kizárásos kezelés volt. A 5.6 táblázat mutatja a 4 résztvevő kombinációjából adódó 16 variációs lehetőséget. Ezek 50 %-a azonban technikailag nem végrehajtható vagy logikailag értelmetlen (nonszensz) volt (7-8, 10-13 sz. kezelések). Ez természetesen kihatással volt a statisztikai értékelésre (lásd ott).

#### Az alkalmazott módszerek

(1) *Kizárás izolátorokkal.* Ezek sűrű szövésű szövetből készült cső-alakú, két végükön nyitott és a temésfürtre ráhúzható hálók voltak, melyek egyik végét a hajtásvégen rögzítettem, a másikat elkötöttem. Sem levéltetű, sem parazitoid sem más rovar nem fért a hálóban lévő növényi részhez. Ezzel a módszerrel a bruchidák (A kezelés), a levéltetvek (B), vagy mindkettő (C) parazitoidjait, vagy éppen a herbivorokat (H) kizártam, hogy a növényi válaszokat (terméshossz, magszám, magtömeg) mérhessem, illetve a herbivorok parazitoidok nélküli túlélését vizsgálhassam. Kémiai szerek alkalmazása a kizárásra azért nem lett volna ajánlatos, mert a meglehetősen diverz közösség tagjainak feltehetően eltérő válaszaikról, szermaradványok hatásáról nem volt előzetes ismeretem és a kezelés e módja technikai szempontból sem volt biztonságos (elsodródás). Ugyanakkor a szövet izolátorokban egyéb problémák jelentkeztek, pl. a nagyobb mértékű felmelegedés a környező nem izolált fürtökhöz képest. Ennek ellenőrzésére a hőmérsékletet folyamatosan mértem adatrögzítővel (Onset Computer Co.) izolátoron belül és kívül. Két év adatai alapján (május 15.-augusztus 31. között, óránkénti mérés), az izolátorban mért hőmérséklet 10 és 15 óra között, átlagosan 5 C fokkal volt magasabb a kinti hőmérséklethez képest.

(2) *Kizárás ragadós felületekkel.* Ez a kezelés „sétáló” rovarok, a hangyák (E), levéltetvek (F), mindkettő (D), vagy egyik sem (G, kontroll, 5.6 táblázat) távoltartására szolgált izolátorok nélkül. De ez sem segített a magukat fentről levető, vagy repülő levéltetvek ellen, ezért megtelepedésük esetén ezeket le kellett rendszeresen söpörni. Ragadós felületek képzésére a Tanglefoot® be nem száradó ragasztót használtam, ugyanakkor minden ág-kapcsolatot a környezettel megszüntettem, hogy „hidak” ne maradjanak a hangyák számára. Ugyanez a módszer természetesen nem kívánta a parazitoidokat megakadályozni a gazdákhöz-jutásban.

(3) *Termésfürtök levéltetű fertőzésének megfigyelése.* A kísérleti protokoll nem adott lehetőséget a levéltetű fertőzés mértékének egy újabb változóként való bevétele. Ezért a levéltetű fertőzés mértékének alakulásának nyomon követésére a vegetációs szezonban, a teljes kísérlet időtartama alatt, plusz még két korábbi évet is bevéve, fánként 35-70 termésfürtöt jelöltem ki véletlenszerűen. Ezek semmiféle kezelést nem kaptak, csak a fertőzés fokozatának változását olvastam le kéthetente. A levéltetű fertőzés tipikusan folytonos változó, ezért a statisztikai értékelés számára diszkrét fertőzési osztályokat vettem fel 0-6 között. A 0 a teljesen levéltetűmentes fürtöt jelentett, az 1-es fokozatban a levéltetvek 1-2 cm hosszban a terméstengelyen voltak

láthatók, a 2-es ua. mint 1, de itt a fertőzés átterjedt néhány terméskocsányra, 3-as esetben csaknem az egész terméstengely levéltetvek borították, 4-es fokozatban a tengelyt és a terméskocsányokat, az 5-ös esetében a terméseket is borították, 6-osnál pedig nem fejlődött termés. Értékeléskor a szezon folyamán észlelt legmagasabb osztályú levéltetű fertőzés szerint kapott besorolást a fürt, mert ennek a szintnek lehetett a legnagyobb hatása. A levéltetű-fertőzés adatok korrelatív jellegű összefüggések feltárására nyújtottak támpontot.

(4) *Magtömeg és bruchida testméret mérések.* A magszámot és magtömeget két fontos növényi fitnisz komponensnek tekintik (Harper 1977, Hutchings 1998). A magtömeg és állapota meghatározzák a magonc méretét és az anyanövény reprodukív értékét. Csak teljesen érett és ép magvakat mértem le a különféle kezelések és a véletlenszerűen kijelölt fürtök értékeléskor. Az utóbbiak esetében két szempont szerint történt a mérés: (a) Kategóriákat állítottam fel, aszerint, hogy egy termésből 1, 2, 3 ... stb. számú magpredátor kelt. Ezekhez a kategóriákhoz tartozó ép magvak (melyek a fertőzött magvak mellett ugyanabban a termésbe voltak) tömegének mérésével arra kerestem a választ, hogy a növény megváltoztatja-e a tápanyag allokációt az ép magvakba, ha a termésben magpredátor fejlődik? (b) Kategóriákat állítottam fel a termésben található 1, 2, 3 ... stb. ép mag szerint, ha a termésben nem volt magpredátorral fertőzött mag. Mivel a magvak száma esetenként akár 10 felett is lehetett, arra kerestem választ, hogy a növény a termésenkénti magszámtól függően allokál-e tápanyagot? Természetesen mindkét esetben a levéltetű fertőzés mértékével korrelációban. Tekintettel azonban a meglehetősen komplex allokációs mintázatokra (Stephenson 1981), biztos válasz nem volt várható, mert a különböző magszámú termésekbe irányuló eltérő növényi tápanyagszállításból származó magtömeg-különbségeket a levéltetű fertőzés hatása elnyomhatta.

A magpredátor testméret adatainak felvétele hasonló logikán alapult: a levéltetű fertőzés csökkentheti a magvakba szállított tápanyagok mennyiségét, ezáltal a mag és a benne fejlődő bruchida lárva, ill. az adult is kisebb lesz, ami a fekunditásában jelenhet meg közvetlenül. Az is felmerült, hogy termésenkénti többszörös bruchida fertőzés esetén a növényi allokáció változik meg az előbb leírt következményekkel.

A ténylegesen alkalmazott eljárások a következők voltak: az A, B és C kezeléseknél a már fürtön található tojások érintetlenül maradtak, H esetében eltávolításra kerültek lándzsatű és binokuláris fejlupe használatával. A és C kezeléseknél a beállítás előtt a tojásokat megszámláltam. Az I kezelés rendszeres ellenőrzést kívánt, mert a tojások eltávolítása után ismételt tojásrakás történt. A ragasztós felületeket igény szerint újítottam. A magtömeg mérés és a testméretek felvétele az Appendixben leírtak szerint történt.

#### Statisztikai értékelés

Két adatmátrix készült, az egyik a kísérleti kezelések (8802 sor), a másik a véletlenszerűen kijelölt fürtök (12535 sor) adataival, mindkettő termés-szintű felbontásban. A 9 kezelés adatai egy-egy kezelés fánkenti 5 ismétléséből származott. Minden kezelés 6 fán került megismétlésre az 5 év alatt (9x5x6x5), a véletlenszerűen kijelölt fürtök esetében ugyanez 6x35-70x5 volt. A termés-szintű adatokat összevontam és átlagukkal számoltam a továbbiakban, mert ezen a szinten pszeudoreplikációnak számítottak. Az így keletkezett 800 és 1228 soros mátrixokkal számoltam az eredményeket. Korrelatív eredményekhez az eredeti mátrixot használtam a véletlenszerűen kijelölt fürtök esetében.

A 5.6 táblázatból nyilvánvaló, hogy a kísérlet elrendezése, a hiányzó kezelések következtében, inkomplett (üres cellák keletkeztek). Emiatt a faktoriális GLM ANOVA számítások alkalmával nem volt lehetséges a magasabb szintű kölcsönhatásokat kimutatni, a főhatások és elsőfokú

kölcsönhatásokon kívül, emellett V. típusú négyzetösszeg lebontással végeztem, amely hiányzó cellák esetében javasolt. Továbbá, bár nyilvánvaló, hogy az évek és fák egyedi hatásai is különböznek, minden évet és fát összevontan használtam, mert az ANOVA modell még bonyolultabbá és az értelmezése még nehezebbé vált volna. Emiatt csak a négy kísérleti faktort (bruchida, levéltetű, parazitoid és hangya) használtam. Három ANOVA analízis készült: az elsőben a rovarok növényre gyakorolt hatását (4 faktor), a másodikban a levéltetvek, parazitoidok és hangyák hatását a bruchidák túlélésére (3 faktor) és a harmadikban a bruchidák, levéltetvek és hangyák hatását a parazitoidokra (3 faktor) vizsgáltam. A véletlenszerűen kijelölt fűrtök értékelésével kapott „tömörített” adatmátrixot úgy kódoltam, hogy számításokat lehessen végezni vele a levéltetű fertőzés 6 szintje, valamint a kéthetes ellenőrzési időpontokra eső maximális fertőzöttségi szintek szerint. Ez utóbbit ko-változóként használtam az GLM ANCOVA analízisben. Általában az adateloszlás nem volt homogén és a transzformációk sem javítottak a helyzeten, ellenben az adatszám elég nagy volt a leírt módszerek használatához. Átlag összehasonlításra *post hoc* Scheffé és LSD tesztekkel használtam. Minden esetben a Statistica (StatSoft 2003) programot alkalmaztam.

### 5.2.2.2 Eredmények

A termésekre lerakott bruchida tojások száma (életképtelen, fertilis és parazitált) független volt az átlagos termés-hossztól ( $r= 0,0615$ ,  $p= 0,2776$ ). Az összes bruchida fejlődési stádium száma/termés enyhén növekedett a termés hosszúsággal ( $r= 0,1140$ ,  $p= 0,0435$ ), ami viszont csak a fertilis tojások számára utal. Hasonló kép alakult ki, ha a bruchida fertőzési adatokat a termések fűrtökön elfoglalt valódi pozíciójához rendeltem. Ehhez a termésfűrtön az összes tapadási helyet (a proximális végtől kezdve) leszámoltam és az értékeléskor egy-egy termés helyzetét ahhoz a tapadási helyhez kötöttem, amit az összes ilyen hely figyelembe vételével elfoglalt. (A közbülső helyek termés elrúgás következtében üresek voltak.) Az eredmények így (5.9A ábra) azt mutatták, hogy a termésenkénti tojások száma nem különbözött a fűrt mentén, ha a levéltetű fertőzés 0 volt. Az ép magvak átlagos száma meredeken növekedett a termés-hosszal ( $r= 0,5332$ ,  $p< 0,001$ ), amely mögött a proximális fűrtvég nagyobb termései állnak, melyeken leghamarabb fejeződik be a tojásrakás és nagyobb táplálék mennyiséget allokál a növény. A disztális végen ugyanakkor még fiatalabb termések találhatóak. Viszont az abortált magvak száma ugyanezekben a hosszabb termésekben kevesebb volt ( $r= -0,7253$ ,  $p< 0,001$ ), ugyancsak az előbbi magyarázat alapján. Természetesnek tűnik az is, hogy az ép magvak pozitív korrelációban voltak az összes termésenkénti maggal ( $r= 0,2988$ ,  $p< 0,001$ ), vagyis ha az összes mag száma növekedett, akkor az ép magvaké is.

#### Kizárásos (exklúziós) kísérlet

Külön faktoriális GLM ANOVA analízisek készültek a növény, a pre-DMP és a parazitoidokra nézve. Az elsőben mind a 4 [bruchida (B) +/-, levéltetű (L) +/-, parazitoid (P) +/- és hangya (H) +/-] hatást vizsgáltam, a másodikban csak az L+/-, P+/- és H+/-, a harmadikban csak a B+/-, L+/- és H+/- hatásokat. Az 5.7a-c táblázatok mutatják az ANOVA F-értékeket, míg az egyes paraméterek átlagértékeit teljes felbontásban az 5.8a-c táblázatok.

A *növényi* tulajdonságokat (terméshossz, abortált, ép és összes mag, valamint a magtömeg) egyértelműen a levéltetvek jelenléte határozta meg (5.7a táblázat). Amint az említésre került, az exklúziós kísérletben nem történt kvantifikálás a levéltetvek mennyiségére vonatkozóan, így az nem tudható, milyen mértékű levéltetű fertőzés hozott létre egy-egy szignifikáns hatást. Más hatások ebben nem, vagy csak jelentéktelen mértékben vettek részt. Ezek is általában azokban a kölcsönhatásokban jelentkeztek, ahol levéltetű is volt.

Az említett hatások a növényi paraméterek átlagértékeiben is megjelentek (5.8a táblázat), elsősorban a magvak számában és tömegében, kivéve az abortáltakat, amelyekről korábban kiderült, hogy csak kis mértékben változik a számuk. Az utóbbiak valószínűleg inkább növényi allokációs hatások alatt állnak, míg a levéltetvek egy későbbi időszakban folyamatosan megsapolyják a már fejlődésben lévő magvakhoz szállított tápanyagokat.

A *bruchidát* jellemző paraméterek közül a lerakott tojások számát a parazitoidok és hangyák befolyásolták azonos mértékben (5.7b táblázat), a fejlődési stádiumok számát a parazitoidok és sokkal kisebb mértékben a hangyák, végezetül a kikelt bruchida adultok számára csak a parazitoidoknak volt befolyása. Valamennyi érthető lenne, mert a tojásrakás zavarása és a tojások elpusztítása a hangyákhoz és tojásfürkészekhez kötődött. A fejlődési stádiumok számának meghatározásában a lárva parazitoidoknak volt szerepük és talán a hangyáknak is azzal, hogy ezeket a parazitoidokat zavarták a tojásrakásban. Végezetül mindkettőnek viszonylag kevés köze volt a kikelő adultok számához, mert azt csak indirekt módon befolyásolták. Mindebben a levéltetveknek csak közvetett szerepe volt, de a hangyák jelenléte velük kapcsolatos. Ugyanakkor az 5.8b táblázat értékei a leírtakkal éppen ellentétesek: a lerakott tojások száma és a fejlődési stádiumok egyedszáma is szignifikánsan nagyobb volt a hangyák és parazitoidok jelenlétében. Ezt másként, mint az 5.10 ábrán bemutatott, a random választott fűrtök értékeléséből kapott eredményekkel összefüggésben megmagyarázni nem tudom (lásd ott).

A *parazitoidok* tevékenységére elsősorban, az ebben a dolgozatban figyelembe vett célpont, a bruchidák voltak hatással (5.7c táblázat). Legtöbb parazitoid szoros szignifikáns kapcsolatban volt velük. A levéltetvek nem gyakoroltak közvetlen hatást, mert ekkor ezek telepei még, vagy már nem eléggé voltak kiterjedtek. A hangyáknak jelentős hatása különösen erőteljes volt a levéltetvekkel való kölcsönhatásban, mutatván, hogy az akkor már jelenlévő bruchida tojásokat kereső tojásfürkészeket, ill. a gyilkosfürkészeket (*Braconidae*), melyek szintén a gazda tojásaiba rakták a sajátjukat, a levéltetvek jelenléte miatt zavarták elsősorban. A levéltetű kolóniák a bruchida tojásrakás időszakában még foltszerűek voltak, emiatt koncentráltabb hangya-jelenléttel lehetett számolni. A hangyák általános kereső mozgása a növényen fontos tényező, de felvethető az is, hogy a bruchidák szívesen raktak tojásokat a levéltetű kolóniák közelébe, bár az 5.7b táblázat szerint a hangyák erőteljesen zavarták ezt a magatartást. A hangyák hatása a kikelt gyilkosfürkész imágók (*Triaspis*) számán is érződött.

Az átlagértékekben (5.8c táblázat) mindez csak a bruchidák és kisebb mértékben a hangyák hatásaként (az utóbbiak esetében a *Triaspis* imágók számát tekintve) jelent meg. [A három, átlagértékeket bemutató táblázattal kapcsolatban megjegyzem, hogy az ANOVA táblázatok összefüggéseitől való esetleges eltérés nem érvényteleníti az előbbieket, mert azok a kezeléseken megmutató általános heterogenitást mérik. A Statistica program az átlagok összehasonlításakor a szóban forgó adatkészletre egy újabb ANOVA-t számol, ami vagy szignifikáns, vagy sem, és az átlagok ebben a viszonylatban a szigorúbbnak tekinthető Scheffé tesztnél eltérnek, vagy nem térnek el. Ebben az értelemben a két számítás független.]

#### A levéltetű fertőzés mértékének hatása a növényre és *Bi. villosus*-ra random fűrtök vizsgálata alapján

A levéltetű fertőzés mértékének függvényében lerakott bruchida tojások száma (5.9B-F ábrák) azt mutatta, hogy amíg az 1-es és 2-es szintnél a termések egyenértékű pozícióban voltak a terméstengelyen ebből a szempontból, addig lényeges eltérések adódtak a 3-5 szinteken. Az utóbbiak proximális részén 3-4-szer több tojást raktak a termésekre a disztálissal összehasonlítva. Ez az ábrasorozat azt bizonyítja, hogy a bruchidák valamilyen okból több tojást

raktak a levéltetűvel fertőzött termésfürtökre, mint az a nélküliekre. Hasonló trendet mutatott a bruchida fejlődési stádiumok egyedszáma, a fémfürkész és tojásfürkész parazitoidok száma is (5.10 és 5.11 ábrák), azaz a maximális tojás/egyedszámok közepes-szintű (3-4) levéltetű fertőzésekkel estek egybe. A fémfürkész egyedszám szignifikánsan nagyobb volt a 4-es szinten (5.10 ábra, csillag). Ugyanakkor a gyilkosfürkész (*Braconidae*) parazitáltság nem változott a levéltetű fertőzés mértékével. A tojásfürkészek által parazitált bruchida tojások száma a 3-as levéltetű szint mellett volt a legnagyobb (5.11 ábra, az összes 27,1 %-a, ANOVA:  $F_{5, 982} = 3,7669$ ,  $p = 0,0022$ ), bár a maximális számú tojás 1-es levéltetű szint mellett fordult elő (ANOVA:  $F_{5, 982} = 9,8557$ ,  $p < 0,001$ ). Fontos megjegyezni, hogy ezek az összefüggések olyan termésfürtökre vonatkoznak, amelyek a rajtuk kialakult maximális levéltetű fertőzési szint figyelembe vételével kerültek kiértékelésre, tehát 5.9A-F ábrák nem fertőzési folyamatot jelölnek! Egy 0 fertőzésű termésfürt a teljes fejlődési időtartamot a leszedéséig levéltetűmentesen töltötte. Természetesen az is igaz, hogy egy adott fertőzési szint kialakulásához több fokozaton kellett a fürtnek végigjutnia és emiatt a bruchidák tojásrakása stb. dinamikusan változhatott, befolyásolva azáltal is, hogy egy fürtön éppen milyen levéltetű-szint volt. Továbbá, az egyes levéltetű-fertőzési fokozatok sem azonos időtartamig álltak fenn. Mindez valószínűleg megnehezítheti egy világosabb kép kialakulását és értelmezését.

A terméshossz csak 5-ös levéltetű szint mellett csökkent szignifikánsan (5.9 táblázat). Az abortált magvak száma enyhén emelkedett, az ép magvaknak csak kb. 40 %-a maradt meg a kontrollhoz képest a legmagasabb levéltetű-fertőzési szinten, ellenben az összes mag száma nem változott, de eltért a kontrolltól. A legsúlyosabb hatást a magtömegben mérhettem: már a 3-as szinttől szignifikánsan és a kontroll kb. 70 %-ára csökkent az 5-ös szintig.

A *Bi. villosus* imágók száma szignifikánsan nagyobb volt a 3-as levéltetű-fertőzési szinten a 0-hoz képest (5.10 táblázat). A termésenként kikelő imágók száma 0 és 9 között volt. A testméretük szignifikánsan nagyobb volt a 2-es, mint akár 1-es vagy 5-ös szinten. Az ANCOVA-val kapott eredmények ugyanezeket erősítették meg. Ekkor a maximális levéltetű fertőzés ideje (5 diszkrét kéthetes szakasz) szerepelt kovariánsként.

#### Magtömeg változása a termésenkénti magvak vagy a termésenkénti bruchidák száma függvényében és a levéltetű-fertőzés hatása alatt

Az értékeléssel összefüggő hipotéziseket lásd az 5.2.2.1 pont „Az alkalmazott módszerek” részének (4)-es alpontjában. A kiegyensúlyozott ANOVA érdekében a maximális mag- (9 és 10) és adult számokat (6 és 7) kihagytam. A 5.11 táblázat szignifikáns főhatásokat (ép magszám/termés és levéltetű-fertőzés) mutat, de kölcsönhatás nem volt. Hasonló jellegű hatások jelentkeztek növekvő bruchida-számok mellett is (5.11 táblázat). Az emelkedő levéltetű-fertőzési szint csökkenő magtömeget eredményezett: az egymagvú termések (ezek tipikusan a disztális végen található) ép magjai szignifikánsan kisebbek voltak, mint a többmagvúakéi. A levéltetű-fertőzés és a termésenkénti magszám együttes hatásaként mutató magtömeg-változást az 5.12 ábra mutatja.

#### A hangyák jelenléte

Jelentős variabilitás jellemezte előfordulásukat. Amíg a levéltetű kolóniák kisebbek és lokalizáltak voltak, koncentrált volt a hangyák előfordulása is. Amint a fertőzés szétterjedt, csökkent az egy kolóniára jutó látogatások száma. Számuk változott a fák, évek, levéltetű fertőzés szint szerint és az ellenőrzési periódusok alapján is (5.13A-D ábrák). Az utóbbi összefüggésben áll a levéltetű fertőzéssel, amely időben maximumon ment át és ez a kiterjedtsége szerint befolyásolta a hangyák számát. Az utolsó időszakban a fertőzés ismét kis foltokra húzódott vissza, ezért megnövekedett a hangyalátogatások száma is.



### 5.2.2.3 Tárgyalás

Ez a tanulmány kísérleti bizonyítékokat ad arra, hogy egy közösségben a direkt és indirekt kapcsolatok ereje és tartama térben és időben változik és ez jelentősen befolyásolhatja a résztvevő szervezetek túlélését. Az *A. cytisorum* és a hangyák hatást gyakorolnak a *Bi. villosus* gazdanövény használati mintázatára és a parazitoidjaira. A levéltetvek direkt és indirekt hatása a fizikai borítás és a hangyák jelenléte által valósul meg. Ezek a hatások védelmet nyújtanak egy bizonyos mértékig a bruchida parazitoidjai ellenében, másrésztől maguk is zavarják a bruchidák tojásrakását egy adott levéltetű-fertőzési szintnél. Ez a kettősség, a szétkapcsolódás és újra összekapcsolás, a populáció mérettől függő hatások, fontos elemei a táplálkozási hálózati dinamikának (McCann *et al.* 2005) és nyilvánvalóan a feltételek tér-időbeli változásával kapcsolódnak össze. A bruchidák közvetlen előnyt élveznek a levéltetvek jelenlétéből a parazitoidok ellen, de a hangyák hatása negatív lehet (5.8 ábra, 5, 7 és 10-es nyilak). Kísérletek ugyanakkor azt bizonyították, hogy a hangyák nem minden esetben sikeresek, az erős kitinpáncéllal rendelkező fajok (ormányos, esetenként a zsizsikek is) nem zavartatják magukat a hangyáktól (Fegyveres, O., nem publikált adat). A hangyák hasznosaknak bizonyulnak a *L. anagyroides* számára, mert csökkentik a bruchidák számát, de negatív a hatásuk a levéltetű fertőzés kiterjedésének elősegítésében (6, 8, 12-es nyilak). Az jelenleg nem ismert, hogy bármelyik herbivor jelenléte indukál-e változást a növényben (2 és 3-as nyilak), de nem kizárható ilyen indirekt hatás sem a másik herbivorra (Fisher *et al.* 2000). *Lupinus polyphyllus* növényeken a kinolizidin alkaloidok mennyisége 2-4-szeresére növekedett a növény sérülését követően (Wink 1983). A kvantitatív anyagkülönbségek következtében a kölcsönhatások is egyenlőtlenül oszlanak el és a szinten belüli verseny lehetőségét fokozzák (Damman 1993). Fizikai faktorok (szárazság, fenotipikus vonások) a kapcsolatok variabilitását okozták a *Salix lasiolepis* fajon (Craig *et al.* 1988). A *Laburnum*-on is megfigyelhetők voltak ilyen hatások. A hangyák kiváltói és egyszersmind következményei is a változó levéltetű fertőzésnek, az állandó jelenlét és a teljes távollét szélsőségei között. Még az obligát mirmekofil fajokat sem állandóan látogatják (Stadler & Dixon 2005). Ezek jelenhetnek meg az 5.8b táblázat ellentmondásosnak látszó adataiban is: nagyobb bruchida tojás és fejlődési egyedszám mutatkozott a hangyák jelenlétében.

A magtömeg egyike a legfontosabb növényi fitnisz komponenseknek és érzékenyebb változónak tűnik, mint a magszám (5.9 táblázat), bár lehetséges, hogy az utóbbi állandósága az abortált magvak nagyon konzervatív és állandó jelenléte következtében látszik annak ( $5,22 \pm 0,05$ , átlag  $\pm$  SE, var. koeff.= 0,25). Ezek számát a növény allokációs „döntései”, míg több más növényi karaktert az aktuális külső „hatás”, a herbivor befolyásolhat. Így pl. a magtömegre a levéltetű fertőzés jelentős hatást gyakorolt, mert kb. 6 mg különbség keletkezett a fertőzött és nem fertőzött termés magtömege között (5.9 táblázat), ami további hatással volt a bruchida kikelési százalékra és testméretre (5.10 táblázat).

A legjelentősebbnek látszó eredmény a maximális bruchida egyedszám (fejlődési alakok együtt) egy közepes szintű levéltetű fertőzés mellett (5.10 ábra). A bruchida egyedszám alacsonyabb volt mind a legkisebb, mind a legnagyobb levéltetű szint mellett. A legsúlyosabb fertőzés esetén a levéltetvek annyi táplálékot vonnak el a fűrtöktől, hogy a magtömegben jelentős csökkenés állhat be, és ez veszélyezteti a magpredátor fejlődését is. Ellenben az a tény, hogy fele annyi bruchida fejlődik ki levéltetű-mentes fűrtökből, két tényezőre irányítja a figyelmet: (a) a parazitoidok tevékenységére, és/vagy (b) a növényi kémia hatására. A parazitoidok szerepe kizárható azon az alapon, hogy a parazitoidok a valóságban csupán követik a bruchida abundancia változásait. Az ilyen donor kontrollált kapcsolat nem is olyan ritka (Hawkins 1992). A bruchida tojások lerakására valamivel a levéltetű fertőzés kialakulás előtt kerül sor. Ezek a

tojások elsősorban a tojásparazitoidok és gyilkosfűrkészek számára elérhetők, aminek egy viszonylag egyenletes parazitáltság az eredménye (5.10 ábra). Merőben más a *Dinarmus* fémfűrkészek „helyzete”: ezek a 4-es levéltetű-szint mellett voltak leggyakoribbak, aminek oka az lehet, hogy ilyen levéltetű-szint mellett a fertőzés meglehetősen diffúz, ami a hangyák szétszóródásában mutatkozik meg. Ez elősegíti a sokszor hosszadalmas termésfal és mag átfűrást, ami a 4. stádiumú lárvák és bábok eléréséhez szükséges a parazitoidok esetében (Leong & Dickason 1975).

Ami a növényi kémia meghatározó jellegét illeti, arra a Genisteeae-re jellemző kinolizidin alkaloidok (KA) időbeli és növényen belüli egyenetlen eloszlása (Szentesi & Wink 1991, 5.2.1 pont) ad támpontot és feltételezést, mely szerint ez egyedi termésfürt szinten is fennáll. Ha így van, akkor lehetséges, hogy mindkét herbivor az alacsonyabb KA tartalmú fürtöket kedveli. Arra nézve van bizonyíték, hogy ez a helyzet valóban igaz az *A. cytisorum*-ra (Wink *et al.* 1982) a *Cytisus scoparius* fajon. Az azonban nem ismert, hogy a helyzet azonos-e a *Laburnum*-on is. Amennyiben mindkét faj az alacsonyabb KA koncentrációkat kedveli, akkor egyes termésfürtökön egyáltalán nem, vagy csak alacsony fertőzés alakul ki, másokon nagyobb. Lehetséges az is, hogy ha levéltetű fertőzés kezdődik egy fürtön, ez a bruchida számára is jelzés, és a fertőzés összes hátránya ellenére, előnyökhöz juthat, ha azokra a termésekre rak tojásokat. Ennek dinamikáját tükrözik az 5.9B-F ábrák és mutatják, hogy a proximális terméseken, ahol a levéltetű fertőzés rendszerint kezdődik, nagyobb a lerakott tojások száma.

Befejezésként hangsúlyozni szeretném, hogy a leírtakat egy rendkívül dinamikus rendszernek képzelem, amelyben akár termésfürtönként is igen nagy fitniesz-komponens különbségek lehetnek minden résztvevő számára. A fürtök közötti képletes és valóságos távolságok egyes résztvevőknek átjárhatók, másoknak nem. Például egy bruchida nem képes elhagyni a magot, amelyben fejlődik, de egy levéltetű már választhat fürtök között és a hangyák és parazitoidok számára minden bizonnyal minimálisak a kötöttségek. Ezért előnyösebb stratégiának látszik a bruchida számára az alkalmazkodás a levéltetű által létrehozott körülményekhez, annak ellenére, hogy a kimenetel igen változó lehet. Ez nem jelenti azt, hogy teljesen eltérő módon, pl. levéltetű fertőzés nélkül, parazitoidok jóval nagyobb nyomása alatt is ne lehessen jelen. Olyan fontos tényezők, amelyekre utaltam, mint a növényi genotípus vagy más tulajdonságok hatása, még nem került a *Laburnum* esetében vizsgálatra. További lényeges kérdés lehet, hogy vajon a *Dinarmus* parazitoid tojásrakás alkalmával tesz-e különbséget nagyobb vagy kisebb alkaloidtartalmú gazdaállat között, mert a bruchidák eltérő kémiai környezetben fejlődhetnek.

### 5.2.3 A keskenylevelű bükköny (*Vicia tenuifolia*) magpredátor guild-összetételének tér-időbeli változása

A tárgyalás alapjául szolgálnak:

Szentesi, Á., D. Schmera & T. Jermy. 2006. Spatial and temporal organisation of the pre-dispersal seed predator guild in a perennial legume, *Vicia tenuifolia*. *Ecological Entomology* 39, 114-122.

Szentesi Á. & Jermy T. 1998. Leguminosae-fajokon élő magfogyasztó rovar-guildek: közösségszerkezet és kölcsönhatások. In: Fekete G. (szerk.) *A közösségi ökológia frontvonalai*. 105-113.

c. munkái.

#### Bevezetés és célkitűzés

A *Vicia tenuifolia*-n élő pre-DMP guildek szerveződésével kapcsolatos munka koncepciójában is eltér az 5.1 részben leírtaktól. Alapvető különbség az, hogy nem a pre-DMP-k és a gazdanövény

viszonyával, a forráshasználat részleteivel, hanem a *V. tenuifolia*-n élő pre-DMP-k tér-időbeli szerveződésével foglalkozik. Ugyanakkor vannak olyan közös részek, melyek lehetővé teszik az ismétlések elkerülését az említett részben leírtakra való hivatkozással.

A közösség ökológia jelentős feladata annak megértése, hogy a közösségek építő elemeinek tartott guildek miként szerveződnek egy magasabb szinttől (Gee & Giller 1987). Ugyanakkor még az sem ismert kellően, hogy az egy adott növényfajon formálódó guildek összetétele változik-e időben és térben, valamint a szerveződés sztochasztikus vagy determinisztikus jellegű hatások eredménye-e?

Néhány esetben (Abbott *et al.* 1992, Schonrogge *et al.* 1995) kimutattak tér-időbeli variációt ízeltlábú guildek összetételében. Sivatai biomokban élő gerinces granivor guildek fajösszetételében jelentős variációt találtak (Brown 1987). A saspáfrányon (*Pteridium aquilinum*) élő herbivor guild szerkezetében Lawton (1984a, b) számottevő térbeli variációt talált. Másrészt, figyelemre méltó hasonlóság mutatkozott a *Quercus rubra* tölgyfajon élő guildek összetételében olyan távolságokban is, mint Kanada és az Egyesült Királyság (Ashbourne & Putman 1987). Viszonylagos térbeli konstancia jelentkezett ízeltlábú herbivor guildek arányaiban különböző vegetáció típusokban és biogeográfiai régiókban (Moran & Southwood 1982, Southwood 1996). Nyilvánvaló azonban, hogy a konstancia (prediktálhatóság) lokális skálán sokkal valószínűbb (Brown 1987, Hendrix *et al.* 1988). Konstancia várható olyan guildek esetében, melyek a tápnövények egy szűk körére specializálódtak. Ilyen példák az aszparaguszon (*Asparagus officinalis*) (Kaszab 1962), vagy a *Heliconia* besodrott leveleiben élő levélbogarak (Strong 1984), esetleg a Cardueae tribusz fajain élő gyümölcslegyek (Tephritidae) (Zwölfer 1988).

A guildek szerveződésének szabályai (assembly rules) azokat az erőket kísérik meg összegyűjteni és leírni, amelyek eredményeként/hatásaként egy faj, a rendelkezésre álló fajkészletből, kiválasztásra kerül és a guild tagja lesz. Olyan kérdések tehetők fel, mint: miért éppen az a faj, miért akkor, miért annak a guildnek a tagja stb., ám ezekre válaszolni meglehetősen nehéz és örülhetünk, ha egy egyszerűbb kérdésekre is választ kapunk, mint pl. egy már működő guild milyen mértékű kompozicionális változásokat mutat térben és időben? A szerveződés folyamatának megértéséhez mégis közelebb visz, ha a szerveződés véletlen vagy determinisztikus jellegét is ki tudjuk mutatni. A szerveződési szabályok egy sora létezik, mióta Diamond (1975) vizsgálta a Bismarck-szigetvilág kakukkgalamb fajainak együttélését. A méretarányokat és másokat figyelembe vevő szabályok (Weiher & Keddy 1999) általában az interspecifikus verseny közösség szerkezetet strukturáló hatására koncentrálnak. Ellentmondások viszont ott jelentkeznek, hogy néhány kivételtől eltekintve (Brown *et al.* 1986, Brown 1987), a verseny fennállását nem sikerült bizonyítani. Lawton (1984a, b) például úgy találta, hogy a saspáfrányon élő ízeltlábú herbivor guild véletlenszerűen szerveződött és nem tudott interspecifikus interakciókat kimutatni. Csak eloszlási adatokat felhasználva Zwölfer (1979, 1980) viszont hangsúlyozta a verseny valószínűségét. Ismét mások (Rathcke 1976, Strong 1984, Jermy 1985) nem találtak versenyre utaló jeleket és elvi alapon is kiemelték annak csekély valószínűségét a herbivor rovarok vonatkozásában. Ha nem sikerül versenyt kimutatni, az még nem jelenti azt, hogy guildek nem prediktálhatók, pl. a szűk tápnövény-specializáció, vagy a predáció eredményeként. A fentieket megerősítendő, Hawkins & Mills (1996) jelentős variabilitást talált parazitoid guildek összetételében, mely szerintük történeti okokra (véletlen kolonizáció, gazdaváltás és specializáció) volt visszavezethető.

A null-modellek (lásd a Fogalmakat) alkalmazása a közösség szerveződési folyamatok analizálásában a fajok jelenléte/hiánya információra épül (Graves & Gotelli 1993, Gotelli 2000,

Gotelli & McCabe 2002, Feeley 2003, Vázquez & Aizen 2003, Zwölfer & Stadler 2004), mely megközelítés kevésbé hatékony a verseny megléte-hiánya kimutatásában. Ez ellentmondásos, mert a populációs interakciókat az abundancia befolyásolja, és a közösség tagjai különböző gyakoriságokkal lehetnek jelen, ami viszont nem szükségszerűen a kölcsönhatásoknak köszönhető (pl. ritkaság, Gaston 1994). Annak ellenére, hogy az abundanciális adatok figyelembe vételére többször is felmerült a szükséglet (Schluter 1984, Graves & Gotelli 1993), ez a megközelítés ritka.

A jelenlegi tanulmányban egy pre-DMP guildet vizsgálunk null-modellek segítségével úgy, hogy prezencia/abszencia és abundanciális adatokat egyaránt felhasználunk. A kiindulási hipotézisünk az, hogy a guildet kompetitív erők szervezik. A guild összetétel és a guild-tagok abundanciája variabilitásának mértéke bepillantást adhat a fajok guilddé való összeállásának folyamatába. Emiatt különböző téridőbeli feloldási szinteket alkalmaztunk mesterségesen skálázás mellett, feltételezve, hogy a különböző léptékeken zajló eltérő intenzitású faj-kölcsönhatások így felderíthetők (Levin 1992).

Konkrétan a következő kérdések merültek fel:

- (1) Milyen mértékben és miként változik a *V. tenuifolia* pre-DMP guildjének fajösszetétele térben és időben?
- (2) A pre-DMP guild tagjai véletlenszerűen vagy determinisztikusan szerveződnek-e?

### 5.2.3.1 Anyag és módszer

A növény és a pre-DMP-k részletes leírását lásd az 5.1 pontban.

A jelen vizsgálatban két taxonómiai szintnek megfelelő szub-guildet különböztettünk meg: az egyik a *bruchida szub-guild*, amely a *V. tenuifolia* zöld terméséhez és a magvakhoz kapcsolódik fejlődése folyamán és az 5.1 pontban említett 4 *Bruchus*-fajt foglalja magában. Ez tehát Schoener (1986) kifejezésével élve egy taxon-guild. A másik a *magpredátor szub-guild*, amely a bruchidákat, ormányos bogarakat és a lepkefajt fogja össze. Ebben a guild-alkotó csoportok nem faji-, hanem család-szinten kerültek besorolásra. A szétválasztást az indokolta, hogy az utóbbi szinten nem tudtuk a fertőzés mértékét egyedszámokban kifejezni [többek között azért, mert mind az ormányosok, mind pedig a lepkefaj (termésenként akár több) lárvája egymást követően néhány magot elfogyaszt, de azt nem lehetett tudni, hány lárva volt termésenként jelen]. Emiatt az egyedszám helyett a *fertőzött magvak* számát használtuk.

#### Mintavétel

Terméseket 80 *V. tenuifolia* állományból szedtünk 13 év alatt. A növényállományok olyan foltok, amelyeknek tagjai 500 m-en belül található egymástól. Évente  $6,7 \pm 3,7$  (átlag  $\pm$  SD) mintavételre került sor. Csak még zárt terméseket gyűjtöttünk. Hasonló mintaméretekre törekedtünk. Ha egy állomány kis méretű volt, valamennyi, de legalább 30 termést leszedtünk. Az így leszedett termések alkottak egy mintavételi egységet. Valamennyi kikelt bruchida imágót meghatároztuk, egyedszámuk jelentette az abundanciális analízishez az alapadatot. A család-szintű felbontásnál a fertőzött magvak jelentették ugyanezt.

#### Tér-időbeli feloldási szintek

A kétféle taxonómiai szint mellett 6 tér-idő szint felbontást vettünk figyelembe (5.12 táblázat). Négy tér-skálaszint volt: nyers, finom, közbülső és durva. A *nyers* a növényállomány szintje, azaz minden egyes minta (a 30 termés vagy ennél több egy gyűjtőüvegben). A *finom* térszint azt jelentette, hogy az 1 km-en belül szedett mintákat egyetlen mintába egyesítettük. A *közbülső* térszinten az egy közigazgatási egységen belüli mintákat vontuk össze. A *durva* térszint az,

amelynél az időt nem vettük figyelembe. Így a nyers, finom és közbülső térszintek tér-hierarchiát alkottak. Az analízis variációit tehát a tér négy és az idő „két állapota” (figyelembe véve és figyelembe nem véve) adta. A mintaszámok ezek szerint a különböző összevonási szintek szerint 12 és 65 között voltak a bruchida szub-guildben és 11 és 76 között a pre-DMP szub-guildben; pl. a durva szint 11 vagy 12 mintát (évet) jelentett (5.12 táblázat).

#### A guild-szerveződés variabilitásának mérése

Erre a célra két fogalmat vezettünk be: guild variáció és guild kombináció. Az elsőt úgy definiáljuk, mint a guild tagok (fajok) száma a mintában. Például, valamennyi minta, amelyekben 2 tag (faj) volt jelen, ugyanabba a – két-tagú – guild-variációba tartozott, függetlenül attól, hogy melyik két faj volt jelen. Ezzel ellentétben, a guild kombináció a guild tagok speciális fajkombinációját jelentette egy mintában (Pielou & Pielou 1968). A guild variációk várt gyakoriságát a binomiális képlettel számoltuk és a várt értékeket összehasonlítottuk a tapasztaltakkal:

$$\frac{n!}{(n-m)!m!}$$

ahol  $n$  a guild tagok teljes száma, és  $m$  a guild tagok száma (azaz 0, 1, 2 ...  $n$ ) a mintában. Kimutatja, hogy melyik guild variáció (2-tagú, 3-tagú stb.) a leggyakoribb. A bruchida szub-guild esetében a 2-tagú guild variációt ( $n = 4$ ,  $m = 2$ ) vártuk leggyakoribbnak. A (prezencia és abszencia alapú) várt és kapott gyakoriságokat diagramon jelenítettük meg és  $\chi^2$ -teszttel hasonlítottuk össze. Ez az analízis csak a bruchida szub-guild adataival készült.

A lehetséges guild kombinációk számát a  $2^n$  adja meg (Pielou & Pielou 1968), amely a bruchida szub-guildre nézve 16, és a család-szintű pre-DMP guildekre vonatkozóan 8 (5.14 és 5.16 táblázatok). A várt maximális guild kombinációk számát összehasonlítottuk a megfigyelt értékekkel.

#### A guild-analízis módszerei

Az együtt-előfordulási és koegzisztencia analízisek feladata a verseny kimutatása, jelen esetben null-modellek segítségével (Gotelli & Graves 1996). Ennek megfelelően, először együtt-előfordulást vizsgáltunk, melynek az a feladata prezencia/abszencia adatok felhasználásával, hogy randomtól eltérő fajmintázatokat mutasson ki. Ez az eljárás érzéketlen a résztvevő fajok abundanciájára. Tekintettel azonban arra, hogy a bruchida szub-guildben résztvevő fajok abundanciális arányai a tér-időbeli felbontási szintektől függetlenül 485 *Bu. venustus*, 260 *Bu. libanensis*, 18 *Bu. occidentalis* és 1 *Bu. brachialis* volt, fontosnak látszott ezt a szempontot is figyelembe venni és koegzisztencia analízist is elvégezni.

Mindkét fajta analízishez a null-modell módszer a következőket igényli: (1) a metrika kiválasztását, (2) egy randomizációs algoritmus alkalmazását, amely ugyanannak a metrikának null-eloszlását hozza létre, és (3) a megfigyelt és null-eloszlással kapott metrikák összehasonlítását. Az együtt-előfordulási számításokat a C-index-szel végeztük (Stone & Roberts 1990). Ez a „sakktábla-egységek” átlagos számát méri a fajok minden lehetséges párosítása között. A sakktábla-egységeket (SE, a képletben CU= checkers-board units) minden párosításra a következő formulával számoltuk:

$$CU = (o_i - s)(o_j - s)$$

ahol  $o_i$  az  $i$ -edik faj előfordulása,  $s$  a megosztott helyek száma (azaz, ahol mindkettő előfordul) és  $o_j$  a  $j$ -edik faj előfordulásának száma.

Annak ellenére, hogy egész közösségek koegzisztencia analízise elvégezhető Schluter (1984) „variancia arány” módszerével, nem alkalmaztuk ebben az esetben, mert nem a  $C$ -index abundanciális adatokra való módosítása, és interpretációja is meglehetősen nehézkes. Helyette Osnas & Ankey (2003) módszerét követtük. E szerint párok közötti koegzisztencia a következő módon mérhető:

$$C_{ij} = \sum_{w=1}^N x_{iw} x_{jw},$$

ahol  $C_{ij}$  az  $i$  és  $j$  taxonok közötti koegzisztencia mértéke,  $x_{iw}$  az  $i$ -edik taxon abundanciája  $w$  helyen,  $x_{jw}$  a  $j$ -edik taxon abundanciája  $w$  helyen,  $N$  a helyek teljes száma.

A randomizációs technikák széles skálája elérhető (Gotelli & Entsminger 2001a). A jelen vizsgálatban Gotelli (2000) módszerét használtuk: a fajok prezencia/abszencia (*együtt-előfordulás* analízis) vagy fajabundancia (*koegzisztencia* analízis) fajok  $X$  hely mátrixainak sor és oszlop összegeit konstansra állítottuk be (fix sor és oszlopösszeg) és a „sequential swap” algoritmust alkalmaztuk (ez a mátrix elemeinek a szekvenciális lecserélését jelenti a randomizáció folyamán), de más lehetőségeket (Gotelli & Entsminger 2001b) is kipróbáltunk. A randomizációt 5000-szer ismételtük meg. A randomizált eloszlás és a valóságos mintázat összehasonlítása  $p$ -értékkel történik. A  $p$  kifejezi, hogy a randomizált metrika mennyiben tért el a megfigyelt adatoktól vagy egyezett meg azokkal (Manly 1991), szignifikáns különbséghez a megfigyelt indexnek nagyobbak kell lennie a szimuláltnál. A metrika megfigyelt értéke akkor volt szignifikáns, ha a  $p$ -érték azonos volt 0,05-dal vagy kisebb volt annál. Azon guild esetében, melynek a szerkezetét a verseny határozza meg, a megfigyelt  $C$ -index a null-eloszlás felső részébe kell, essen. A koegzisztencia metrika akkor jelez versenyt, ha az érték az alsó eloszlási részbe esik.

#### A bruchidák mikrohabitat preferenciája

1999 és 2003 között, ugyanazon a helyen (47° 32' N, és 18° 56' E), a *V. tenuifolia* foltok helyzetét egy kb. 5 x 15 m állományban feltérképeztük egy 1 x 1 méteres háló segítségével. Szintén rögzítésre került, hogy a folt árnyékban feküdt-e a nap túlnyomó részén vagy napos helyen volt található. A racémeket a foltokon belül számokkal jelöltük (kb. 1000 racémet évenként, amelyeknek a többsége persze súlyos virág és termés elrúgás eredményekét jelentősen csökkent menet közben). Az érett terméseket leszedtük és a pre-DMP-eket és parazitoidjaikat engedték kikelni. A termések értékelését az Appendixben leírtak szerint végeztük. Csak két év adatait tudtuk felhasználni, összesen 1577 termést, mert más években részleges vagy teljes terméshiány volt. A kapott eredményeket azzal a null-hipotézissel teszteltük, hogy a bruchida-fajok között nincs mikrohabitat preferencia árnyékos és napos foltok tekintetében.

#### Statisztikai értékelés

Az együtt-előfordulás analízishez az EcoSim programot használtuk (Gotelli & Entsminger 2001b), a koegzisztencia értékeléséhez egy Microsoft Excel makrót. A várt és kapott gyakoriságok összehasonlítására  $\chi^2$ -tesztet. A bruchidák által fertőzött magvak számát Kruskal-Wallis ANOVA-val hasonlítottuk össze. A habitat preferenciát egy-utas ANOVA-val értékeltük. Valamennyi statisztikai értékelést a Statistica 6.0 programmal (Statsoft, 2003) végeztük.

### 5.2.3.2 Eredmények

#### A guildek jellemzése

A pre-DMP-k közül a bruchidák fogyasztották el a legnagyobb számú *V. tenuifolia* magot (medián: 22,5, alsó és felső kvartilis: 7-67), ezt követték a lepkelárvák (10, 1,5-26), majd az ormányosbogár lárvák (2, 0-6) a nyers adatsor-szintjén (vagyis az edényekbe került termésekre vonatkoztatva) (az elfogyasztott magvak számára vonatkozóan: Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_2=69,43$ ,  $p < 0,001$ ). Az endofág szub-guilden belül a *Bu. venustus* volt a leggyakoribb mintánként (medián: 11, alsó és felső kvartilis: 3-43), ezt a *Bu. libanensis* követte (5, 1-14), majd a *Bu. occidentalis* (0, 0-1), végül a *Bu. brachialis* (0, 0-0) (a bruchidák számára vonatkozóan: Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_3=137,1$ ,  $p < 0,001$ ). A nyers minták szintjén mind a négy bruchida jelen volt a minták 4,6 %-ában, 3 faj volt jelen 13,9 %-ában, 2 faj volt jelen 58,5 %-ában, és csak 1 faj 23,1 %-ában. Az átlagos guild variabilitás  $2,0 \pm 0,75$  ( $\pm$ SD) bruchida faj/minta volt. *Bu. venustus* a minták 90,8 %-ában, *Bu. libanensis* 76,9 %-ában, *Bu. occidentalis* 26,2 %-ában, és *Bu. brachialis* 6,2 %-ában volt jelen. A magasabb taxon-szinten mindhárom pre-DMP (bruchida, ormányosbogár- és lepkelárva) jelen volt a minták 50,8 %-ában, kettő 34,9 %-ában, és egy 14,3 %-ában. A guild átlagos tagszáma  $2,4 \pm 0,73$  ( $\pm$  SD) volt mintánként. Bruchidák jelen voltak a minták 100 %-ában, Lepidoptera lárvák 74,6 %-ában, és ormányosbogár lárvák 61,9 %-ában.

#### Várt és megfigyelt guild-tagság gyakoriságok

A megfigyelt értékek nem egyeztek a várt gyakoriságokkal (5.14A, B ábrák). A csak éveket figyelembe vevő szint („év(durva)”, 5.14A ábra) jobbra-torzult volt és a leggyakoribb tagságszám 3 volt. Egy és 2-tagú guildek száma alacsonyabb volt, míg a 4-tagú guildek száma meglepően gyakori. A nyers és finom térbeli felbontásnál a 2-tagú guildek voltak a vártnál gyakoribbak (lásd a  $\chi^2$ -értékeléseket az ábra aláírásban) (5.14B ábra). A bruchida guild kombinációk lehetséges száma 16 volt, ebből maximálisan 8-at (50 %) figyeltünk meg változó gyakorisággal (5.13 és 5.14 táblázatok). *Bu. venustus* és *Bu. libanensis* 50,8 %-át tette ki ezeknek a kombinációknak. A lehetséges 8 magasabb taxon-szintű kombinációból, csak négyet találtunk meg. Mindhárom pre-DMP a lehetséges kombinációk 50,8 %-ában volt jelen (5.15 és 5.16 táblázatok).

#### Guild analízis

A *C*-index nem jelzett szignifikáns eltérést a null-modelltől, tekintet nélkül arra, hogy a bruchida guild, vagy a család-szintű pre-DMP-eket vizsgáltuk, és ha különböző, a mátrix sorokra és oszlopokra vonatkozó megszorításokat tettünk (5.13 és 5.15 táblázatok). A fajpárok egyike sem mutatott szignifikáns koegzisztencia metrikát egyetlen tér-időbeli feloldási szinten sem (5.17 táblázat). [Feltétlenül érdemes megemlíteni Lehsten & Harmand (2006) eredményeit, akik 291 prezencia/abszencia mátrix alapján számolt *C*-index és a kapott együtt-előfordulás szignifikancia értékeinek érzékenységet vizsgálta a sequential swap algoritmus alkalmazásával kapcsolatban. A problémát az vetette fel, hogy az algoritmus nem azonos eséllyel cseréli le a cellák tartalmát. Azt kapták, hogy igen csekély mértékben torzította egyes esetekben az eredményt és főként nem az ökológiai interpretációt. Mindenesetre 30000 iterációt ajánlanak egy pontos *p*-érték eléréséhez.]

#### A bruchida-fajok mikrohabitat preferenciája

A *Bu. venustus* imágók átlagos száma/termés  $0,23 \pm 0,49$  ( $\pm$ SD) volt napos növényállomány foltokban és  $0,22 \pm 0,50$  árnyékos foltokban ( $F_{1, 1575}=0,2235$ ,  $p=0,6365$ ). A *Bu. venustus* imágókból kelt parazitoidok átlagos száma/termés  $0,04 \pm 0,21$  ( $\pm$ SD) volt napos és  $0,10 \pm 0,31$  árnyékos foltokban ( $F_{1, 314}=2,625$ ,  $p=0,1062$ ). A három másik bruchida-faj átlagos száma/termés  $0,11 \pm 0,34$  ( $\pm$ SD) volt napos és  $0,51 \pm 0,71$  árnyékos foltokban ( $F_{1, 1575}=$

175,1977,  $p < 0,0001$ ). Ebből a három bruchida-fajból kelt parazitoidok átlagos száma/termés  $0,04 \pm 0,19$  ( $\pm$ SD) volt napos, és  $0,11 \pm 0,31$  árnyékos foltokban ( $F_{1, 216} = 4,062$ ,  $p = 0,0451$ ).

### 5.2.3.3 Tárgyalás

A természetes közösségek nyitott rendszerek, melyek folyamatosan változnak fajkompozícióban és abundanciában. A közösségek építő kövei, a guildek, szintén változnak térben és időben. A jelen munka eredményei azt mutatják, hogy a *V. tenuifolia* pre-DMP guildje jelentős tér-időbeli változásokat mutat az összetételben. Mind a tagok száma, mind pedig a guild összetétele változik és olyan faktorok következtében, amelyeket még nem eléggé ismerünk. Ilyenek lehetnek a földrajzi távolság, demográfiai sztochaszticitás, áttelelési veszteségek, más populáció dinamikai jelenségek, időszakos vagy lokális gazdanövény kihalás, csökkent táplálék minőség, amely az egyik guild-tagot súlyosabban érinti, a parazitáltság és predáció mértéke és, nem utolsósorban a mikrohabitat sajátosságai iránti preferencia.

A vizsgált mintákban lényeges eltéréseket találtunk a várt guild-kombinációk tekintetében (5.13 és 5.15 táblázatok). Továbbá, a tér-időbeli felbontás szintje befolyásolta a guild variációk gyakoriságát (5.14A, B ábra): ahogy a térbeli felbontási szint a nyerstől a durva felé változott, a guild-tagság megfigyelt gyakorisági eloszlása jobb felé torzult (különösen, ha az időt is figyelembe vettük (5.14A ábra). Ennek magyarázata az lehet, hogy minél részletesebb a felbontás, annál jobban közelíti a megfigyelt guild kombinációk száma a lehetségest (Gotelli & Entsminger 2001b), mivel a finomabb tér-idő skála sokkal több véletlenszerűséget enged meg (Levin 1992, Noda 2004). Így a nagy felbontás elősegíti új kombinációk detektálását és *vice versa*, alacsony felbontási szint, extrém esetben, csak egyetlen guild kombinációt eredményezne. Másrészt, a magasabb taxonómiai szintű vizsgálat biztosítja a nagyobb valószínűséget, hogy legalább egy faj bármely csoportból beleessen, ezért a megfigyelt guild kombinációk szorosabban közelítik a maximálisan lehetséges fajkombinációkat (5.15 táblázat). Ebben a vizsgálatban, a megfigyelt guild kombinációk a lehetségesnek a felét érték el. Ezzel ellentétben, viszonylag nagy számban voltak olyan guildek, amelyek nem tartalmazták az összes fajt. A guild kombinációk száma általában a lehetséges kombinációk felénél kevesebb volt (5.13 táblázat). A bruchida guild esetében a leggyakoribb variáció 2 faj volt (5.13 táblázat), ami a *Bu. venustus* és *Bu. libanensis* relatív gyakoriságának köszönhető.

Ami a pre-DMP guild szerveződését illeti, a null-modelltől szignifikáns eltérés nem volt (5.13 és 5.15 táblázatok), jelezvén, hogy a guildek nem kompetitíve szerveződtek. Azon közösségekben, ahol a kompetíció szervező erő, ott a *C*-indexnek szignifikánsan nagyobb kell lennie, mint a véletlenszerűen várható. Valószínű, hogy állandó sor és oszlop összeg feltétellel végzett randomizálás esetén nem lehetséges család-szinten kompetíciót detektálni, mivel az adatösszevonás következtében lényeges variabilitás veszteség keletkezik. A guild szerveződést tehát sem faj-, sem család-szinten nem befolyásolta a fajok közötti verseny. Ennek ellenére, a *Bu. venustus* és *Bu. libanensis*, a két leggyakoribb bruchida-faj közötti jelentős forrás átfedés mégis magában foglalhat versenyt is. Ugyanakkor a forráshasználat mennyiségi vizsgálata azt mutatta, hogy, bár a forrásuk közös, igen sok termés marad érintetlenül (lásd az 5.1 részt). A parazitoid közösségekhez hasonlóan (Hawkins & Mills 1996), a bruchida pre-DMP guild is nem telített közösség része és, hogy egyedi forrás egységek (termések és magvak) felhasználásra kerülnek-e vagy sem, nagyban esetleges. Még ha a versenyt bizonyítani lehetne is, az nem szükségszerűen jelentené azt, hogy ez az erő uralja a közösség szerveződését (Simberloff *et al.* 1999). A magyarázat a látott mintázatot illetően másutt is kereshető.



Az együtt-előfordulási mintázat esetleg verseny eredménye, ha a guild-tagok ritkák, vagy nagyon specializáltak (pl. növényi szövet szinten). Ezt a fajok guildbe sorolásakor is figyelembe kell venni. Három bruchida-faj (*Bu. venustus*, *Bu. libanensis*, és *Bu. occidentalis*) csaknem teljesen monofág, mivel gyakorlatilag szinte csak a *V. tenuifolia*-ban fordulnak elő, és csak ritkán használnak egy másik gazdanövényt, a *V. cracca*-t (Jermy & Szentesi 2003), melynek az időbeli elérhetősége még hozzá lényegesen eltér. A negyedik faj, *Bu. brachialis*, nagyon ritka a *V. tenuifolia*-n, mert a fő tápnövénye a *V. villosa*. A jelenléte/hiánya jelentősen befolyásolja a guild kombinációkat. Bizonyos mértékig ugyanez igaz a *Bu. occidentalis*-ra is ritkasága következtében. Így, egyfelől a ritka fajok hiánya (akár monofágia egy másik növényen vagy alacsony abundancia következtében) tévesen jelezheti a versenyt ezek és más guild-tagok között. Másfelől, a ritkaság befolyásolja az eredményeket, mert a tér-időbeli felbontási szint meghatározza, hogy melyik fajkombináció lehet jelen a mintákban. A ritka faj jelenléte csak intenzívebb mintázással növelhető.

Az a véleményünk, hogy a taxon-guldek tagjai, szorosan rokon fajok lévén és nagyon szűk gazdaspektrummal (monofágia, szűk oligofágia) rendelkezvén, obligát guild-formáló fajoknak tekinthetők. A fajokat ugyanazon forrás használatának a kényszere hajtja a guildbe a relatív abundanciájuk szerint. Az ilyen guldek száma magas kell, legyen, mert a specializált herbivor rovarfajok aránya közel 80 % (Schoonhoven *et al.* 1998). Példaként említhető, hogy a Brassicaceae fajokon élő fitofág guldek szerveződésében a növény családra jellemző specifikus kémiai anyag fontos faktor volt (Frenzel & Brandl 1998), ugyanakkor a közönséges levél anyagok (nitrogén, víz, cellulóz és lignin) erdei fajok guild összetételét nem befolyásolták (Peeters 2002). A guild-tagok azonban nem szükségszerű, hogy versenyezzenek (Rathcke 1976, Lawton 1984b, Strong 1984, Kaszab 1962). Hawkins & MacMahon (1989) hangsúlyozza, hogy a generalista fajok gyakran destabilizálnak guldeket. Még abban az esetben is, amikor a versenyt lényegesnek tartották a fitofág guild-tagok között, nem bizonyult az egyetlen szervező erőnek (Zwölfer & Stadler 2004).

Egyike a hatásoknak, mely variabilitást eredményez a guild összetételben a mikrohabitat sajátosságok iránti igény (Joern & Lawlor 1981). Mi azt találtuk, hogy a *Bu. venustus* egyformán preferálja a napos és árnyas *V. tenuifolia* élőhelyeket, ugyanakkor a másik három faj szignifikánsan abundánsabb volt az árnyas helyeken. Az a faktor, ami eltérő mikrohabitatok választására kényszerítette őket, nem a parazitoidok nyomása volt, mert ezek még fokozottabb mértékben voltak jelen az árnyékos foltokban.

Ez a tanulmány tehát azt mutatja, hogy nem az interspecifikus verseny, hanem egyéb tényezők befolyásolják a szerveződési folyamatokat és a vizsgált guild-tagok véletlenszerűen szerveződnek. Interspecifikus versenyt nem tudunk kimutatni, ugyanakkor a táplálkozási specializáció és a mikrohabitat preferencia kellően megmagyarázza a guild-tagságot. A kompetitív viszonyok szerepét a guild szerveződésben általában nem kívánjuk tagadni, szerepe azonban függhet attól a közösségtől, amit vizsgálunk.

## 6 Magpredátorok és gazdanövényeik evolúciós kapcsolatai és stratégiái

### 6.1 Leguminosae magvak és bruchida-fajok méretviszonyai: eloszlási mintázatok és evolúciós kérdések

A tárgyalás alapjául szolgál:

Szentesi, Á. & T. Jermy. 1995. Predispersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. *Oikos* 73, 23-32.

c. munkája.

#### Bevezetés és célkitűzések

A téma tárgyalása alapvetően Szentesi & Jermy (1995) koncepciója szerint történik, azonban újabb adatok felhasználásával teljes átdolgozásra került. Erre azért volt szükség, mert a cikk megírása és megjelenése óta eltelt több mint 10 év alatt jelentős számú mintával bővült a Leguminosae termés-gyűjteményünk, újabb bruchida-fajokat sikerült megtalálni, újabb tápnövény adatokhoz jutottunk, a korábbi adatok jelentős részét pedig ellenőrizhettük. Ezáltal lehetővé vált egy hasonló indíttatású, de jóval szélesebb adatbázison nyugvó értékelés elvégzése. Jelentős különbségek is vannak a korábbi megközelítéshez képest.

A munka elvi alapját az a régi megfigyelés (Bridwell 1918, citálja Center & Johnson 1974, Janzen 1969) adja, hogy a mag mérete és alakja döntő jelentőségű a magvakban fejlődő (endofág) magfogyasztó rovarok számára. A testméret olyan egyedi életmenet komponens, amely összefüggésben áll a túléléssel és szaporodási képességgel (fekunditás).

Janzen (1969) a magméret (amely ebben az esetben a magtömeget jelentette) és az endofág magfogyasztó rovarok kapcsolatát vizsgálva, fás-szárú közép-amerikai Leguminosae fajoknál, azt találta, hogy azon növényfajok magjai, melyeket a bruchidák fogyasztottak, szignifikánsan kisebbek voltak, mint azokéi, melyekben nem éltek a bogarak. Feltételezte, hogy a bruchidák által fogyasztott fajok – védekezésüként – kisebb magméretek felé evolváltnak. Explicite kifejtette (Janzen 1983, p. 645), hogy „... a magpredátorok és diszperziós szervezetek kétségtelenül részét képezik azoknak a szelekciós erőknél, melyek a magméretet meghatározzák.” Ezzel, de más nevezetes jelenségek, mint a „makkos évek” (masting) és a magpredátor szatiáció útján, melyeket Janzen szerint szintén a magfogyasztó rovarok hatására evolváltnak a növények, mintegy megszabadulnak fogyasztóiktól, mert azok nem képesek kisebb magvakban kifejlődni, vagy ha igen, akkor a testméret csökkenésével egyidejűleg fekunditásuk is jelentősen csökkenhet. E folyamat eredményeként a növény mintegy megszökik endofág fogyasztói elől. Az a megfigyelés, mely szerint a mag morfológia és a kémiai tulajdonságok erőteljesen befolyásolják a bruchidák általi fertőzési mintázatokat, a problémakört a koevolúciós gondolkodás mintapéldájává tette (Janzen 1969 és később, Center & Johnson 1974, Rosenthal & Janzen 1979, Labeyrie 1991 és mások).

Janzen feltevésével ellentétes következtetésre jutott már Ernst *et al.* (1989) is a magméret és a bruchida eloszlás tekintetében. De az említett további növényi válaszok (masting stb.) a magfogyasztók szelekciós nyomása eredményeként való jelentkezését is megkérdőjelezték (Waller 1993). A jelen vizsgálatban, első alkalommal a mérsékelt égövi endofág magpredátorok esetében, mi is azt bizonyítjuk, hogy a bruchida MP-k nem befolyásolják gazdanövényük

magméretének evolúcióját, de kolonizációs folyamatukat erőteljesen meghatározzák a magvak morfológiai paraméterei.

A magméret csak egyike azoknak a faktoroknak, melyek limitálják az MP-k magvakhoz való hozzáférését és azok használatát táplálék forrásként. A magvak kémiai anyagai, akár a termésfalban, akár a maghéjban vagy éppen az endospermiumban, jelentős hatást gyakorolhatnak a fogyasztóra (lásd a 3. fejezetet). Az MP-k magméretre gyakorolt szelekciós hatásának előfeltétele, hogy a növények magméret varianciát, az MP-k pedig preferenciát mutassanak bizonyos magméretek irányában. Az előbbire nézve természetesen sok adat van, az utóbbira szinte semmi (Willson 1983). Továbbá, a mérsékelt égövi Leguminosae fajok és MP-ik kapcsolatának feltétlenül figyelembe veendő specifikus vonása, hogy az MP-k többsége a tojásaikat a termésfalra rakja abban az időszakban, amikor azokban még éppen csak fejlődésnek induló magkezdemények találhatók. Vagyis kérdés, hogy az MP-k általában képesek-e a magméretre szelekciós nyomást gyakorolni, mert nincs, vagy csak rendkívül csekély lehetőségük van a lárva által elfoglalásra kerülő mag méretének megválasztására. [A tárgyilagosság megkívánja azt a megjegyzést, hogy egyes esetekben (pl. *Laburnum anagyroides* és *Bruchidius villosus*) a nőstények tendenciózusan a nagyobb termésekre és azokon is a jobban kiszélesedett, tehát a fejlődésben előrehaladottabb, magkezdemények közelébe raknak tojásokat (Szentesi 2006).] A fejlődő mag kémiai összetevőinek állapotáról, a leendő magméretről azonban szinte semmi információval sem rendelkezhetnek. Mi több, a magkezdemények jelentős része a fejlődés során abortálódik (lásd a 4. és 5. fejezeteket), melynek többféle oka is lehet (Stephenson 1981), tehát a lerakott tojásokból kelő L1-k egy jelentős része eleve pusztulásra van ítélve.

A Leguminosae fajok gyűjtése és a magvakat fogyasztó rovarfajok kinevelése során, kiemelve a bruchida fajokat, azt tapasztaltuk, hogy egyes fajokra nézve (pl. *Bruchidius marginalis* az *Astragalus glycyphyllus*-ban, a *Bi. varius* egyes *Trifolium*-fajokban vagy a *Bi. pusillus* a *Coronilla varia* termésében) a magalak jelentős hatással nem lehet, mert abban az esetben, ha az adott mag, melyben a lárva fejlődik, nem szolgáltat elegendő tápanyagot a kifejlődéshez, akkor a lárva ugyanazon a termésen belül átvonul egy másik maghoz és azt is elfogyasztja (saját megfigyelések, Hoffmann *et al.* 1962). Más *Bruchidius* és a *Bruchus* fajok erre nem képesek, a teljes lárvafejlődés egyetlen magban zajlik le, ezért annak mérete fontos lehet a kifejlődő adult méretének meghatározásában.

Ilyen kérdés nem vizsgálható anélkül, hogy a filogenetikai és ökológiai hatótényezőket ne választanánk szét (Harvey & Pagel 1991). Ennek az az alapja, hogy a bruchida fajok egymással leszármazási viszonyban állnak, ezért bizonyos fenotípusos jegyek, mint testalak és méret, melyek jelentősen variálhatnak ugyan, mégis csak faji sajátosságok. Ugyanígy, a növényi források, melyeket használnak, rokonsági viszonyban lehetnek. Felvetődik a kérdés, hogy mennyiben határozza meg a bruchidák testméretét és alakját egy olyan ökológiai tényező, mint a gazdanövény magalakja, mely jelentős mértékben variálhat a tápanyag ellátottság, kitettség, más növények általi verseny stb. révén, és viszont, egy adott magalak használata tekintetében szétválnak-e a bruchida génuszok, vagy pedig véletlenszerű az előfordulásuk. A természetes növényi rokonsági besorolás (Tutin *et al.* 1968, Lewis *et al.* 2005) az egyes tribuszokban hasonló alakú magvak együttesét eredményezi, továbbá a rokon növény-tribuszokat szintén-rokon bruchida fajok fogyasztják. Ezért a hipotézis szerint jelentős egyezést várhatunk a két résztvevő között a rokonsági eloszlások következtében. Ugyanez a kedvező helyzet jelent egyben problémát is, amennyiben a filogenetikai hatások (a bruchida fajok rokonsági viszonyai) és az ökológiai vonások (pl. a magmérethez való alkalmazkodás) együtteséből nem tudjuk megmondani, hogy melyik oldal a meghatározó. A hasonló testméret lehet a rokonság

következménye és fordítva, nincs a rokonsági viszonyoknak hatása, a testméretet a mag mérete határozza meg.

Harvey & Pagel (1991) felfogását az 1990-es évek közepén az ausztrál Mark Westoby köré gyűlt csoport kritizálta élesen (Westoby *et al.* 1996, Leishman *et al.* 1995 és további munkáik). Westoby és munkatársai elsősorban a növényi magtömeg evolúciós ökológiáját vizsgálva fejtették ki véleményüket: mindkét felfogásban közös elv az ún. *filogenetikai niche konzervativizmus*, amely egyszerűsítve azt írja le, hogy azon élőlény-vonalaknak, amelyek valamely niche-viszonylatban sikeresek voltak, az utódaik is ugyanazt vagy hasonló niche-t foglalnak el. Emiatt egy tulajdonság esetében azt várhatjuk, hogy filogenetikai és ökológiai korrelációkkal egyaránt rendelkezik. Ezért értelmetlen különféle statisztikai és más módszerekkel a kétféle hatást szétválasztani és azok külön részeseződését meghatározni. Ez a vita nagyrészt akkor zajlott, amikor a most tárgyalandó cikkünk éppen megjelenés alatt állt, ezért figyelembe vettük a bírálók azon igényét, hogy a filogenetikai és ökológiai hatások szétválasztását végezzük el.

Ezen kívül a következő további célkitűzéseket is vizsgáltuk:

1. A mag morfológia növényi tribusz, ill. faj-szinten korrelál-e a bruchida fogyasztási mintázatokkal?
2. A mag morfológiai sajátosságok megosztják-e a forrásokat a bruchida taxonok között?
3. A bruchida test morfológiai (méret) paraméterei megfelelnek-e a hasonló növényi adatoknak?
4. Van-e evolúciós kapcsolat a bruchidák és a magméret és -alak között?

### 6.1.1 Anyagok és módszerek

A Leguminosae fajok mintáinak gyűjtését és kezelését lásd az Appendixben.

Egyik legfontosabb módszerbeli különbség az, hogy – a korábbi (Szentesi & Jermy 1995) feldolgozáshoz képest – a jelenlegi újrászámolásnál irodalmi adatokat *nem* vettem figyelembe egy adott növényfaj és bruchida kapcsolatánál. A cikk megjelenése óta eltelt időszak alatt gyűjtött újabb mintákat is feldolgozva, kiegészítettem azt az adat állományt, amelyből a korábbi számításokat végeztük. A korábbi adattáblázat 110 növényfaj magparamétereit tartalmazta, a jelenlegi 151 fajt. Ez a magyar Leguminosae flóra kb. 75 %-át jelenti. A jelenlegi analízishez csak az általunk gyűjtött mintákból származó információkat használtam fel (6.1 táblázat). Nem vettem figyelembe a termesztett pillangós növényeket és a bennük élő zsizsikfajokat sem, mert az emberi szelekciós tevékenység egyre növekvő magméreteket produkált az idők folyamán. A janzeni elmélet vizsgálatának pedig éppen a magméret és bruchida-méret megfeleltetése a célja, nem lehet tehát az értékelés alapja egy mesterséges rendszerben kialakított viszony. Belekerültek viszont azok a növényfajok, melyek bár behurcoltaknak minősülnek, napjainkra meghonosodtak a Kárpát-medencében (*Gleditsia*, *Robinia*, *Amorpha*, *Petteria*, *Spartium*, *Cercis*, *Sophora*, *Cytisus*, *Caragana*, *Gymnocladus*, *Wisteria*), vagy arborétumokban folyamatosan jelen vannak (*Halimodendron*, *Cladrastis*) és hazai magfogyasztó rovarfajok alkalomszerűen vagy rendszeresen – kevés kivétellel – előfordulnak bennük. (A teljes lista az Appendixben található.)

A gyűjtemény adatai alapján képzett adattáblázat csak magméreteket és az egyes fajokban előforduló bruchida test-paramétereiket (szárnyfedő-hossz, szárnyfedő-szélesség, tor-hossz és testmagasság), a megfelelő növény-kódokkal (faj, nem, klád és tribusz) ellátva, a növényben általunk talált bruchida-fajok számát, azonosítási kódját stb. tartalmazta.

A magméretek felvételezésekor a saját gyűjtött mintákat, a még nem gyűjtött fajok esetében (*Ornithopus sativus*, *Vicia lutea*, egyes *Coronilla*-fajok) arborétumok maggyűjteményeiből kapott mintákat használtunk fel. Törekedtünk arra, hogy legalább 35 mag axonometrikus adatait és tömegét megmérjük. A magvak méretét és tömegét az Appendixben leírtak szerint mértük. A magvak térfogatát a közleményben leírt, a mag alakjához idomuló eljárás szerint (lásd részletesebben Szentesi & Jermy 1995) a jelenlegiben nem határoztam meg. A térfogat hagyományos kiszámítását (tehát a 3 axonometrikus méret összeszorzását) sem használtam abból a megfontolásból kiindulva, hogy a valós térfogattól jelentősen eltérnek (ui. a magvakat egy téglá- vagy hasonló testalakban helyezik el, miközben jelentős térfogatot adnak hozzá a csúcsokon).

A mag és a bruchida testalak (gömbölyedség vagy lapítottság) jellemzésére a közleményben leírtaknak megfelelően továbbra is a legkisebb és legnagyobb méret hányadosát tartottam legalkalmasabbnak. Annak biztosítására, hogy az arány a megfelelő méretekből kerüljön ki, a méretfelvételt standardizáltam (lásd az Appendixet).

A bogarak testméretét nem csak faji, hanem tápnövény-szinten is megkülönböztettem, mert ugyanazon bruchida faj egyedei, természetes méretvariációjukon kívül, jelentősen eltérő méreteket érhetnek el a különböző tápnövényekben való fejlődés következtében. A lemért magvak számának megfelelő számú bruchida testméreteinek felvételére törekedtem, ez azonban nem volt minden esetben lehetséges, mert az egyes tápnövényekből néha igen jelentős egyedszám különbségekkel keltek. Ennek egyik oka a bruchida faj általános ritkasága, egy másik lehetséges ok, a tápnövények közötti alkalmassági különbségek voltak. Emiatt a lemért egyedek száma 1 és 35 között változott. A lemért testparaméterek közül a szárnyfedő- és torhossz összegét tekintettem a testhossznak. Ez a fej hosszával rövidebb, mint a valóságos testhossz, a fej méretének figyelembe vételére azonban nem volt lehetőség (lásd az Appendixet).

A bruchida-méretekkkel való korrelációkban (Pearson  $r^2$ , ill.  $r$  és a hozzátartozó szignifikancia számítás, Statistica 6.0, Többszörös Regresszió Modul), a térfogat helyett a magtömeget és az egyedi méreteket (hosszúság, szélesség és magasság) használtam. A mag- és testméretek összehasonlításakor a faj-szintű értékelésen kívül indokoltnak látszott a növényi tribuszok szintjén összevonásokat tenni. Egyrészt, nem volt értelme a génusz-szintű analízisnek, mert ez egy indokolatlanul heterogén és nehezen magyarázható képet adott, másrészt azokban az esetekben, ahol csak egyetlen faj képviselte a génuszt, nem volt lehetőség összehasonlításra adat hiányában. A magméret és testméret összehasonlítására, homogenitás vizsgálatok után, ANOVA-t és *post hoc* Scheffé-tesztet használtam.

Az ökológiai vs. filogenetikai hatás vizsgálatát a következő módon végeztem: a magméretekből klaszter analízisek (teljes lánc vagy Ward-féle módszer, valamint négyzetes euklidészi távolság) alkalmazásával 4-4 csoportot képeztem. [Azért 4 csoportot, hogy ezekben a számítások céljából több *Bruchus*, ill. *Bruchidius* faj is beleessen, mert valamelyik hiánya nem tette volna lehetővé az ANOVA analízist. Minél több csoportot jelölünk meg, annál kevesebb bruchida lesz jelen egy-egy csoportban, de az így nyerhető információ nem növekedik. Bár a magméret egy florisztikai analízisben elméletileg folytonos változó, mégis jelentkeznek bizonyos határok, melyeket az algoritmus csoportokként különböztet meg.] Egy ilyen példát mutat be a 6.3 ábra. Ezek a magalak esetében a gömbölyded és a hosszúkás lapos forma, a méretek esetében a nagyobb és kisebb magvak közötti átmeneteket formálták. Ezután a 4-4 csoporthoz hozzárendeltem a bruchida-fajokat megfelelő paramétereik alapján és az adatsort kétféle szempontból kódoltam: a klaszter csoport számával, és a bruchida génusszal (*Bruchus*, *Bruchidius*, *Acanthoscelides* és *Megabruchidius*). Végezetül ezekkel az adatokkal egy-utas

ANOVA-t számoltam két „irányból”: (a) miként rendeződnek el a bruchida génuszok tagjai a klaszter csoportok mentén és, (b) miként viszonyulnak egymáshoz egy-egy méretparaméter szerint a bruchida génuszok egy klaszter csoporton belül? Adat-transzformációkat nem kellett végezni, mert az esetek túlnyomó részében a Levene-féle homogenitás teszt nem volt szignifikáns.

## 6.1.2 Eredmények és tárgyalásuk

### Magméret és bruchida-faj eloszlás

A magtömegeket, növényfaj szinten, az Appendix App-1 táblázata közli. A vizsgált 151 magyarországi Leguminosae-faj magtömeg gyakorisági eloszlását a 6.1 ábra mutatja. A legtöbb (68) faj magtömege a 1-10 mg tömegosztályba esik. A tribusz-szintű összevonások alapján (6.2 táblázat) jelentős különbségek adódnak magtömeg, maghossz és magalak tekintetében. Míg a Millettieae tribusz (*Wisteria*) a rendkívül lapos magvakkal, a Fabeae tagjai a nagymértékben gömbszerű magvakkal tűntek ki.

A bruchida fajok eloszlása azon Leguminosae-fajok magtömeg osztályai között, amelyekben fejlődnek (6.2 ábra) azt mutatta, hogy nem a leggyakoribb (1-10 mg) magtömeg osztályban található a legtöbb bruchida-faj. Szignifikánsan több *Bruchus* és *Bruchidius* fejlődik a 10-100 mg közötti tömeg kategóriában. Ez önmagában is érv Janzen feltételezése ellenében.

### Általános összefüggések a magméret és bruchida testméret között

A gyűjtött Leguminosae mintákban rendszeresen előkerültek kiugróan kis méretű bruchida adultok. A csoporton belüli jelentős méretvariációt a korai irodalmi adatok (pl. Bridwell 1918) is említik, a jelenséget mégis inkább tenyészhető fajok esetében vizsgálták rendszeresen (Desroches 1983), melyet a táplálék elérhetőségére és intraspecifikus versenyre vezettek vissza. Egyetlen extrém példát kiemelve, a *Bruchidius villosus Laburnum anagyroides*-ben fejlődött egyedei átlagosan 3 mm, a *Genista pilosa*-ból kelt egyedek pedig 1,7 mm testhosszúságot mutattak (6.1 táblázat). A *Bruchus libanesensis* és *Bu. occidentalis* egyaránt előfordul *Vicia tenuifolia*-ban és *V. cracca*-ban. A 6.3 táblázat példaként közli, hogy testhosszuk szignifikáns különbségeket és varianciát mutat aszerint, hogy melyik növényfaj magjaiban fejlődnek. Ugyanakkor az is látszik, hogy a méret változtatás képessége nem azonos a két fajnál és genetikai komponense is lehet.

A testméret időben is változhat ugyancsak a fenti okoknál fogva. A *Bruchus pisorum* évek és ivarok szerinti testméret eloszlása (6.4 táblázat) az évek (az elvetett borsófajta magméret kényszereinek) meghatározó szerepét tükrözi. A GLM faktoriális ANOVA ugyanis minden minta esetében az évet jelölte meg a testméret szignifikáns meghatározójaként (lásd a táblázat alján), míg az ivarnak (így a kettő kölcsönhatásának) sem volt szerepe ebben. A testhossz (elytrum és torhossz összege) varianciája az összes évre 0,024 mm volt.

A gyűjtött Leguminosae anyagból kikelt és lemért imágók két fontos testparamétere (testhossz és testalak) a *Bruchidius* (30 növényfajból) és *Bruchus* (23 növényfajból) génuszok között a várakozásoknak megfelelően alakult: a *Bruchidius* génusz fajtái kisebb testhosszúságúak és ez a méret szignifikánsan különbözik a *Bruchus* fajokéitól ( $2,35 \pm 0,02$  mm,  $N= 513$  vs.  $3,01 \pm 0,02$  mm,  $N= 674$ ,  $t_{\text{szám.}} = 26,4193$ ,  $df= 1, 1185$ ,  $p < 0,0001$ ). A testalak (gömbölydedség) ezzel szemben nem különbözött:  $Bi. = 0,4759 \pm 0,0022$ ,  $N= 209$ , vs.  $Bu. = 0,4787 \pm 0,0012$ ,  $N= 380$ ,  $t_{\text{szám.}} = 1,2317$ ,  $df= 1, 587$ ,  $p= 0,2186$ .

A növényi tribusz-szinten értékelt bruchida testhossz-méretet azt mutatták, hogy míg a *Bruchus* testhossz ( $3,06 \pm 0,02$  mm,  $N= 569$ , a maghossz 77 %-a) a Fabaeae magméretnek ( $3,98 \pm 0,05$  mm) megfelel, addig a *Trifolium* fajok magjához ( $2,5 \pm 0,08$  mm) kevéssé illik az a viszonylag nagy *Bruchidius* méret ( $2,28 \pm 0,03$  mm,  $N= 95$ , a maghossz 91 %-a), mely ezeknek a fajoknak a magjában fejlődő bruchidák átlagos testhossza. Ez arra hívja fel a figyelmet, hogy az ezekben a fajokban fejlődő bruchidák több magot fogyasztanak el a fejlődés folyamán, és ezáltal függetlenné válik testméretük a magmérettől (Hoffmann *et al.* 1962). Ez az összefüggés egy további érv a Janzen bruchidák elleni védekezést célzó, a kisebb magméret felé haladó evolúciós elmélete megcáfolására (Janzen 1969).

A magvak méretbeli sajátosságainak (térbeli kiterjedés és magtömeg), valamint a bruchidák hasonló vonásainak (a különféle testméretek és a test gömbszerűségének mérőszáma) korreláltatása több összefüggést világít meg. A bruchida fajok túlnyomó többsége egyszerű testhossz arányosságot mutat a magvak hosszával (6.4 ábra), ahogy ez emelkedik, úgy a testhosszok is követik, a kisebb maghosszhoz pedig kisebb testhossz tartozik. Összességében a ponteloszlás „lefelé torzult”, ami azt jelenti, hogy a magvak mérete kissé gyorsabban növekedik, mint a magfogyasztókéi. Kiválik ellenben 4 csoport, melyek nem követik ezt a tendenciát. Kettő ezek közül (az ábrán *A* és *B*) a maghossz jelentős növekedése ellenére sem növeli a testhosszt, a másik kettő (*C* és *D*) esetében a helyzet éppen ellentétes, a maghossz jelentősen nem változik, a testhossz ennek ellenére viszonylag nagy, az átlagnál mindenestre jóval nagyobb. Ezek a csoportok külön-külön a következő fajokat foglalják magukban: Az *A* körbe a *Callosobruchus chinensis* tehénborsóban (*Vigna unguiculata*) fejlődött egyedei kerültek. Bár a mag mérete miatt testhossz-korlátozásra nem kényszerül, mégis kisebb a babban fejlődő egyedekénél. A *B* csoportba az *Acanthoscelides obtectus* és *C. chinensis* tartozik, melyek – néhány raktározott pillangós magjában élő folyamatosan szaporodó fajok – egy-egy magban többmagukkal is kifejlődhetnek, mert a gazdanövények magjai (*Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*) a saját testtömegükhöz képest óriásiak. A *C* csoport a borsóban élő *Bruchus pisorum*-ot jelöli, amely egyike a Magyarországon megtalálható legnagyobb fajoknak és testmérete összhangban van a táplálékul szolgáló mag méretével. A *D* csoportban egy Magyarországon néhány éve megjelent nagytestű bruchida tartozik (*Megabruchidius tonkineus*, Jermy *et al.* 2002), amely a lepényfa, *Gleditsia triacanthos*, magjában él. Az összefüggés rávilágít arra, hogy a bruchida lárvák, sok esetben, korántsem növekednek olyan kényszerfeltételek közepette, amely a mag endospermium 100 %-os kihasználását követelné meg [pl. a *Bi. villosus* az endospermium kb. 26 %-át nem fogyasztja el (Szentesi 2006)]. Ha ez így lenne, a pontok az ábrán a 45-fokos vonal mentén rendeződnének. Ezt a helyzetet csak egyetlen faj, a tonkini óriászsizsik (*D* csoport) közelíti meg. Hasonló, de nem ennyire világos, összefüggés állapítható meg más testméretekkel készült korrelációkra is.

A mag és a bruchida test lapítottsága vagy gömbölyedsége között természetes pozitív összefüggést várnánk, mert a három dimenziójában kiterjedtebb mag hasonlóan megnövekedett testméreteket eredményezhet. Az erre vonatkozó 6.5 ábra egy esetben, a harmadlagos (lásd a magyarázatát a 6.1 táblázatban) bruchida magfogyasztóknál ellenkező összefüggést mutat.

#### Specifikus eredmények és tárgyalásuk

Janzen (1969) hipotézise értelmében a bruchidák által nem fogyasztott növényfajok magtömegei szignifikánsan nagyobbak, mint azokéi, melyeknek van bruchida magpredátora. A mi eredményeink nem erősítik meg ezt az állítást és ennél fogva azt a hipotézist sem támogatják, mely szerint a kisebb magvak olyan növényi stratégiát tükröznek, melynek során a növény „megszökik” fogyasztója elől a méret csökkentése által (mely ugyanakkor lehetővé teszi a magszám növelését). Az összes bruchida fajt tekintve a magméretek a tribuszok 50 %-ában voltak szignifikánsan nagyobbak, ha bruchida fogyasztotta a magvakat, míg a 6 tribusból 2-ben

nagyobbak, ha bruchida nem élt a növény fajban (6.5 táblázat). A természet, arborétumi és két extrém nagymagvú behurcolt fajt (*Wisteria* és *Gymnocladus*) kihagyva, mind az alapadatokkal, mind magtömeg átlagértékekkel számolva, azon fajok magjai szignifikánsan nagyobbak, amelyekben él bruchida (6.5 táblázat). Hasonlóan, a magalak is azt tükrözte, hogy a magvak szignifikánsan gömbölyűbbek 5 tribuszban (6-ból) azokban a növény-fajokban, melyekben nem él bruchida, szemben azokéival, ahol él (6.6 táblázat). Az a lényegi különbség, amely a két fő bruchida génusz maghasználatában fennáll, összemosódik, ha a két génuszt egybevesszük, ezért külön kezelve őket kiderül (6.7 táblázat), hogy a *Bruchus*-fajok szignifikánsan nagyobb magtömegű, de kevésbé gömbölyű, a *Bruchidius*-fajok pedig szignifikánsan kisebb tömegű, és laposabb magvakban élnek, azoknak a magvaknak a tömegéhez és alakjához képest, amelyekben a génuszok nem élnek a tápnövény körükön belül (Fabaeae tribusz ill. az összes többi tribusz). A *Bruchus*-fajok esetében a nem fogyasztott magvak 21,5 %-kal kisebb tömegűek, a *Bruchidius*-fajoknál viszont a fogyasztottak kisebbek 43,7 %-kal. Az utóbbi azonban nem csökkenti az eredményeink érvényességét, mert a *Bruchidius*-fajok között több olyan ismert (lásd a 6.1 fejezet bevezetését), amikor a lárva néhány magot elfogyaszt fejlődése során, melyek méretük szerint egyenként nem lennének elegendőek ehhez. Tekintettel arra, hogy ezek nagyobb része a kismagvú *Trifolium*-fajok közé tartozik, az átlag tömegek alacsonyak.

A mérsékelt égövi (szorosabb értelemben kárpát-medencei) Leguminosae növényfajok nem mutatnak arra nézve vonásokat, hogy a magtömegeik kisebbek lennének abban az esetben, ha bruchida magpredátorok szelekciós nyomása alatt vannak. A magtömeg, de valószínűleg egyéb magméret paraméterek is tehát olyan növényi karakterek lehetnek, melyek függetlenek a bruchida fertőzéstől. Az is természetes, hogy nem valamennyi méretében alkalmas magban élnek bruchidák. Ennek azonban számtalan egyéb oka is lehet, mint arra az értekezés más fejezetei is rámutatnak. Megjegyzendő, hogy Center & Johnson (1974), Boe *et al.* (1988), Boe & Wynia (1985) sem talált olyan összefüggést a magméret és magpredátor méret között, ami Janzen elméletét támogatta volna.

A meghatározó tényezők, melyek a bruchidák eloszlását a növényi magvak használatában befolyásolják az ökológiai környezet és a bruchida rokonsági kapcsolatok. A két hatás szétválasztására irányuló vizsgálat két testméret paraméter (test szélesség és hosszúság) esetében az ökológiai faktorok (a mag alakjának) fontosságát mutatta ki (6.8 táblázat). Ez azt jelenti, hogy a rokonsági viszonyok csak kis mértékben szólnak bele (lásd a táblázat 2. és 3. részében egy-egy kivételt). Ezekben az esetekben is látható, hogy egymással rokonságban nem álló és valószínűleg korábban szétvált csoportokat (*Bruchus* és *Megabruchidius*, illetve *Bruchus*, *Bruchidius* és *Acanthoscelides*) jellemző bélyegekről van szó. Az 6.7 és 6.8 táblázatok arra is utalnak, hogy a magtömeg/méret/alak az egyik olyan tényező csoport, amely közre játszik abban, hogy a bruchidák nem random módon kolonizálják a Leguminosae család fajait azokon a tribuszokon belül, melyekben egyáltalán előfordulnak.

A kolonizációt azonban egyéb faktorok is befolyásolják. Ezek között is kiemelkedő a növényi kémia szerepe. Sokféle vizsgálat irányult és jelenleg is irányul a Leguminosae fajok fitokémiai sajátosságainak megismerésére. Szembetűnő volt és napjainkban is az, hogy a legtöbb vizsgálat száraz magvak kémiaiáját kísérte meg feltárni (Janzen 1969, 1977b, Rosenthal & Janzen 1979 és mások). Míg a szubtrópusi és trópusi bruchidák közül több faj valóban a már elszáradt termés magjaira, vagy már más fajok által hozzáférhetővé tett magvakra (Janzen 1971), addig a mérsékelt égövi fajok a zöld termésfalra helyezik tojásaikat. Emiatt a növényi kémiai profil teljességgel eltérő lehet, mint ahogy azt például Szentesi & Wink (1991) a *Laburnum anagyroides* fiatal, érető és érett termésfalában található kinolizidin alkaloidok kompozicionális változásában kimutatta. Azt az elsődleges fontosságú kemoszenzorikus stimulust, amely a



tojásrakás folyamatát szabályozza a bruchida nőstényeknél, az éretlen termésen kell tehát keresnünk. Ilyen faktorokban kellene keresnünk az okát annak is, hogy a méretben egyébként megfelelő ( $> 5$  mg magtömegű) magvakat termő Leguminosae fajokat, melyek száma ebben a vizsgálatban 33 (21,9 %,  $19,5 \pm 0,6$  mg magtömeg, átlag  $\pm$ SE), miért nem kolonizálják bruchidák? A kémiai oldalt sem lehet azonban egyoldalúan felelőssé tenni a fogyasztó szervezetek hiányáért. Például az angol flóra Apiaceae fajai esetében Jones & Lawton (1991) nem tudott a fitokémia és a herbivor rovar kolonizáció között korrelációt kimutatni. Más növényi vonások is fontosak lehetnek, azonban ezek éppen annyira ellentmondásosak, mint az előbbi. A termés szőrözöttsége például egyes esetekben fontos lehet a tojásrakás megakadályozásában (*Astragalus cicer*, *Vicia hirsuta*), mások esetében (*Cytisus hirsutus*, *Genista pilosa*, *Lathyrus hirsutus*, *Vicia pannonica*) egyenesen stimulatív jelzőingerként funkcionálhat az adaptált bruchidák számára. Egyéb növényi tulajdonságok (a terméshal rétegeinek keménysége, hiperszenzitív reakciója stb.) is hasonló hatású lehet.

### Evolúciós megfontolások

Mint az ismeretes (pl. Jakobsson & Eriksson 2000), a magméret és a magszám trade-off viszonyban áll. Hasonló viszony áll fenn a magméret és diszperziós képesség között is. Valamennyi anyai ráfordítás, ezért érthetően ellentétes szelekciós hatások alatt alakuló tulajdonságokról van szó, amelyek további eseményeket, a mageltemetődés sebességét, csírázási képességet, a csíranövény méretét stb. is befolyásolják a habitat minőségétől függően. Az is nyilvánvaló, hogy a méretcsökkentés az anyanövény részéről csak egy határig lehetséges, amikor a csíranövények kikelése és fennmaradásuk még nem válik lehetetlenné egy kompetitív környezetben. A magtömeg evolúciójában fontos szerepet feltételező állati diszperziós, vagy a fogyasztás miatti szelekciós hatásokkal ellentétben, az újabb eredmények (Moles *et al.* 2005) azt mutatják, hogy a magtömeg evolúciója sokkal inkább a növényi növekedési formák változásával kapcsolatos, mint bármely más, a növényt érintő hatással (földrajzi szélesség, nettó primer produkció, hőmérséklet, csapadék és levélfelület index, magdiszperziós ágensek stb.). A növényi növekedési formák változásával összekapcsolt magtömeg evolúció teljes összhangban van azzal, hogy a növényi méret a magtömeg legszorosabb korrelatív faktora a ma élő növény fajok esetében (Moles *et al.* 2005).

Janzen (1969) azt is feltételezte, hogy a magpredátorok szelektálták a Leguminosae fajokat a másodlagos növényi anyagok (alkaloidok, nem-fehérje típusú aminosavak stb.) sokfélesége szempontjából is, melyek védelmi anyagokként halmozódnak fel a magvakban. Egy neves bruchida szakértő, C.D. Johnson, aki kezdetben elkötelezett híve volt ennek a koevolúciós megközelítésnek, egy váratlan fordulattal kritizálni kezdte (Johnson 1990), mivel szerinte az állítások túlnyomó része korrelatív adatokból szőtt spekulációkon alapul és a kísérletes megközelítés teljességgel hiányzott. A helyzet, ebben a tekintetben, napjainkban sem változott.

Janzen (1975) és a magunk megfigyelései is azt bizonyították, hogy sok mintából egyáltalán nem keltek magfogyasztó bruchidák a nagy mértékű parazitoid tevékenység következtében, vagy egyszerűen azért, mert nem voltak magpredátorok jelen (feltételezve, hogy a mintavételek reprezentatívak voltak). Bizonyos, hogy az új növényegyedek megjelenése is epizodikus (Sallabanks & Courtney 1992) és véletlenszerű, elsősorban a szabaddá váló mikrohelyek számától függően, valamint egyes fajoknál domináló magszám-limitáció következtében (Szentesi & Jermy 2003), amelyhez a pre-diszperzális magpredátornak vajmi kevés köze van. Vagyis, az MP-k hatásának térben és időben irreguláris az intenzitása.

Az MP-knek nem csak negatív hatása lehet. Bár a füge-fügedarázs (Bronstein 1992) relatíve szimmetrikus kapcsolatához hasonló példák szinte nem is találhatóak, más jellegű időleges

pozitív kapcsolatok lehetségesek. Ilyenek a növényi interspecifikus verseny csökkentése a dominanciára képes faj egyedszámának csökkentésével (Harper 1977), beporzási tevékenység (Labeyrie & Hossaert 1985, Szentesi, nem közölt adatok), vagy éppen a csírázás elősegítése azzal, hogy a bogár kikelési nyílásán keresztül nedvesség juthat a magba (Sallabanks & Courtney 1992, Takakura 2002). Az utóbbi ritka jelenség, mert rendszerint a fogyasztás után megmaradó endospermium mennyisége kritikus a csíranövény állapota szempontjából, valamint, hogy csírázásra, gombás fertőzések következtében, már sor sem kerül. A legtöbb esetben, amikor a magpredátorok magprodukcióra gyakorolt jelentős hatását kimutatják, a vizsgálatok nem lépnek tovább annak demonstrálása felé, hogy vajon a növényi nettó populáció méretre gyakorolt hatás is fennáll-e (Louda 1982a,b, 1983). E nélkül pedig az érvelés vajmi keveset ér, hiszen például nem tudható, hogy a szóban forgó növényfaj képes-e vegetatív szaporodásra, ami a magpredátorok hatását jelentéktelenné teszi (Louda 1995 és saját megfigyeléseink a *Vicia tenuifolia* növényfajra vonatkozóan). Emiatt gondolhatjuk azt, hogy a magpredátorok hatása, még jelentős magfertőzési százalék esetén is csak performancia-szinten (lásd 4.1), vagy még azon sem jelentkezik, mert komplex folyamatokba [csírázási hely limitáltság, egyéb okból létrejövő magszám limitáltság (Szentesi & Jermy 2003)] ágyazódik be.

Figyelembe kell venni azt is, hogy a bruchida magfogyasztók nem önmagukban tevékenykednek. Bár az értekezés egyoldalúan (hely és időhiány miatt) csak ezekkel foglalkozik részletesen, más szervezetek, úgy, mint magdarazsak, ormányos bogarak, gubacsképző légyfajok, Microlepidoptera-fajok, poloska fajok stb. is egyidejűleg, de változó gyakorisággal vannak jelen. A felsoroltak közül azok, melyek a magvakat kívülről (de a termésen belül: ormányos és Lepidoptera lárvák), egyiket a másik után fogyasztják annak méretére való tekintet nélkül, vagy szintén kívülről a termésfalat átszűrve a mag endospermiumát szívogatják (poloskák), egyáltalán nem érintettek a magméret problémával és természetesen szelektív hatásuk sem valószínű erre a növényi tulajdonságra nézve. A 6.9 táblázat összefogja azokat a nem-védelem jellegű kényszereket, amelyek előnyök és hátrányok lehetnek a növény számára a környezet minőségétől függően, ha a prediszperzális magpredátorok szelektív hatása alatt alakul a magméret (Janzen 1969, Harper 1977, saját adatok alapján). A táblázatban foglaltakból az látszik, hogy a trendek nagyjából kiegyensúlyozottak és a körülményektől függ, hogy melyik hatás jut érvényre. A sok különféle és gyakran ellentétes erő közepette, továbbá az egyidejűleg jelenlévő magfogyasztó guild diffúz hatása következtében a magpredátor-magméret koevolúció nem valószínű a folyamatban. Sokkal inkább lehetséges, hogy a magban fejlődő MP-k alkalmazkodnak a tápnövényeik által állított kényszerekhez, anélkül, hogy azokat önmaguk befolyásolják, vagyis szekvenciális evolúció zajlik (Jermy 1976, 1984, 1993).

Tapasztalataink szerint a magban fejlődő MP-k által elfogyasztott magvak aránya ugyan 0 és 100 % között mozoghat (Szentesi *et al.* 1996, Szentesi 1999, Szentesi & Jermy 2003), rendkívül sok ép mag marad, amelynek sorsa sokkal inkább a poszt-diszperzális MP-k aktivitásától és a növényi verseny intenzitásától függ. Ritka az olyan példa, amikor egy növényfaj magjait (hangsúlyozottan!) több magban fejlődő MP fogyasztja egyidejűleg. A múltbeli verseny bizonyíthatatlan és ennél fogva érvként nem használható gondolatát elvetve, a niche szegregáció valószínűsége alacsony, bár mezohabitat-szinten jelei mutatkozhatnak (Szentesi *et al.* 2006). A növényfajok, amelyekben a *Bruchus* és *Bruchidius* génusz fajai élnek, oly mértékben különböznek a növényi kémia szemszögéből, hogy a táplálék specializáció génusz-szintű vonásokban is megjelenik.

Konklúzióként megállapíthatjuk, hogy a bruchidák gazdanövény specializációja nem koevolúciós „fegyverkezési verseny” eredménye, hanem gyökerei a bruchida fajok táplálék specializációjában magában keresendők.

## 6.2 A magpredátorok tápnövény specializációjának evolúciós vonásai

A tárgyalás alapjául szolgál:

Jermy, T. & Szentesi, Á. 2003. Evolutionary aspects of host plant specialisation – a study on bruchids (Coleoptera: Bruchidae). *Oikos* 101, 207-215.  
c. munkája.

### Bevezetés és célkitűzések

Az alábbi nem egyszerűen fordítása a már megjelent cikkünknek, hanem bizonyos fokú átdolgozásnak tekinthető, mert az egyidejűleg és a disszertáció megírásáig eltelt időszak alatt megjelent hasonló munkák eredményeit figyelembe veszi, újabb analíziseket épít be.

A filogenetikai vizsgálatok érdekében nélkülözhetetlenek a megbízható növény-rovar kapcsolat adatok. Miller & Wenzel (1995) az irodalom kritikai elemzése során arra a következtetésre jutott, hogy a fitofág rovarok és tápnövényeik evolúciójának vizsgálatában sokkal inkább a szabadföldi adatokra kellene építkezni, mint laboratóriumi kísérletekre, tovább hogy a publikált rovar és növény adatok fajidentifikáció szempontjából meglehetősen megbízhatatlanok. Így van ez a magfogyasztó rovarok és tápnövényeik esetében is, melyek vizsgálata a fenti szempontból időszerűvé vált a kb. két évtizede végzett gyűjtőmunka keretében nyert adatok alapján. A bruchidák igen alkalmas alanyoknak bizonyultak erre a célra, mert tápnövényeikből kinevelhetők, így a gazdanövény kapcsolataik megbízhatóan meghatározhatók. Korábbi irodalmi adatok csak ritkán alapultak kineveléseken (Birch *et al.* 1989), ezért a korábbi európai bruchida taxonómiai munkák nagy többsége (Hoffmann 1945, Lukjanovitsh & Ter-Minassian 1957, Kaszab 1970, Strejček 1990) nem pontos ilyen adatok tekintetében. Már Zacher (1952a,b) kimutatta, hogy a hálózással nyert adatok hibás rovar-növény kapcsolatok feltételezésére vezethetnek, mert a megfogott imágó éppen pollennel táplálkozott és nem volt más köze a növényhez. Egy másik hibaforrás több európai bruchida korábbi taxonómia bizonytalanságaira vezethető vissza, amely csak napjainkban mutat javulást. Bizonytalan az is, hogy az adott bruchida faj a lokális flóra mely részében található meg. A bizonytalanságok egy jelentős részének megszüntetésére tett erőfeszítések sorában ez a tanulmány elsőként próbál meg olyan adatokat szolgáltatni és felhasználni egy adott szempont szerint, melyek ismételt növény-gyűjtéseken és kineveléseken alapulnak.

A következő célkitűzéseink voltak:

1. Milyen bruchida-fajok vannak jelen a lokális flórában?
2. Milyen széles a kimutatott bruchida-fajok tápnövény köre?
3. Vajon a tápnövény-kapcsolatok a két bruchida genusz esetében random vagy meghatározott mintázatot mutatnak?
3. Vajon a közel rokon bruchida-fajok közel rokon növényfajokra specializálódtak-e?

### 6.2.1 Anyagok és módszerek

A mintavétel és a gyűjtött anyag kezeléséhez lásd az Appendixben leírtakat. A mintaszámok a 6.10-12 táblázatokban független mintákat jelölnek. A teljes mintaszámok és a lokalitások száma közötti különbség az ismételt gyűjtésekre utal.

#### Adatnyerés és kezelés

Ez az analízis kvalitatív adatokon alapul. A leglényegesebb információ ezért a bruchida fajok jelenléte vagy hiánya a mintákban. Egyetlen egyed jelenléte is ebben az értelemben a növény használatát, gazdanövényt jelentett, az állatok hiánya ezzel ellentétesen.

A prezencia/abszencia adatok felhasználásával megvizsgáltuk, hogy a *Bruchus* és *Bruchidius* génuszok tápnövény kör mintázata randomnak tekinthető-e. Erre a célra az 5.2.3 rész „A guild-analízis módszerei” c. bekezdésében leírtak szerint jártunk el. Az EcoSim program (Gotelli & Entsminger 2001a) segítségével azt a null-hipotézist vizsgáltuk, hogy a tapasztalt mintázat nem különbözik a véletlenszerűen kialakulttól. A mátrixban a sorok a bruchida fajokat, az oszlopok a növényfajokat tartalmazták. A hipotézis vizsgálatát a C-indexszel végeztük, 10 ezer randomizáció után, amelynek szignifikánsan nagyobbak kell lennie a valós adatok esetében a random mintázathoz képest, hogy a null-hipotézist elvethessük.

#### Bruchida- és növény-taxonómia és nevezéktan

Bár néhány entomológus foglalkozott az európai bruchida-fajok taxonómiájával az elmúlt 60 év alatt (Hoffmann 1945, Lukjanovitsh & Ter-Minassian 1957, Kaszab 1970, Borowiec 1988, Strejček 1990) a szinonimák tisztázására csak nemrégiben került sor (Anton 1998a, 2001). A bruchidákat ebben a munkában Jermy T. határozta meg, de minden faj esetében az európai bruchidák szakértője, K.-W. Anton ellenőrizte az identifikációkat. (A két fő csoport, a *Bruchus*-fajok és *Bruchidius*-fajok jelölésére a továbbiakban itt is a *Bu.*, ill. *Bi.* rövidítéseket használjuk.)

A *Bruchus* nevek Lukjanovitsh & Ter-Minassian (1957) szerint kerülnek használatra két kivétellel: (1) *Bu. libanensis* Zampetti (1993), melyet Anton (2001) határozott meg. Korábbi közleményekben (Szentesi & Jermy 1995, Szentesi *et al.* 1996) mint *Bu. rufipes* Herbst szerepelt. (2) Anton (2001) úgy találta, hogy a *Bu. sibiricus occidentalis* Lukj. & Ter-Min. egy jó faj és az érvényes neve *Bu. occidentalis* Lukj. & Ter-Min.

A *Bruchidius*-fajok nevei megfelelnek a citált irodalmi anyagoknak: *lividimanus*, *pusillus*, *seminarius*, *villosus* (Anton 1998a); *glycyrhizae* (Anton 1998b); *picipes* (Borowiec 1987); *dispar*, *imbricornis*, *marginalis*, *martinezi*, *pauper*, *sericatus*, *varius* (Lukjanovitsh & Ter-Minassian 1957); *poupillieri* (Anton 2001) és *varipes* (Anton személyes közlés). [A cikk publikálása óta azonban kiderült, hogy a *poupillieri* (Anton 2001) közlés téves volt, ezért ezt a további tárgyalásból kihagytuk.] A fajokból mintapéldányok a Magyar Természettudományi Múzeum Allattárában, Budapest, kerültek elhelyezésre. Valamennyi felsorolt *Bruchus* és *Bruchidius* faj autochton, vagy a Kárpát-medencébe igen régen került be, pl. a *Bruchus pisorum*. Az *Acanthoscelides pallidipennis* és *A. obtectus* fajokkal ehelyütt nem foglalkozunk, mert ezeket csak a XX. szd. második felében hurcolták be Magyarországra (Wendt 1981, Jermy & Balázs 1990).

Az európai bruchidák jelenlegi taxonómiája alapján (Borowiec 1988, Strejček 1990) a *Bruchus* és *Bruchidius* génuszok jól elkülönülnek, mert a Bruchinae alcsalád különböző tribuszaiba sorolhatók: a *Bruchus*-ok a Bruchini, a *Bruchidius*-ok az Acanthoscelidini tribuszba.

A növényi taxonok nevezéktanában Polhill és Raven (1981) munkáját követtük. A fajok nevei Tutin *et al.* (1968) szerint kerülnek írásra, a *Vicia angustifolia* kivételével, amely az utóbbi szerzők szerint a *Vicia sativa* ssp. *nigra* szinonimja, míg a közép-európai botanikai irodalomban (Jávorka 1925, Soó & Kárpáti 1968, Hanelt & Mettin 1989) külön fajként jelenik meg.

### 6.2.2 Eredmények

A cikk megjelenéséig eltelt 17 év alatt 138 Leguminosae faj és alfaj termését gyűjtöttünk be, amely a magyarországi őshonos és behurcolt Leguminosae flóra kb. 70 %-a (Soó & Kárpáti 1968). A kimaradt fajok nagyon ritkák, nemrégiben kipusztultak, vagy védettek. A mintaszámok,

a bruchida és növény fajszámok a 6.10-12 táblázatokban láthatók és nagyjából tükrözik a növényfajok gyakoriságát.

A null-modell analízisek a randomtól szignifikánsan eltérő tápnövény kör mintázatot mutattak a *Bruchus*-fajoknál, de ugyanez nem volt kimutatható a *Bruchidius*-fajok esetében. Az előbbieket megfigyelt átlagos C-indexe 5,75, a számított 5,37 volt, ami a  $p=0,0130$  szinten különbözik. Ez a 6.6 ábrán látható meglehetősen bonyolult és sajátos mintázattal van összhangban. A *Bruchidius*-fajoknál a C-index 3,47 és 3,41 volt, ami  $p=0,2327$ , vagyis a tápnövény mintázat lényegében random. (Lásd a magyarázatot a 6.2.3-ban.)

#### A bruchida fajok gyakorisága

Bruchidákat 51 növényfajban találtunk (az összes gyűjtött növényfaj 37 %-a), amely 12 *Bruchus* és 15 *Bruchidius* fajra oszlik meg (6.10 táblázat és 6.6 és 6.7 ábrák). Az 51 bruchida gazdanövényfajból 40-ben (78,4 %) élt egy bruchida faj, 8-ban (15,7 %) kettő, kettőben (3,9 %) három és csak egyben (2,0 %) négy bruchida-faj, bár egyike ezeknek, a *Bruchus brachialis* csak sporadikusan fordult elő (6.10 táblázat). Ez utóbbi növényfaj a *Vicia tenuifolia*. Ugyanakkor, 37 olyan növényfaj volt (6.12 táblázat), amelyek a bruchidák által fertőzött növényekkel azonos génuszba tartoznak, mégsem került elő bruchida belőlük eddig. Bruchidák a növényi minták 38,3 %-ában voltak.

#### Gazda specificitás

A legtöbb bruchida-faj nagymértékben gazda specifikusnak mutatkozott (6.10-11 táblázatok, 6.6 és 6.7 ábrák). Figyelembe véve azokat a fajokat, amelyek 4 vagy több növényi mintából kerültek elő, a következő fajok monofágok, vagy legalábbis ökológiai monofágok (Fox & Morrow 1981): *Bu. pisorum* a *Pisum sativum*-ban, *Bi. glycyrrhizae* a *Glycyrrhiza echinata*-ban, *Bi. imbricornis* a *Galega officinalis*-ban, *Bi. marginalis* az *Astragalus polyphyllus*-ban, *Bi. pusillus* a *Coronilla varia*-ban, és *Bi. seminarius* a *Tetragonolobus maritimus*-ban. Nagyon szűk oligofágia (egy növényi génuszra korlátozódó) jellemzi a *Bi. varius* fajt, amely *Trifolium*-fajokon él (6.11 táblázat, 6.7 ábra). A *Bruchus*-fajok (6.10 táblázat, 6.6 ábra) csak *Lathyrus*, vagy *Vicia*-fajokban élnek, a *Bu. atomarius* kivételével, amely mindkét génuszban előfordul. Azonban, a *Bu. atomarius* is csak olyan *Vicia*-fajokból került elő, amelyben nem élt *Bu. brachialis*, *Bu. libanensis*, *Bu. luteicornis*, *Bu. rufimanus*, *Bu. occidentalis* vagy *Bu. venustus*. Az összes bruchida között a *Bi. villosus* faj mutatta a legszélesebb tápnövény kört, mert 5 génusz fajaiban fordult elő, amelyek azonban valamennyien a Genisteae tribusz tagjai. Még ez az eset is csak szűk oligofágiának minősül, bár az megjegyzendő, hogy a cikk megjelenése óta közölt publikációk (Szentesi 2006, Sheppard *et al.* 2006, Haines *et al.* 2007) alapján az ismert gazdanövény fajok száma 20 fölé emelkedett.

### 6.2.3 Tárgyalás

#### Bruchida fajok jelenléte/hiánya Leguminosae fajokban

A bruchidák tápnövényeit tárgyaló irodalom gyakran csak növényi génuszokat említ (Hoffmann 1945, Lukjanovitsh & Ter-Minassian 1957, Kaszab 1970, Borowiec 1988, Strejček 1990), ezzel azt sugallva, hogy ez a csoport növényi génuszokra, semmint fajokra specializálódott volna. A mi adataink szerint azonban a begyűjtött Leguminosae fajok 37 %-ában fordultak elő bruchida-fajok, és 37 kongenerikus fajban (a gyűjtöttek 27 %-a) egyáltalán nem fordultak elő (6.12 táblázat). Mivel ez utóbbiak egy része az irodalomban gazdanövényként jelenik meg, a mi negatív eredményeink vagy azt tükrözik, hogy a bruchida-fajok igen alacsony gyakoriságuk következtében nem kerültek begyűjtésre, vagy az ökológiai környezet hatótényezői mások, vagy egyszerűen az irodalmi adatok pontatlanok. Így az érintett növényfajok csaknem 2/3-ad része

kihasználatlan forrást („üres niche”-t, Strong *et al.* 1984) jelent. Ez Price (1983) véleményét támogatja, aki úgy fogalmazott, hogy a fajok a természetben „inkább a tengerben lévő, semmint a konzervdobozban található szardíniákhoz hasonlíthatóak, rengeteg ökológiai térrel a fajok között.” Ez, valamint az a tény, hogy a gazdanövény fajok 78,4 %-ában (!) csak egyetlen bruchida faj élt, szintén azt jelzi, hogy a fajok közötti verseny valószínűsége a bruchida-fajok között meglehetősen alacsony. Így az kevésbé életszerű, hogy a gazdanövény hasznosítás jelenlegi mintázata (6.10-12 táblázatok) olyan niche felosztásnak felel meg, amely a verseny eredménye.

A null-modell analízis által a *Bruchidius*-fajokra nézve kimutatott „random tápnövény mintázat” természetesen nem azt jelenti, hogy ez a valóságban is random. Az EcoSim analízis mindössze azt jelzi, hogy az eloszlás olyan, hogy bármelyik faj bármelyik tápnövényt használhatná, mert az általános mintázat szerint (2 fajtól eltekintve, ezek a *Bi. villosus* és *Bi. varius*) egy bruchida faj csak egy tápnövényben él. Ez a generált random mintázattól nem tér el, mert mindegy, hogy a mátrixban azt az egy növényfajt hová helyezzük. A valós kép természetesen azt tükrözi, hogy a szűk növényfaj használat mögött a gazdanövények nagymértékben eltérő vonásai (pl. növényi kémia) állnak.

A munkánkhoz hasonló, a bruchidák tápnövény viszonyait és taxonómiai helyzetüket tisztázó igénnyel fellépő, azonban méreteit tekintve jóval szerényebb, analízis (Delobel & Delobel 2003, 2006) készült a nyugat-európai bruchida-fajok és tápnövényeik figyelembe vételével. Tekintettel arra, hogy ez a két munka a legközelebbi rokona a mi hasonló indíttatású elemzésünknek (Jermy & Szentesi 2003), valamint az a tény, hogy Delobel & Delobel (2006) olyan intenzíven támaszkodik anyagunkra, hogy azt ténylegesen a sajátjukba beépítették(!), érdemes ezekkel egy kicsit részletesebben foglalkozni. A „beépítés” azt jelenti, hogy a cikkük valamennyi, a bruchida gazdanövény viszonyokat tárgyaló táblázatában, eltérő jelöléssel és folyamatos hivatkozással feltüntetik az általuk és Jermy & Szentesi (2003) által talált adatokat.

Delobel & Delobel (2003) meglehetősen hiányos és gyenge alapokon álló közlemény. Elsősorban irodalmi adatokra épül, melyeket mi az első (még nem publikált analíziseinkben) elvetettünk, mint megbízhatatlan adatokat. Ők mindössze 146 minta alapján, amelyet 14(!) franciaországi helyről gyűjtöttek, adták meg a szóban forgó bruchida-fajok tápnövényeit. Előfordulnak benne valószínűsíthetően pontatlan növény-identifikációk. A második közleményük (Delobel & Delobel 2006) jóval pontosabb, nagyobb minta-számmal (1000) és a mediterrán régióban való gyűjtéssel is kiegészítve, 295 növényfajt dolgoz fel. A tőlünk átvett adatokkal együtt 55 bruchida faj tápnövény adatai találhatóak meg benne. Az adatok azért érdekesek, mert több bruchida faj más növényfajon él hazánkban és más fajokon Nyugat- és Dél-Európában, ill. egy sor zsiszifikaj nem fordul elő (vagy eddig még nem sikerült kimutatni) nálunk, bár a tápnövénye megtalálható (6.13 és 6.14 táblázatok).

Az egyesített eredmények megerősítik a Jermy & Szentesi (2003) következtetéseit. Azt mutatják, hogy mind a *Bruchus*-, mind pedig a *Bruchidius*-fajok között találunk szélesebben oligofág fajokat a többihez képest, amelyek azonban nem szükségszerűen azonosak Magyarországon és Ny- és D-Európában. Az előbbieket közül hazánkban a *Bu. atomarius* tűnik ki 9 *Lathyrus* és *Vicia* faj fogyasztásával, míg Ny- és D-Európában ugyanez a faj csak 2 *Lathyrus* és *Vicia* fajon él. Fordított viszont a helyzet a *Bu. tristiculus* és *Bu. rufimanus* esetében: Ny- és D-Európában 13, ill. 11 Leguminosae-fajon élnek, külön-külön, Magyarországon csak 2-2 fajban fordulnak elő. Hasonló számok a *Bruchidius*-fajokra: a legszélesebb tápnövény körű faj ebben az erősen specializált csoportban a *Bi. villosus* Magyarországon (9, a Genisteeae tribuszba tartozó növényfaj), míg ugyanez Ny- és D-Európában kb. 8 faj (valószínűleg a valóságban több).

Ugyanebben a csoportban Ny- és D-Európában a *Bi. lividimanus* 10, a *Bi. seminarius* 13 növényfajban él (nálunk eddig csak 1-1 fajból mutattuk ki). A két tanulmányban összesen kb. 100 fajban (hozzávetőlegesen 1/3-d része az összes vizsgálatnak) nem fordult elő bruchida magfogyasztó, vagy nem volt elég reprezentatív a mintavétel, hogy kimutathatók legyenek. Valamennyi tribuszban és régióban előfordulnak ilyen fajok, szembevetendő pl. a *Genista sagittale* (Genisteae), vagy a *Vicia hirsuta* (Fabeae). Háttér okok a fertőzés hiányára nézve nem ismertek.

#### A bruchida és növényi filogenetikák összehasonlítása

Bár a bruchida fajok molekuláris vizsgálatokon alapuló filogenetikája Jermy & Szentesi (2003) cikkének megjelenésekor még nem volt elérhető, a következő évben azonban már publikálásra került ez az információ is (Kergoat *et al.* 2004), amely nyilvánvalóan azonos időben készült a mi analízisünkkel és megerősítette, hogy a két genusz monofiletikus, és a Bruchinae alcsaládon belül esetleg egy gyors diverzifikáció zajlott le. A mi esetünkben a filogenetikai összehasonlítás céljaira csak taxonómiai viszonyok voltak alkalmazhatók, vagyis az, hogy a *Bruchus* és *Bruchidius* genuszok világosan elkülönülnek morfológiai jegyek alapján, jól meghatározott, különböző tribuszokba sorolhatók a Bruchinae alcsaládon belül. Így azt mondhatjuk, hogy a jelenlegi taxonómiai besorolásuk nagyjából tükrözi a filogenetikai viszonyokat, legalábbis faj-szint felett.

Jelenleg a Leguminosae család genuszai számára sem elérhető egységes és részletes leszármazási rendszer. Ezt J.H. Kirkbridge, Jr. (USDA ARS, Systematic Botany and Mycology Laboratory, Beltsville, USA) szóbeli közlésben erősítette meg számunkra. Ami információ elérhető, az jó egyezést mutat a molekuláris és morfológiai összehasonlítás során különböző taxonómiai szinteken (Crisp & Doyle 1995, Doyle 1995). Molekuláris vizsgálatok azt mutatják, hogy a Genisteae, Coronilleae és a Loteae tribuszok rokon csoportot alkotnak, míg a Hedysareae, Galegeae, Trifolieae és Vicieae tribuszok egy másikat (Liston 1995). Továbbá, Sanderson & Liston (1995) a kloroplaszt genom alapján a Galegeae al-tribuszait is meghatározta. Mindezek arra mutatnak, hogy a Leguminosae taxonómia, ahogy azt Polhill & Raven (1981) is kiemeli, legalább tribusz-szinten tükrözi a leszármazást. A 6.6 és 6.7 ábrákon mi Liston (1995) tribusz csoportosítását alkalmazzuk. [Jelenleg egy másik munka (Lewis *et al.* 2005) csak a Fabeae tribuszt ismeri el (a Vicieae-t nem), amelybe a *Vicia*, *Lens*, *Lathyrus* és *Pisum* genuszok tartoznak.]

Bár a bruchidák számára nem dolgoztak ki ekkor még leszármazási kapcsolatrendszer (ez változott meg a következő évben, lásd a fenti megjegyzést), mégis a *Bruchus* és *Bruchidius* genuszok jól elkülönülő filetikus egységeknek tarthatók. Ennél fogva, a kapcsolatuk a gazdanövényeikkel is filetikus viszonyokat tükrözhet. Mégis a 6.6 és 6.7 ábrák alapján azt a következtetést vonhatjuk le, hogy nincs kongruencia *faj-szinten* a kölcsönhatás két résztvevője (a növény és rovar) között. Ellenben található némi durva megegyezés a bruchida genuszok (melyek két különálló tribuszt képviselnek) és a Fabaceae tribuszok között, tehát *tribusz-szinten*. Következtetésünket teljes mértékben megerősítette a Kergoat *et al.* (2004) által végzett analízis: „Eredményeink azt mutatják, hogy a filogenetikai kapcsolatban álló bruchidák ugyanazon növényi tribusz filogenetikailag rokon fajaival vannak kapcsolatban *tribusz-szinten*. Nem találtuk bizonyítékát a kongruens filogenetikai megegyezésnek.” (p. 864. Kiemelés tőlem.) Ugyancsak a kongruencia hiányát állapítja meg Alvarez *et al.* (2006) az *Acanthoscelides* (Bruchinae) genusz újvilági fajainak hasonló módszerrel végzett vizsgálata alapján. A *Bruchus*-fajok egyetlen növényi tribuszra (Vicieae) korlátozódnak, míg a *Bruchidius*-fajok 7 tribuszban megtalálhatók. Így a *Bruchus* genusz filogenetikailag konzervatívabbnak minősül, mint a *Bruchidius*-fajok. A Galegeae tribuszban minden egyes al-tribusz külön *Bruchidius*-fajt tart el. Ez a kép nagyon hasonló a Futuyma *et al.* (1995) által publikált adatokhoz, amelyben kimutatják, hogy az

*Ophraella* levélbogár kládok gazdanövényei az Asteraceae tribusz különböző fajaihoz kapcsolódnak.

#### A bruchida-növény kapcsolat evolúciója

Ehrlich & Raven (1964) közleményét követően sok szerző vélte úgy, hogy a jelenleg fennálló rovar- növény kapcsolatok a koevolúció eredményei. Két szinten valószínűsítik feltételezéseiket: (1) Úgy vélik, hogy faj-szinten a rovarok szelektálják a növényi ellenálló képesség tulajdonságait (pl. mérgező anyagokat) és, hogy a növények a rovarokat ellen-adaptációkra szelektálják (pl. a mérgek detoxifikálására), ami egy ún. „fegyverkezési versenyt” eredményez a partnerek között (Bell 1981, Rosenthal 1981, 1983, Berenbaum 1983, 2001, Mitter *et al.* 1991). (2) A makroevolúciós szinten feltételezik, hogy a reciprok szelekció eredménye a ko-speciáció, amelyet a kongruens rovar-növény filogenetikák mutatnak (Berenbaum 1983, 2001, Farrel & Mitter 1990, Mitter *et al.* 1991). Figyelembe kell azonban venni, hogy bármely kapcsolat megjelenhet koevolúciós formában, ha van arra bizonyíték, hogy valóban reciprok szelekció működik a partnerek között (Thompson 1994). Ellenben, amint azt Thompson (1999) megjegyzi, „egyetlen olyan eredménnyel sem rendelkezünk, amely a tényleges reciprok szelekciót és annak dinamikáját bizonyítaná herbivorokon és növényeken egy lokális közösségen belül, több generáción keresztül.” Így nem meglepő, hogy Johnson (1990) az áttekintésében ezt a következtetést vontta le: „valamennyi irodalmi [adat], amelyet a bruchida-gazda növény koevolúciós vizsgálatokról közöltek korrelatív” és a koevolúció nem egyértelmű. Ténylegesen nincs semmiféle bizonyíték reciprok szelekcióra bruchidák és Leguminosae fajok között, és annak feltételezésére, hogy a Leguminosae fajok és bruchidák speciációja a koevolúció eredménye lenne, vagy azt akár csak befolyásolta is volna.

Figyelembe véve az adatainkat, a bruchida-növény kapcsolatok evolúciója a következőképp képzelhetők el. Faj szinten: bár nincs kísérleti bizonyíték arra nézve, hogy a bruchidák szelektálnák a Leguminosae növényfajok tulajdonságait (pl. másodlagos kémiai anyagok koncentrációját), a lehetőségét nem lehet kizárni. Az azonban nem ismert, hogy a Leguminosae fajok kémiai anyagaira milyen mértékben (ha egyáltalán) gyakorolt hatást a most velük asszociálódott bruchida-fajok múltbeli táplálkozása. Ahogy arra Janzen (1981) is rámutatott: „sohasem tudhatjuk, hogy melyik állattal milyen növényi tulajdonság koevolvált, ha egyáltalán így történt.” A Leguminosae fajok, azonban, nagy valószínűséggel arra szelektálták a bruchidákat, hogy kémiai anyagaikhoz, fenológiájukhoz stb. adaptálódjanak, ennél fogva, a bruchida-növény kapcsolatokban jelenleg is zajló szelekció nagymértékben aszimmetrikus kell, legyen. Figyelembe véve a 6.13 és 6.14 táblázatok adatait, melyekben számtalan olyan példát találhatunk, melyek szerint egy növényfaj egy adott földrajzi helyen teljesen mentes bruchida magpredátorától (pl. *Bu. atomarius* vagy *Bu. tristiculus* tápnövényei a 6.14 táblázat szerinti két földrajzi régióban), elképzelhetetlen egy általánosságban ható „bruchida szelekciós nyomás” általában a Leguminosae-fajokon és specifikusan egy adott növényfajon. A bruchidák jelenléte térben és időben nagy mértékben változik. Ehhez a képhez leginkább Thompson (1994, 2005) „a koevolúció földrajzi mozaik elmélete” illene, mely során mikroevolúciós változásokat kellene felfedeznünk lokális skálán. Azonban erre sem találunk adatokat a bruchidák és tápnövényeik körében.

Ami a makroevolúciós szintet illeti, a szoros reciprok szelektív interakciók hiánya a növények és bruchidák között, valamint a faj-szintű filetikus kongruencia hiánya (ami a koevolúció bizonyítéka lenne), tagadja a bruchida-növény koevolúció feltételezését. Úgy tűnik, hogy a magpredátor bruchidák egy különösen alkalmas csoportnak bizonyul a gazdanövényeikkel való feltételezett koevolúciós kapcsolat megkérdőjelezésének. Idézett közleményünk megjelenése után Morse és Farrell (2005) egy új-világi génusz, a *Stator* esetében jutott hasonló



következtetésre és meglehetősen óvatos fogalmazásban kifejti (p. 1331), hogy „Egy szoros koevolúciós modell ennél fogva olyan szelekció és fegyverkezési verseny függvénye, amelyek eléggé intenzívek és gyorsak ahhoz, hogy filogenetikailag radikális gazdaváltás jöjjön létre. Ez esetleg csak meglehetősen limitált interspecifikus körülmények között igaz ....” Delobel & Delobel (2006) pedig az európai bruchidák táplálkozási specializációjának áttekintése alapján explicite kijelenti, hogy a koevolúciós modell inadekvát a bruchidák esetében és a kongruencia hiányát bizonyítja, pl. a Genisteeae és a *Bruchidius villosus* csoport kapcsolata. Kergoat *et al.* (2005) afrikai *Bruchidius* fajok és tápnövényeik molekuláris filogenetikai vizsgálata során arra a következtetésre jutott, hogy a két résztvevő ko-speciációját az eredmények nem támogatják és alcsalád szinten a viszonyok nem kongruensek. Hasonlóan, Futuyma & McCafferty (1990) nem talált bizonyítékot koevolúcióra az *Ophraella* levélbogár fajoknál, melyek a bruchidákhoz nagyon hasonló tápnövény kör mintázatot mutatnak. Egy alternatív magyarázat a szekvenciális evolúció lenne (Jermy 1976, 1984, 1993) vagy szekvenciális kolonizáció [ahogy Brooks & McLennan (1991) nevezi], amely azt proponálja, hogy a Leguminosae fajok úgy evolváltek a jelenlegi fajokká, hogy közben a bruchida fajok átváltak rájuk és adaptálódtak hozzájuk, a nélkül azonban, hogy a növények makroevolúcióját befolyásolták volna.

Ami a gazdanövény váltás lehetséges mechanizmusát, azaz a szekvenciális evolúciót, illeti, a viselkedési vizsgálatok bruchidákon (Szentesi 1976, Jermy & Szentesi 1978, Pouzat 1981) és más herbivor rovarokon (Wiklund 1975) azt bizonyítják, hogy a gazda specifikusság alapvetően a nőstény tojásrakási magatartásán alapul. Emiatt nagyon valószínű, hogy a bruchidák gazdaspecializációja elsődlegesen az idegrendszer evolúciójának (különösen a kémiai érzékelésnek) az eredménye, mert ez határozza meg a tápnövény választását. Ezt több szerző (Jermy 1984, 1993, Dethier 1987, Menken & Roessingh 1998) is hangsúlyozta a herbivor rovarok esetében. Amint azt Chapman (1999) tömören megfogalmazta: „It’s all in the neurons”. Bernays (2001) szerint, nem Orthoptera-fajok esetében, „kis változások egy receptorban vagy szinapszisban nagy hatással lehetnek a viselkedésre”, ezért ezek a rovarok „viszonylag gyorsan evolválják [növény] felismerési és megkülönböztetési mechanizmusokat és emiatt képesek követni a növényi kémiai evolúciót ...” Így, a neurális mechanizmusok evolúciója, melyek specifikus növény felismerést eredményeznek, lehet a gazdanövény-váltás legfontosabb folyamata, amelyet azután további ökológiai és fizikai hatások formálnak, mint a természetes ellenségek (Bernays & Graham 1988), más herbivorokkal zajló verseny, az új gazda tápláló értéke vagy toxicitása, fenológiája stb., melyek bizonyos időben és térben hatnak (Jermy 1993, Schoonhoven *et al.* 1998). A gazdaválasztási viselkedést befolyásoló genetikai változások természete megmagyarázhatja a 6.6 és 6.7 ábrákon látható gazdamintázatokat, valamint a bruchida-fajok hiányát 37 kongenerikus Leguminosae fajban (6.12 táblázat) és további 50 fajban való fel nem lelhetőségüket.

Szűk gazdanövény specializáció azonban „gazda rassz” formálódáson keresztül is kialakulhat (Bush 1975, Diehl & Bush 1989, Feder 1998, Nosil *et al.* 2002). Azt nehéz megmondani, hogy a bruchida-növény kapcsolatokban ennek mekkora szerepe volt. Fontos például megvizsgálni, hogy a *Bruchidius villosus* kapcsolata 6 növényi génusz morfológiailag és fenológiailag eltérő fajaival eredményez-e genetikai különbségeket e szélesen oligofág zsizsik populációi között? Úgy tűnik, hogy a válasz nemleges: Haines *et al.* (2007) a *Bi. villosus* Európa különböző helyein, más-más tápnövényeiről gyűjtött populációin végzett mitokondriális gén analízissel csak nagyon alacsony (0,8 %) szekvencia polimorfizmust mutatott ki és azt a következtetést vonta le, hogy a *Bi. villosus* egyetlen, de széles tápnövény preferenciájú fajnak tekinthető (6.8 ábra). Hasonlóan, nem mutatkozott populációgenetikai differenciálódás gazdanövények szerint két másik *Acanthoscelides*-faj, az *A. obtectus* és *A. obvelatus* elektroforetikus vizsgálata alapján sem, melyek eredeti élőhelyen (Mexikóban), domesztikált és vad *Phaseolus*-fajokon élnek (González-Rodríguez *et al.* 2000).

Konklúzióként az szűrhető le, hogy a gazdanövény váltás a két bruchida génuszban más módon zajlott le, amely a *Bruchus*-fajoknál nagyobb evolúciós konzervativizmusra vezetett, mint a *Bruchidius*-ok esetében. A kialakult gazdanövény mintázat azonban az evolúciós folyamat genetikai kényszereit is tükrözi – ahogy azt Futuyma *et al.* (1995) is hangsúlyozta a herbivor rovarok tápnövény specializációjával kapcsolatban általában. Erőteljesen támogatja Futuyma (1991) nézőpontját is: „Az ilyen esetek ösztönöznek bennünket arra, hogy feltegyük a kérdést, vajon az evolúciós események megismerhetők vagy prediktálhatók-e egyáltalán?”

### 6.3 Magpredátor és gazdanövény stratégiák

#### Bevezetés

Az élőlények rátermettsége életmenet stratégiák kényszerei szerint alakul. A stratégiák genetikailag meghatározott magatartás programok, amelyek az egyes rátermettségi komponensek megvalósulása szempontjából szűk mozgásteret biztosítanak a folyamatosan fennálló és más komponensek által kikényszerített trade-off helyzetek miatt.

A növények életmenet stratégiái, tekintettel arra, hogy alapvetően azonos forrásokat használnak, három elsődleges, ill. ezek kombinációiból képzett másodlagos, stratégiának a részei, amelyekben a populációk egymáshoz való viszonya, semmint a forrás felhasználásának különbségei jelennek meg: az R (gyorsan szaporodó, nem kompetitív), a C (lassan szaporodó, versenyképes) és S (stressz toleráns) (Grime 2001). A másodlagos stratégiák olyan habitatokban jelentkeznek, amelyek közbülső fokozatait valósítják meg az elsődleges stratégiáknak. Westoby *et al.* (2002) szerint a trade-off-ok jól mérhető, ún. dimenziókon keresztül jelentkeznek, amelyek visszahatnak a stratégiákra. Ilyenek a levéltömeg/terület-levél élettartam, a magtömeg-magkibocsátás, levélméret-hajtásméret és a növénymagasság. Ezek közül a magpredátorokkal való közvetlen kapcsolat szempontjából a magtömeg-magszám összefüggés a lényeges és a továbbiakban, többek között, ezt is szeretném körülfutni.

Az a dichotomikus szétválasztás, amely az életciklusok hossza következtében jelentkezik két szélsőség, pl. évelő és egynyári növény között, lényegében a kockázat szétosztó stratégia két szélsőséges pontjának, K-nak és r-nek felel meg. Vizsgálataink során két növényfaj (a *Vicia tenuifolia* és *V. angustifolia*, a továbbiakban VT és VA) mutatta a két szélsőség vonásait, ezért ezeket veszem sorra (6.15 táblázat) a magpredátor „nézőpontjából”.

#### 6.3.1 Eredmények és tárgyalásuk

##### 6.3.1.1 Két szélsőség



A VT évelő faj (hemi/kriptofita), amely sztolonizációra is képes. Beporzása külső, virágzata nagy és feltűnő, a pálhlevélen nincs vagy nem fejlett az extrafloralis nektárium, ami a hangyák jelenléte miatt a beporzókat zavarhatná. Egyébként is, a pálhlevelek nagyon távol vannak a virágzattól, amely hosszú, esetenként 15-20 cm-es virágzat tengelyen található. Állományai foltokban jelennek meg, minden évben nagyjából ugyanott, ezért a pre-DMP-k számára „prediktálható”. A növény „apparens” (*sensu* Feeny 1976), 1-1,5 m-t is elér, zöld tömege nagy. A virág és termés, azon belül a mag-abortálás jelentős, termésenként kb. 2 ép mag marad az ezen

a szinten jelentkező kb. 23 %-os pre-DMP hatás eredményeként. A pre-DMP közösség tagszáma jelentős (lásd az 5.1 részt). A magvak közel egy időben, július elején megérnek és kiszóródnak. A magtermelés számolható, de nem tudható, hogy a magtermelés hány valószínű egyedhez tartoznak. A magtermelés alacsony az állományok méretéhez képest, amihez a termés nélküli évek is jellemzően hozzájárulnak (a fluktuáció mastingra emlékeztet). A nettó egyedszám növekedés gyakorlatilag nulla, mert a kiszóródó magvakat a poszt-DMP-k elfogyasztják. (Síkfőkút melletti déli kitétséggű domboldalon hatalmas összefüggő VT állományok találhatók. Ezek alatti talajmintákból előkerült magvak mind kívülről rágottak voltak, valószínűleg *Apodemus* aktivitás következtében.) A VT állományokban csak nagyon ritkán figyeltünk meg magról kelt VT növénykéket, ezek sem jutottak el a felnőtt korig. A magoncok megtelepedését az állományban a fő üvegnyak-hatásnak tartják több évelő esetében (Jongejans *et al.* 2006). VT magvak nyílt parcellákba vetése több sikerrel járt, de a mortalitás itt is igen magas volt. A pre-DMP-k a jelentős vegetatív növekedést mutató, de még virágzat nélküli VT állományokat korán megtalálják (fűhálózással, egyeléssel főként *Bu. venustus* gyűjthető) és a virágzástól állandóan jelen vannak. A növény valószínűleg nem képez magbankot. Azzal a felfogással szemben, mely szerint az évelők nem mikrohely-limitáltak és nem képeznek magbankot lásd Andersen (1989) adatait.



A VA egygyári (terofita), mikrohely-kolonizátor faj. Tömegesen jelenik meg, véletlenszerű eloszlásban. A környező vegetáció zártsága függvényében 10 cm és 150 cm között bármilyen méretet elérhet. Virágzása folyamatos, noduszonként rendszerint 2 virág és közvetlenül alattuk a virágzaskor aktivizálódó és termésérés idején is funkcionáló extrafloralis nektáriumok találhatóak (a képen a sötét pont a virágok alatt). Ezeket hangyafajok rendszeresen látogatják és agresszivitásuktól függően zavarják a pre-DMP-k aktivitását (tojásrakást) (Fegyveres O., nem publikált adatok). Az utóbbiak száma alacsonyabb, mint a VT esetében (lásd a 4.2 részt). Magtermelés nagyobb, mint a VT-nél, termésenként kb. 7 ép mag marad, és kb. 10 % a pre-DMP-k általi magfogyasztás ezen a szinten. A magtömeg kisebb a VT magtömegénél, a növény tranzit magbankot képez, amelyből a magvak kb. 2 év alatt kelnek ki. Speciális vonása, hogy a körülményektől függően, mint 2-éves növény viselkedik. A nyáron szétszóródott magvak egy része kicsírázik és november végéig 10-15 cm-es növény fejlődik. A talaj feletti rész elfagy télen, de ugyanarról a töről már kora tavasszal növekedni kezd. (Emiatt volt szükség a 4.2 részben leírtak szerint őszi populáció-felmérésre a parcellákon.) A populáció más része viszont csak tavasszal csírázik. Ezért valószínűleg korán-termő és később-termő egyedekből tevődik össze az állomány, ami befolyásolhatja a pre-DMP-vel is a viszonyát. A specialista *Bu. luteicornis* már a 15 cm-es méretű VA-t is megtalálja a vegetációban annak igen alacsony vizuális, de valószínűleg magas kémiai megjelenése alapján, ami ugyanakkor intenzív keresést igényel.

### 6.3.1.2 Növényi és magpredátor életmenet komponensek

#### Generatív vs. szomatikus ráfordítás

Mindkét fajnál, ugyanabban az évben, két alkalommal mértem a generatív részek arányát az egész tömeghez képest (6.16 táblázat). A két növény generatív/szomatikus ráfordítását összehasonlítva a következő durva képet kapjuk. A VA-n az első mintavétel alkalmával átlagosan 2 kinyílt, 1 elvirágzott virág és 12 virág kezdemény volt található tövenként. A generatív részek aránya az összes tömeghez képest 3,6 % volt. A VT mérése pontatlanabb, mert míg az előbbi fajnál a gyökerek tömege is része volt a teljes tömegnek, addig az utóbbinál ennek bennfoglalására nem volt mód. Oka a faj sztolonizáló jellege, amely miatt nem tudható, hogy

melyik és mekkora gyökérrész tartozik egy adott virágzó szárhoz. Május 16.-án a VT földfeletti részének 11,6 %-a volt a generatív rész, melyen  $37,2 \pm 2,0$  virág/füzér volt és termés még nem volt található. Kb. 50 nappal később a generatív arány a VA esetében 55 %, a VT esetében 38,5 % lett. Virág egyiken sem volt már, azonban átlagosan 11,0 és 29,6 termés volt található, külön-külön. A különbség magyarázata abban kereshető, hogy a VA kb. 10 mg-mal kisebb magvakat, de termésként átlagosan kétszer annyi magot hoz létre, mint a VT. A növényi reprodukció allokáció a vegetatív és generatív szervek tömegének mérésével csak becsülhető, mert jelentős időtartamon keresztül a növény generatív szervei is még zöldek és fotoszintetizálnak, ezért hozzájárulnak a nettó primer produkcióhoz. Továbbá időben is változik mértéke a növény növekedésével és a reprodukció szervek fejlődésével. Lehetséges, hogy a kedvezőtlen években a sztolonizáció nagyobb hozzájárulást tesz (jövőbeli rametek magprodukciója), míg a kedvező évek a magprodukciót segítik elő, ahogy azt a *Geum reptans* fajnál Weppeler *et al.* (2006) találta.

#### Egy vs. több magpredátor nemzedék

Mivel a magfogyasztó szervezetek alapvetően nem alakítják a növényi stratégiákat, hanem azokhoz alkalmazkodnak, belátható, hogy a mesterséges (mezőgazdasági) rendszerekhez alkalmazkodott *Acanthoscelides* és *Callosobruchus* fajoktól eltekintve, valamennyi *Bruchus* és *Bruchidius* faj egynemzedékes és a gazdanövénye adott fejlődési állapotához kötött. Olyan esetben, mint a VA, amikor a termésképzés folyamatos, sem találunk egy idő után bruchidákat a termésekben. Esetenként még novemberben is vannak zöld termések a növényen, de ezekből már nem nevelhető a pre-DMP. A pre-DMP nyomás semmi esetre sem lehet jelentős a növényen, hogy a termésképzést későbbre tolja ki, mintegy „elszökve” a magfogyasztó elöl, hiszen ezzel a növény is megnövekedett kockázatot vállalna. Sokkal inkább mikroevolúciós változások valószínűek, amelyek a másodlagos növényi anyagok mennyiségét illetik. Gyűjtött anyagok alapján három növényfaj és bruchidái esetében merült fel az, hogy ha a körülmények megfelelőek, akkor a bogár egy újabb nemzedéket nevelne fel a még az anyanövényen található száraz magvakon, de bizonyító adatok nincsenek. Ezek: a *Bi. glycyrrhizae* a *Glycyrrhiza echinata*-n, az *Acanthoscelides pallidipennis* az *Amorpha fruticosa*-n és a *Megabruchidius tonkineus* a *Gleditsia triacanthos*-on. (Az utóbbi kettő behurcolt szubtrópusi bruchida-faj, amivel ez összefügghet.) Azt gondolom, hogy a bruchida-fajok esetében a „több nemzedékűség” alternatív stratégiájaként képzelhető el a szélesebb tápnövény kör, valamint az egynyári és évelő növényfajok bevonása a tápnövény körbe, amivel a kockázat szétosztás hatékonyabb lehet populációk túlélése szempontjából. Több ilyen fajt is ismerünk, pl. *Bu. brachialis*, *Bu. loti*, *Bi. dispar* (és a teljes európai tápnövény-spektrumokat tekintve (6.14 táblázat) továbbiak: *Bi. sericatus*, és főleg a *Bu. tristriculus*. Természetesen mindebből nem következik a nagyobb populáció-méret is.

#### Magtömeg vs. magszám

A magtömeg-magszám trade-off predikció, ami így nagyfokú leegyszerűsítés, mert valójában több életmenet komponens együtthatásaként értelmezhető (Moles & Westoby 2006), sem látszik megvalósulni a példaként tárgyalt két növényfaj esetében. A magtömeg változtatása két okból is fontos lenne, amelyek még egymással ellentétesen is hatnak. Egy felől a növény nagyobb magvak képzésével a kikelt és fejlődő új növényke számára teremt nagyobb esélyeket a felnövekedésre kompetitív környezetben, más felől az ilyen magvakból kevesebbet lehet létrehozni allokációs problémák miatt és nagyobb veszteséget is jelentenek, ha elfogyasztják őket. A 6.1 fejezetben már bizonyításra került, hogy a magméret csak bizonyos határok között van összefüggésben az endo-pre-DMP-k tevékenységével, mert a nagyon kicsi és nagyon nagy magvak egyaránt kihasználatlan forrásoknak bizonyulnak. Sőt, a kis magvak produkciója (pl. *Trifolium*-fajok, de *Astragalus*-ok is) sem jelent előnyt a magpredáció szempontjából, mert sorozatban lehet elfogyasztani azokat egy termésként, vagy virágzaton belül. A VT magmérete

kisebb, mint a fenti viszonyokra megjósolt magméret és nagyobb, mint Louda (1995) modellje (6.9 ábra) által javasolt. Amennyiben a VT-t olyan („short-lived”) évelőnek tekintjük, melynek rametjei egyéves életciklussal jellemezhetők, hiszen az egyes rametek évente képződnek és elpusztulnak, akkor Louda modellje több ponton is helytállóan látszik. Ugyanakkor a VT és VA viszonylatában csak egy egészen más modell képzelhető el (6.10 ábra). A VA ebben a modellben közelebb áll a valódi efemer r-stratégista, magbank-képző fajokhoz, amelyek magtömege kicsiny és életmenet sajátosságai nagymértékben kapcsolódnak a zavarásokhoz. (Lásd a VA mikrohely és zavarásra adott válaszait: 4.2 fejezet.)

### Mag- és termés abortálás

A szelektív termés és mag abortálás a magpredátor jelenléte miatt, folyamatosan kísért Janzen (1983) nyomán, de a bizonyított esetek száma alacsony. Ezzel szemben, mint a növény genetikai hátterével összefüggő természetes jelenség igen gyakori (Wiens D 1984). Nagyszámú egynyári és évelő növényfaj vizsgálata alapján megállapította, hogy az előbbieknél általában 15 %, az évelőkön 50 %. A VT esetében 70 %, a VA-nál 25-40 %-os magkezdemény abortálást mértünk, amelyek a trendet tükrözik. A korai, a termés- és magkezdeményeken zajló abortálás a viszonylag kis ráfordítás miatt, amit az anyanövény addig tett, nem jelent akkora veszteséget, mint a későbbi, fejlettebb magvakra vonatkozó, ugyanakkor elvileg későbbi pre-DMP tojásrakásra szelektál. Egy alternatív hipotézis az lenne, hogy a későbbi tojásrakás és fejlettebb magba való befűrés csökkentheti az abortálás valószínűségét, de nem akadályozza meg – ha erre van lehetőség –, hogy a növény eltérő és/vagy csökkent táplálást mutasson a fertőzött magvak irányába. A szelektív termés- és magabortálás egyik esetét sem tapasztaltuk sem VT-n, sem VA-n. Ellenkezőleg, a VT-n (de más fajon, pl. a *Laburnum*-on is) azt találtuk, hogy a tojásrakás a lehető legkorábban elkezdődött, tekintet nélkül arra, hogy később a termések jelentős része lehullott a rájuk rakott tojásokkal egyetemben.

### Egyéves vs. évelő növényi életciklus

Az évelő növényi stratégia átlagosan több bruchidát (és általában MP-t is) tart el, mint az egyévesek (6.17 táblázat). Ez összefügghet a növényi helyben maradó (évelő) és fugitív (egynyári) stratégiával, a mikrohelyek keletkezésével és használatával. Itt meg kell jegyezni, hogy a kategóriák mesterséges jellegűek abban az értelemben, hogy egyes csoportok (pl. lágyszárú és termesztett évelő) megkülönböztetése csak a domesztikáció folyamatában keletkezett feltételezhető változások értelmében jogos. Például, a *Phaseolus vulgaris* eredetileg és őshazájában (Közép és Dél-Amerikában) évelő faj volt, mint ahogy közvetlen rokona a tűzbab (*Phaseolus coccineus*) jelenleg is az, és az előbbinek csak a termesztés során kialakított fajtái váltak egynyáriakká (Evans 1974, Chacon *et al.* 2005). Azokban a növényi tribuszokban, mint a Loteae, Trifolieae és Fabeae, ahol lágyszárú évelők és egynyáriak egyaránt előfordulnak, megfigyelhető az az általánosan citált, ugyanakkor ellentmondásosan dokumentált trend is, mely szerint az utóbbiak magtömege nagyobb, mint az évelőkéi. Leishman & Westoby (1994), Leishman *et al.* (1995) az évelők magtömegét találta nagyobbnak és az egynyáriakét kisebbnek, amit az egynyáriakra nézve előnyösnek tartanak a rizikó szétosztása szempontjából. Saját eredményeink szerint a 151 vizsgált Leguminosae-faj egynyári és évelő lágyszárú csoportjaira ez az állítás nem áll, mert az előbbieik magtömege majdnem kétszerese az utóbbiaknak [egynyári:  $16,1 \pm 0,6$  mg vs. évelő lágyszárú:  $8,9 \pm 0,2$  mg (átlag  $\pm$ SE),  $N= 29$  és  $69$  faj; ANOVA:  $F_{1, 3484}= 172,6328$ ,  $p < 0,0001$ ]. Az egynyáriakon belül a Trifolieae esetében ez szintén igaz, de a Loteae és Fabeae tribuszokra nem (6.17 táblázat). Ez azzal a növényi stratégiával függhet össze, hogy a lágyszárú évelők „nettó egyedszám” növekedése több esetben vegetatív módon, és kisebb mértékben magvak útján történik (pl. *Vicia tenuifolia*, *Lathyrus latifolius* és más fajok), míg az egynyáriaké kizárólagosan magvakkal. Az utóbbi esetben a limitált számú mikrohelyért való versengésben nagyobb eséllyel lehet sikeresebb egy olyan faj, melynek magtömege nagyobb és a

csírázaskor hosszabb ideig képes ellátni tápanyaggal a csíranövényt (Harper 1977). Ez a kérdéskör felhívja a figyelmet arra, hogy növény és állat ökológusok nem szükségszerűen ugyanabból a szempontból értékelnek adatokat. A növényökológusok érthetően növényi fiziológiát érintő hatásokra koncentrálnak, mint árnyékoltság, szárazság, föld feletti vs. föld alatti allokáció, relatív növekedési ráta, szimbionták stb. és eszükbe sem jut, hogy a magpredációt figyelembe vegyék, és ugyanez fordítva is igaz!

Az egynyári fajok nagyobb magvai elméletileg nagyobb testű bruchidák „eltartására” alkalmasak. Ez a tribuszok közül a Loteae-nél nem vizsgálható, mert nincs egynyári fajban bruchida, de a Trifolieae és Fabeae esetében igen. A t-tesztek mindkettőnél az egynyári fajokban szignifikánsan kisebb testhosszúságokat jeleztek, vagyis a helyzet éppen fordított (Trifolieae: testhossz átlag (szórás) lágyszárú évelő 2,33 (0,25) vs. egynyári 1,73 (0,07) mm,  $t_{\text{szám.}} = 6,7298$ ,  $df = 1, 93$ ,  $p < 0,0001$ , Fabeae: testhossz átlag (szórás) lágyszárú évelő 3,02 (0,39) vs. egynyári 2,93 (0,38) mm,  $t_{\text{szám.}} = 2,5691$ ,  $df = 1, 532$ ,  $p = 0,0105$ ). A testméret nem csak annak függvénye, hogy milyen életciklusú faj magjában fejlődik a bruchida. Továbbá, eltérő táplálkozási stratégiáik (mint a már említett *Trifolium*-okban élők, melyek több magot is elfogyasztanak, tehát függetlenek a mag méretétől) nem feltétlenül igazolják a feltevéseket, ha azok kisebb csoportokra vonatkoznak. Ugyanakkor általánosságban igazak lehetnek: az összes vizsgált növényfajban előforduló összes bruchida faj testhosszúságra nézve erősen szignifikánsan igaz, hogy az egynyáriakban (a nagyobb magméreteknek megfelelően) nagyobbak a testhosszúságok [átlag (szórás) lágyszárú évelő 2,66 (0,53) mm vs. egynyári 2,87 (0,45) mm,  $t_{\text{szám.}} = 6,7298$ ,  $df = 1, 863$ ,  $p < 0,0001$ ,  $N = 694$  és  $171$ ].

#### Kémiai anyagok a magban vs. a mag védelme

A 3. (preferencia-performancia) fejezethez kapcsolva felvetődik, hogy általában a növényi és specifikusan az ott is vizsgált Leguminosae-fajok magjaiban is előforduló kémiai anyagok miért nem hatásosabbak egy olyan nem adaptált magfogyasztó ellenében, mint az *A. obtectus*? Míg magukban a magvakban való táplálkozás (kizárólag az endospermium anyagainak hatása) a vizsgált növényi fajok 71,5 %-ában nem tette lehetővé imágók kifejlődését, a pilulákba kevert másodlagos növényi anyagok 50 %-ánál imágó stádiumig jutottak el a lárvák az 1-1,65%-os koncentrációk mellett, ami elég magas hatóanyag tartalmat jelent a növényben való mennyiségi előfordulásukat tekintve. A két százalékos érték közötti különbség valószínű magyarázata az, hogy a növényekben több tucat (esetleg több száz) vegyület különböző koncentrációkban eredményezi a növényfajra jellemző „hatásprofil”, ami hatékonyabb lehet, mint vegyületek önmagukban. Ez azt is jelenti, hogy egyetlen vegyület hatására alapozni kevésbé előnyös, kivéve ha azt 50-60 %-os száraz anyagra számított arányban állítja elő, mint az a tanninok és terpenoidok esetében ismert (tölgyfa, fenyők, félsivatagi növényzet). Másfelől több vegyület jelentős mennyiségi növelése ráfordítás-megtérülés problémák, továbbá más növényi folyamatokkal való csereviszony kényszerek miatt nem lehetséges, amit éppen a természetes előfordulási koncentrációk szűk sávja bizonyít, pl. a nem-fehérje típusú aminosavak esetében (Bell 1978). A növénynek az előállított anyagok szállítását és tárolását is meg kell oldania, valamint az autotoxicitást is el kell kerülnie. Bár a magvak védelme alapvetően befolyásolja a szülői fitniszt, a kis tömegbe nagy mennyiségű és/vagy nagy hatású anyagok csomagolása konfliktusba kerül a csíranövény tápláló szövetek mennyiségével, hacsak a vegyületek nem konvertálhatók egyéb célra a csírázás időszakában. Emiatt alternatív lehetőségként a maghéj fizikai vagy kémiai gátként való működtetése is jelentkezik.

Parazitoid terhelés egyéves vs. évelő növényen

A magpredátor és saját parazitoidjainak kapcsolatára, mint a magpredátor stratégiákat befolyásoló hatásra azért nem térek ki részletesen, mert több korábbi elemzésben (lásd pl. a 5.1.3 pont) bebizonyosodott, hogy hatásuk nem feltétlenül denzitás-függő. Ugyanakkor érdekes elem, hogy a parazitoid/magpredátor arányok hűen követik az évelő és egynyári növények közötti magpredátor terhelés trendjeit (Szentesi & Jermy 1998, 4. ábra), vagyis az évelő fajokon ezek az arányok nagyobbak, tehát gazdagabb parazitoid közösséget jelentenek. Abban az esetben, ha a parazitoid hatás denzitás-függő, alternatív stratégia lehet a magpredátor számára az egynyári vagy évelő fajban való fejlődés, mert eltérő parazitoid-nyomás nehezedik a populációkra. Ez azoknál a fajoknál lehetséges természetesen, amelyek nem monofágok. Több olyan bruchida faj található (lásd a felsorolást az egy vs. több magpredátor nemzedék pontban felsorolva), amelyek egynyári és évelő Leguminosae-fajokban egyaránt élnek.

## 7 Az értekezés eredményeinek összefoglalása

### 7.1 A tojásrakó hely/tápnövény választásának magatartási aspektusai. [Modell: a babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*)]

7.1.1 A babzsizsik áltojócsövének szerepe, összhangban irodalmi adatokkal, korlátozott a tojásrakási hely meghatározásában. Bár a fejfüggelékaitől teljesen megfosztott adult nőstény bogár képes a tojásrakást negatívan befolyásoló ingerek megkülönböztetésére, az áltojócső autonómiája relatív, másodlagos a maxillaris tapogató meghatározó funkciójához képest. Az áltojócsövön található kémiai érzékszervek a gátló ingereket jelzik, a mechano-receptorok pedig a tojásrakás céljára, a növényen készített nyílás méretét határozhatják meg.

7.1.2 A növényevő rovarok táplálékválasztására vonatkozó általános elv, azaz a receptorok aszimmetrikus, negatív irányú specializációja, érvényes a babzsizsik tojásrakási magatartására is.

7.1.2.1 A babzsizsik tojásrakását gátló szerves és szervetlen anyagok száma, melyek az optimális tápnövényből származó ingerek hatását koncentráció-függő módon elfedhetik, jóval nagyobb, mint a stimuláló anyagoké.

7.1.2.2 A szervetlen anyagok között kiemelkedő jelentőségű a réz-vegyületek negatív és a magnézium szulfát pozitív hatása a babzsizsik tojásrakására.

7.1.2.3 A tojásrakó babzsizsik nőstények és a magvakba befúró első stádiumú lárvák eloszlását hatásosan befolyásolják az adultok által termelt és a magvak felületére kerülő epideiktikus anyagok, amelyek a források egyenletesebb kihasználását eredményezik.

7.1.2.4 A tojásrakásra serkentően hat a babtermés héjából (perikarpium) készített extraktum.

7.1.3 Az abszolút (választási lehetőséget nem kínáló) tesztekhez képest, a relatív (bináris vagy sokféle ingert kínáló választási) tesztek érzékenyebbek bármely előjelű hatás kimutatásában. Abszolút tesztben, igen sok anyag, jelentős kémiai különbségek ellenére, sem tér el egymástól a tojásrakásra gyakorolt hatás tekintetében. Ezzel szemben, relatív tesztekben, ugyanezek között jelentős különbségek tapasztalhatók. Ez a babzsizsik tojásrakásában preferencia-, és genetikailag rögzült templáttal való összehasonlítási (választási) képességre, valamint rövid-távú memóriára utal.

7.1.4 A babzsizsik nőstény egyedi tojásrakási magatartása felderítő (antennálás, palpálás, a mag körbejárása), előkészítő (rágás a köldöknél, áltojócső maghéjhoz érintése) és tojásrakási szakaszokból áll.

7.1.5 Az ingerkörnyezet jellegétől függően az egyedi babzsizsik nőstények magatartása igen rugalmasan változik a magatartásformák gyakoriságát és hosszát tekintve. Indifferens ingerkörnyezetben a felderítéssel összefüggő, heterogén környezetben a tojásrakást előkészítő magatartások és a tojásrakás dominál, attól függően, hogy a preferencia rangsorban milyen helyzetet elfoglaló növények magjai vannak jelen.

7.1.5.1 A populáció-szintű relatív és sok ingert tartalmazó ingerhelyzetek vizsgálatára hatékony módszert dolgoztam ki, amelyben az ingerek randomizált, háromszög-alapegységek szerinti elrendezése és ismétlése lehetőséget adott megbízhatóbb preferenciális válasz kimutatására és a véletlen választások elkerülésére.



7.1.5.2 A populáció-szintű válaszok biztonsággal differenciáltak különböző ingerminőségek között és ez jól mérhető volt a lerakott tojások száma alapján (ami egyetlen nőtény esetében nem volna lehetséges).

7.1.5.3 A babzsizsik nőtények éles különbségeket tettek populációs-szintű preferenciális tesztekben tápnövény és elfogadható nem-tápnövény, Leguminosae- és más növénycsaládokba tartozó növények, tápnövény-fajták, magtömeg osztályok, valamint természetes növényi anyagcsere termékek között.

7.1.5.4 Adatfeltáró eljárások azt mutatták, hogy a preferencia sorrend kialakulásáról árnyaltabb képet eredményez a lerakott tojások számán kívül a magtömeg, lárva mortalitás és imágó kelési százalék figyelembe vétele. Az alkaloidok valószínűleg különleges jelentőséggel bírnak a bruchida magfogyasztók körében.

7.1.5.5 A babzsizsik tojásrakását a szerves anyagok széles köre gátolja, de még közel rokon anyagok sem eredményeznek konzisztens, szerkezet-hatás összefüggésre mutató válaszokat. Ennélfogva megjósolhatatlan, hogy milyen (jellegű) vegyületek fejthetnek ki gátló vagy stimuláló hatást a tojásrakásra.

7.1.6 A korai imaginális előzetes tapasztalat jelentősen befolyásolja a tojásrakási viselkedést és a lerakott tojások számát többválasztásos ingerkörnyezetben. A babzsizsik nőtények a teszt időtartama alatt azt a növény-magot választják, amelyen a teszt előtt bizonyos időt eltöltöttek. Ez a viselkedés a fő és elfogadható nem-tápnövényeken és különösen a fő tápnövényhez közelebb álló fajok esetében (*Vigna* és *Lablab*) jelentkezett. Az előzetesen kondicionált nőtények, a naiv nőtényekhez képest, nagyobb gyakorisággal használtak útvonalakat, amelyek a kedvelt magvakon keresztül vezettek. A Markov-analízis az előző látogatás hatását az utána következő csak akkor mutatta, ha az babon kondicionált nőtény esetében, és babon történt. Az útvonalak választása és az előző látogatás hatása rövid távú memóriára utal. Az imaginális tapasztalat háttere valószínűleg szenzitizáció.

7.1.6.1 A hierarchiában alacsonyabb szinten álló ingeren szerzett tapasztalat nem szünteti meg a magasabb-rangú inger elsőbbségét, ami a „hierarchia-küszöb” modell jóslatával megegyező eredmény.

7.1.6.2 Randomizációs eljárás alapján alapuló statisztikai értékelést dolgoztunk ki a többválasztásos teszt számára.

## 7.2 Anyai preferencia-utód performancia a magpredátor-növény kapcsolatban

7.2.1 A maghéj kémiai és fizikai tulajdonságai (abszolút tesztekben) a tojásrakó babzsizsik nőtény számára általában nem differenciáló jellegű ingerek: táp-, elfogadható nem-táp- és nem elfogadható nem-tápnövényre, valamint indifferens ingerekre (üveggolyó) egyaránt raknak tojásokat. Többé-kevésbé ugyanez áll a pilulákra/tablettákra is, amelyekben a vegyületek „maghéj-szerepben” jelennek meg. Ugyanezek a maghéj sajátosságok kritikusak az első stádiumú lárvák számára. Azzal a valószínűsíthető ténnyel együtt, hogy az L1 a maghéjat nem fogyasztja el magba-lépéskor, a kilyukasztott maghéjú magvakban jelentősen nagyobb százalékban fordult elő lárvafejlődés és imágó kelés. 62 természetett és vadon élő Leguminosae faj és 93 fajta esetében imágók 17 növényfajból keltek (ezek 35 %-a *Lathyrus*-faj volt), de csak 9 fajban voltak erre képesek, ha azok ép maghéjjal rendelkeztek. Adott növényfajon belüli fajták között a lárvafejlődés tekintetében nagyobb különbségek lehetségesek, mint növényfajok között.

7.2.2 A babtermés (perikarpium) pozitívabb ingert jelent a babzsizsik tojásrakása számára, mint a maghéj, ugyanakkor mindkettő toxikus a lárva fejlődésére nézve.

7.2.3 A különféle Leguminosae magvakban, valamint másodlagos növényi anyagokat tartalmazó pilulákban/tablettákban mutatott lárvafejlődési mintázatok alapján nem jósolható meg egy növény vagy vegyület hatása. Kivételnek talán az alkaloidok és nem-fehérje típusú aminosavak számítanak, amelyek meglepően kis százalékban engedtek imágókelést.

7.2.4 A babzsizsik nőtény tojásrakási preferenciája és a lárvális performancia között táp- és elfogadható nem-tápnövényeken negatív korreláció van. Ez azt jelenti (a tojásrakás feltétlenül tükrözi), hogy a nőtény nem optimálisan választ.

### 7.3 Populáció ökológia

7.3.1 A termés fertőzöttségi és magfogyasztási mintázatok igen változatos képet mutatnak a Leguminosae-fajokban élő pre-diszperzális magfogyasztók tápnövényein. A szélső értékek 0-100 % között vannak. A bruchida-fertőzöttség is elérhet 30 %-ot.

7.3.2 Konceptuális különbség van a növényi performanciára és populáció dinamikára gyakorolt hatás között. Több évig tartó kisparcellás kísérletben azt az eredményt kaptuk, hogy a bruchida (*Bu. luteicornis*) és más pre-DMP-knek nincs populáció szint szabályzó hatása az egyházi *Vicia angustifolia* fajra. A pre-DMP magfertőzöttségi szint alacsony a magprodukciónak képest, ennek ellenére a növény magszám limitációt mutat. A tranziens magbank két év alatt kiürül és az elérhető mikrohelyek száma nem limitálja a rekruták nettó számát. Emiatt lehetséges, hogy a két esemény (magszóródás és a magoncok megjelenése) közötti időszakban jelentkező poszt-diszperziós hatás felelős az állapotért.

### 7.4 Közösség ökológia

7.4.1 Intraspecifikus aggregáció, interspecifikus asszociáció és perzisztencia analízist végeztünk 69 *Vicia tenuifolia* minta bruchida pre-DMP-it tekintve. Ezen kívül vizsgáltuk a forráshasználati mintázatokat növényállomány, racém, termés és mag-szinteken. Nem volt interspecifikus kölcsönhatásra mutató jel a bruchida-fajok között, az intraspecifikus hatás viszont jelentős volt. A forráshasználat mértéke csökkent a forráskoncentráció növekedésével (az állomány-mag irányban). A termés-szinten, ahol másfajú egyedek találkozása a legvalószínűbb (tojásrakás), a forrás nem volt limitáló.

7.4.2 Öt éven át, kísérleti úton (kizárással) vizsgáltam egy interakciós táplálkozási hálózati modul résztvevőinek egyes kölcsönhatásait. Arra akartam választ kapni, hogy a *Laburnum anagyroides*-en jelenlévő különböző mértékű levéltetű fertőzés milyen hatással van a pre-DMP (*Bi. villosus*) populáció túlélésére, különös tekintettel parazitoidjai működésére. Mivel a pre-DMP a legnagyobb túlélési százalékot közepes levéltetű-fertőzési szintnél és nem levéltetű-mentes körülmények mellett mutatta, továbbá ez nem levéltetű-fertőzési szinttől függő differenciális tojásrakás és parazitoid tevékenység eredménye volt, feltételeztem, hogy a növény alkaloidjainak fűrt-szintű mennyiségi eloszlásával lehet kapcsolatos. Az alkaloida heterogén eloszlásának feltételezésére a növényen végzett korábbi kvantitatív analízis adott alapot. Sokrétű kölcsönhatás képe rajzolódott ki, amelyben a levéltetű hatása a pre-DMP-re a kölcsönösség és antagonizmus skálán évek, fák, asszociálódott szervezetek stb. függvényében változhat.

7.4.3 *Vicia tenuifolia* állományokban gyűjtött mintákból nevelt pre-DMP guildok összetételének tér-időbeli változása azt mutatta, hogy mind guild-variációk, mind pedig guild-kombinációk szintjén, valamint a faj és család-szintű felbontás szerint is, lényeges eltérések voltak a megjósolt

mintázatokról. A várt max. 2 tagú guild-variációk helyett magasabbat kaptunk, ha csak időbeliséget vettünk figyelembe. A guild-kombinációk sohasem haladták meg a lehetséges 50%-át. A prezenciát/abszenciát, ill. abundanciát figyelembe vevő null-modell analízisek szerint sem szignifikáns együtt-előfordulást, sem koezisztenciát nem tapasztaltunk a guildek tagjai között. Az analízis alapján arra következtethetünk, hogy a guild szerveződését nem a fajok közötti verseny szabályozza. Tekintettel arra, hogy a vizsgált bruchida taxon-guild tagjai tápnövény specialisták, a guild-formálásuk is obligát, amely tér-időben variabilitást mutat.

## 7.5 Magpredátorok és gazdanövényeik evolúciós kapcsolatai és stratégiái

7.5.1 Évtizedek alatt, a magyarországi Leguminosae-fajok jelentős százalékat reprezentáló mintaszámot gyűjtöttünk össze és ezekből a pre-DMP-eket és parazitoidjaikat kineveltük. A meghatározott 32 bruchida-faj és további, a Curculionidae, Lepidoptera és Hymenoptera taxonokba tartozó fajok segítségével jelentős faunisztikai pontosításokat végezhetünk faj-előfordulás, tápnövény-viszonyok, parazitoid-fauna, gyakoriság stb. tekintetében (lásd az Appendixet).

7.5.2 Az előbb körvonalazott adatok birtokában megvizsgáltuk azt a hipotézist, mely szerint a bruchida magpredátorok kisebb magméretek/tömegek felé szelektálják gazdanövényeiket. Erre a célra magtömeg és bruchida prezencia/abszencia analíziseket végeztünk, figyelembe véve a filogenetikai-ökológiai korrekciót. Azt találtuk, hogy – saját gyűjtéseink alapján – azon növény fajok magtömege, amelyekből *Bruchus*-fajok keltek szignifikánsan nagyobbak voltak azokhoz képest, amelyekből nem. Ugyanez nem állt a *Bruchidius*-fajokra, amelyek között a *Trifolium*-fajokban élők a magtömegtől függetlenek lehetnek, mert több magot fogyasztanak el fejlődésük alatt, ami torzítja az összefüggést. A filogenetikai és ökológiai kényszerek közül az ökológiai tényezőket találtuk meghatározóknak. Ebből azt a következtetést vontuk le, hogy a mérsékelt égövi fajok legalább, nem jelentenek szelekciós nyomást a tekintetben, hogy tápnövényeik kisebb magvakkal rendelkezzenek és így mintegy „megszökjenek” fogyasztóik elől.

7.5.2 A gyűjtött autentikus növény- és kinevelt bruchida-fajok alapján lehetőség adódott a tápnövény viszonyok evolúciós elemzésére. Azt a hipotézist állítottuk fel, hogy amennyiben a növény és bruchida oldalakon *faj-szinten* szoros megfeleléseket (kongruenciát) találunk, akkor azokat koevolúciós viszonyok hozták létre. Más szóval, ahogy azt a koevolúciós elmélet feltételezi, a növény fajok radiációs lehetőségeit a magfogyasztó fajok szelekciós nyomása teremtette meg és majd azok is az új növény fajokra radiáltak. A tápnövény specializáltság a *Bruchus* és *Bruchidius* génuszok fajai esetében, külön-külön, az előbbi feltételezés ellenkezőjét mutatták. Megegyezések faji-szinten semmiképpen sem, legfeljebb tribusz-szinten mutatkoztak. A *Bruchus*-fajok egyetlen tribuszt, a *Bruchidius*-fajok 7, a *Bruchus*-fajokkal át nem fedő, tribusz fajain élnek, és a *Bruchidius*-fajok között nincs olyan, mely két tribusz fajainak magját fogyasztaná. Az eloszlások nem tükrözik kongruenciát.

7.5.3 A *Vicia tenuifolia* és *V. angustifolia*, mint két szélsőséget képviselő faj, vonásai alapján növényi és magpredátor stratégiákat állítottam össze, amelyekben fontos életmenet komponensek (magtömeg, magszám, egyéves és évelő jelleg, magbank, apparencia stb.) jelentőségét vettem sorra abból a szempontból, hogy elősegítik-e, vagy akadályozzák-e a pre-DMP-kel kialakuló viszonyt. Úgy gondolom, hogy a mindkét szélsőség sikeres autochton stratégia a növény számára, amelyeket a pre-DM-k nem alakítanak, hanem ezekhez alkalmazkodnak.

# Irodalmi hivatkozások

- Abbott I, Burbidge T, Williams M & P Vanheurck 1992 Arthropod fauna of jarrah (*Eucalyptus marginata*) foliage in Mediterranean forest of Western-Australia: Spatial and temporal variation in abundance, biomass, guild structure and species composition. *Austr J Ecol* 17, 263-274.
- Albrechtsen BR 2000 Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: Escape of seeds in time and space. *Ecoscience* 7, 433-438.
- Aldridge RJW & RD Pope 1986 The British species of *Bruchidius* Schilsky (Coleoptera: Bruchidae). *Entomol Gazette* 37, 181-193.
- Alexander HM & JD Mihail 2000 Seedling disease in an annual legume: consequences for seedling mortality, plant size, and population seed production. *Oecologia* 122, 346-353.
- Alvarez N, Napoles JR, Anton K-W, Benrey B & M Hossaert-McKey 2006 Phylogenetic relationships in the Neotropical bruchid genus *Acanthoscelides* (Bruchinae, Bruchidae, Coleoptera). *J Zool Syst Evol Res* 44, 63-74.
- Andersen AN 1988 Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52, 337-340.
- Andersen AN 1989 How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81, 310-315.
- Anton K-W 1998a Revision of the genus *Bruchidius*. Part I: The *B. seminarius* group (Coleoptera: Bruchidae). *Stuttgart Beitr Naturkde Ser A* 573, 1-13.
- Anton K-W 1998b Results of the Czechoslovak-Iranian entomological expeditions to Iran 1970, 1973 and 1977. Coleoptera: Bruchidae. *Casopis Národního muzea. Rada Prirod* 167, 73-90.
- Anton K-W 2001 Bemerkungen zur Faunistik und Taxonomie mitteleuropäischer Samenkäfer (Coleoptera: Bruchidae). *Folia Entomol Hung* 62, 43-49.
- Applebaum SW, Marco S & Y Birk 1969 Saponins as possible factors of resistance of legume seeds to the attack of insects. *J Agr Food Chem* 17, 618-622.
- Ashbourne SRC & RJ Putman 1987 Competition, resource-partitioning and species richness in the phytophagous insects of red oak and aspen in Canada and the U.K. *Acta Oecol* 8, 43-56.
- Augspurger CK 1981 Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62, 775-788.
- Auld TD & PJ Myerscough 1986 Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd.: Seed production and predispersal seed predation. *Austr J Ecol* 11, 219-234.
- Averill AL, Prokopy RJ, MM Sylvia, PP Connor & TTY Wong 1996 Effects of recent experience on foraging in tephritid fruit flies. *J Insect Behav* 9, 571-583.
- Avidov Z, MJ Berlinger & SW Applebaum 1965 Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae: III. Effect of curvature and surface area on oviposition of *Callosobruchus chinensis* L. *Anim Behav* 13, 178-180.
- Balázs A 1954 A rovarok táplálkozási specializációjának megváltozása. *Ann Biol Univ Hung* 2 (1952), 19-35.
- Balogh J 1953 A zootaxológia alapjai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Barker AM & CJM Maczka 1996 The relationship between host selection and subsequent larval performance in three free-living graminivorous sawflies. *Ecol Entomol* 21, 317-327.
- Barroga CF, AC Laurena & EMT Mendoza 1985 Effect of condensed tannins on the in vitro protein digestibility of mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). *J Agr Food Chem* 33, 1157-1159.
- Barron AB 2001 The life and death of Hopkins' host selection principle. *J Insect Behav* 14, 735-737.
- Bashar A, G Fabres, M Hossaert, M Valero & V Labeyrie 1987 *Bruchus affinis* and the flowers of *Lathyrus latifolius*: an example of the complexity of relations between plants and phytophagous insects. In: Labeyrie V, G Fabres & D Lachaise (eds) *Insects-Plants. Proc 6<sup>th</sup> Int Symp Insect-Plant Relat*, Pau 1986. Junk Publ., Dordrecht, 189-194.
- Basky Z 1977 Babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus* Say) tenyésztési kísérletek szójamagvakon. *Növényvédelem* 13, 14-18.
- Bell EA 1971 Comparative biochemistry of non-protein amino acids. In: Harborne JB, D Boulter & BL Turner (eds) *Chemotaxonomy of Leguminosae*. Academic Press, London, 179-206.
- Bell EA 1972 Toxic amino acids in the Leguminosae. In: Harborne J (ed) *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London and New York, 163-177.
- Bell EA 1978 Toxins in seeds. In: Harborne JB (ed) *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, London, etc., 144-161.
- Bell EA 1981 Non-protein amino acids in the Leguminosae. In: Polhill RM & PH Raven (eds) *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, 489-499.
- Bell EA & ASL Tirimanna 1965 Association of amino acids and related compounds in the seeds of forty-seven species of *Vicia*: their taxonomic and nutritional significance. *Biochem J* 97, 104-111.

- Bell EA, JA Lackey & RM Polhill 1978 Systematic significance of canavanine in the Papilionoideae. *Biochem Syst Ecol* 6, 201-212.
- Benn M, J De Grave, C Gnanasunderam & R Hutchins 1979 Host-plant pyrrolizidine alkaloids in *Nyctemera annulata* Boisduval: Their persistence through the life-cycle and transfer to a parasite. *Experientia* 35, 731-732.
- Bentley MD, DE Leonard & RJ Bushway 1984a *Solanum* alkaloids as larval feeding deterrents for spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lep., Tortricidae). *Ann Entomol Soc Am* 77, 401-403.
- Bentley MD, DE Leonard, WF Stoddard & LH Zalkow 1984b Pyrrolizidine alkaloids as larval feeding deterrents for spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lep., Tortricidae). *Ann Entomol Soc Am* 77, 393-397.
- Bentley MD, MS Rajab, AR Alford, MJ Mendel & A Hassanali 1988 Structure-activity studies of modified citrus limonoids as antifeedants for the Colorado potato beetle larvae, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomol Exp Appl* 49, 189-194.
- Berenbaum MR 1983 Coumarines and caterpillars. A case in coevolution. *Evolution* 37, 163-179.
- Berenbaum MR 2001 Chemical mediation of coevolution: Phylogenetic evidence for Apiaceae and associates. *Ann Miss Bot Garden* 88, 45-59.
- Bernays EA 1991 Relationship between deterrence and toxicity of plant secondary compounds for the grasshopper *Schistocerca americana*. *J Chem Ecol* 17, 2519-2526.
- Bernays EA 2001 Neural limitations in phytophagous insects: Implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu Rev Entomol* 46, 703-727.
- Bernays EA & RF Chapman 1994 Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman and Hall, New York and London.
- Bernays EA & MR Weiss 1996 Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. *Entomol Exp Appl* 78, 1-8.
- Bernays EA & M Graham 1988 On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69, 886-892.
- Bigger DS 1999 Consequences of patch size and isolation for a rare plant: pollen limitation and seed predation. *Nat Areas J* 19, 239-244.
- Birch ANE, MSJ Simmonds & WM Blaney 1989 Chemical interactions between bruchids and legumes. In: Stirton, CH & JL Zarucchi (eds) *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematics*, Missouri Botanical Garden 29, 781-809.
- Birch N, L Crombie & WM Crombie 1985 Rotenoids of *Lonchocarpus salvadorensis*: Their effectiveness in protecting seeds against bruchid predation. *Phytochemistry* 24, 2881-2884.
- Bishop JG 2002 Early primary succession on Mount St. Helens: Impact of insect herbivores on colonizing lupines. *Ecology* 83, 191-202.
- Björkman C, S Larsson & R Bonmarco 1997 Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos* 79, 45-52.
- Blondel J 2003 Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100, 223-231.
- Bodor J 2006 Zsizsikék a szomszédból. *Kertészet és Szőlészet* 34, 15.
- Boe A & R Wynia 1985 Seed predation, seedling emergence, and rhizome characteristics of American licorice. *J Range Manag* 38, 400-402.
- Boe A, B McDaniel & K Robbins 1988 Patterns of American licorice seed predation by *Acanthoscelides aureolus* (Horn) (Coleoptera: Bruchidae) I South Dakota. *J Range Manag* 41, 342-345.
- Borowiec L 1987 The type-material of *Bruchus pusillus* Germar and *B. picipes* Germar (Coleoptera, Bruchidae). *Polsk Pismo Entomol* 57, 591-592.
- Borowiec L 1988 Bruchidae - Strakowce (Insecta: Coleoptera). *Fauna Polski - Fauna Poloniae*, Tom. 11. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Bossart JL & JM Scriber 1999 Preference variation in the polyphagous tiger swallowtail butterfly (Lepidoptera: Papilionidae). *Environ Entomol* 28, 628-637.
- Braven J, NP Chilcott & C Hawkes 1996 Structure-activity relationships in glucosinolates and other compounds stimulating oviposition in the cabbage root fly (*Delia radicum*). *J Chem Ecol* 22, 1567-1578.
- Bronstein JL 1992 Seed predators as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction. In: Bernays EA (ed) *Insect-Plant Interactions. Vol. 4*, CRC Press, Boca Raton, 1-44.
- Brooks DR & DA McLennan 1991 *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown JH 1987 Variation in desert rodent guilds: Patterns, processes, and scales. In: Gee JHR & PS Giller (eds) *Organization of communities. Past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, etc., 185-203.
- Brown JH, DW Davidson, JC Munger & RS Inouye 1986 Experimental community ecology: the desert granivore system. In: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, 41-61.
- Brown VK, AC Gange, IM Evans & AL Storr 1987 The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession. *J Ecol* 75, 1173-1189.

- Brown VK, AC Gange & WD Gibson 1988 Insect herbivory and vegetation structure. In: Werger MJA, PJM van der Aart, HJ During & JTA Verhoeven (eds) *Plant Form and Vegetation Structure*. SPB Academic Publishing, The Hague, 263-279.
- Bush GL 1975 Modes of animal speciation. *Annu Rev Ecol Syst* 6, 339-364.
- Capasso R, A Evidente, E Tremblay, A Sala, C Santoro, G Cristinzio & F Scognamiglio 1994 Direct and mediated effects on *Bactocera oleae* (Gmelin) (Diptera, Tephritidae) of natural polyphenols and some of the related synthetic compounds: Structure activity relationships. *J Chem Ecol* 20, 1189-1199.
- Casper BB 1988 Post-dispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. *Oikos* 52, 27-30.
- Center TD & CD Johnson 1974 Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology* 55, 1096-1103.
- Chacón MI, SB Pickersgill & DG Debouck 2005 Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theor Appl Gen* 110, 432-444.
- Chapman RF 1999 It's all in the neurons. *Entomol Exp Appl* 91, 259-265.
- Charlet LD 2002 Parasitization of the red sunflower seed weevil (Coleoptera: Curculionidae) by its larval parasitoid *Triaspis aequoris* (Hymenoptera: Braconidae) in cultivated sunflower. *Environ Entomol* 31, 844-851.
- Chesson J 1978 Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59, 211-215.
- Chesson J 1983 The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology* 64, 1297-1304.
- Chew FS 1977 Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution* 31, 568-579.
- Compton SG & HG Robertson 1988 Complex interactions between mutualists: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology* 69, 1302-1305.
- Connell JH 1971 On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. In: den Boer PJ & GR Gradwell (eds) *Dynamics of Populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 298-312.
- Connell JH 1983 On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am Nat* 122, 661-696.
- Connor EF & D Simberloff 1979 The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60, 1132-1140.
- Corbet SA 1985 Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol Entomol* 10, 143-153.
- Courtney SP & TT Kibota 1990 Mother doesn't know best: Selection of hosts by ovipositing insects. In: Bernays EA (ed) *Insect-Plant Interactions*, Vol. 2, CRC Press, Boca Raton, 161-188.
- Courtney SP, GK Chen & A Gardner 1989 A general model for individual host selection. *Oikos* 55, 55-65.
- Craig TP, JK Itami & PW Price 1989 A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70, 1691-1699.
- Craig TP, PW Price, KM Clancy, GL Waring & CF Sacchi 1988 Forces preventing coevolution in the three-trophic-level system: willow, a gall-forming herbivore, and parasitoid. In: Spencer KC (ed) *Chemical Mediation of Coevolution*. Academic Press, Inc., San Diego, etc. 57-80.
- Crawley MJ 1983 *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, etc.
- Crawley MJ 1989a Insect herbivores and plant population dynamics. *Annu Rev Entomol* 34, 531-564.
- Crawley MJ 1989b The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In: Bernays EA (ed) *Insect-Plant Interactions*. Vol.1. CRC Press, Boca Raton, 45-71.
- Crawley MJ 1990 The population dynamics of plants. *Phil Trans R Soc, London B* 330, 125-140.
- Crawley MJ 1992. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner M (ed) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, London, 157-191.
- Crawley MJ 1998 Plant-herbivore dynamics. In: Crawley MJ (ed) *Plant Ecology*. 2<sup>nd</sup> ed., Blackwell Science, Oxford, 401-474.
- Crawley MJ & M Nachapong 1985 The establishment of seedlings from primary and regrowth seeds of ragwort (*Senecio jacobaea*). *J Ecol* 73, 255-261.
- Crisp MD & JJ Doyle 1995 *Advances in Legume Systematics. Part 7. Phylogeny*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Crutsinger GM & NJ Sanders 2005 Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *Am Midl Nat* 154, 296-304.
- Cunningham JP & SA West 2001 Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. *Oikos* 95, 535-543.
- D'Arcy A & M Jay 1978 Les flavonoïdes des graines de *Lens culinaris*. *Phytochemistry* 17, 826-827.
- Damman H 1993 Patterns of interactions among herbivore species. In: Stamp NE & TM Casey (eds) *Caterpillars. Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman & Hall, New York, 132-169.
- David J & BOC van Harrewage 1970 Choix d'un site de ponte chez *Drosophila melanogaster*: Technique d'étude et variabilité. *Rev Comp Anim* 4, 82-84.

- de Boer G & FE Hanson 1984 Food plant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Entomol Exp Appl* 35, 177-193.
- Delobel A & B Delobel 2003 Les plantes hôtes des bruches (Coleoptera Bruchidae) de la faune de France, une analyse critique. *Bull Mens Soc Linn Lyon* 72, 199-221.
- Delobel B & A Delobel 2006 Dietary specialization in European species groups of seed beetles (Coleoptera: Bruchidae: Bruchinae). *Oecologia* 149, 428-443.
- De Luca Y 1970 Catalogue des metazoaires parasites et predateurs de bruchides (Coléoptères). *Ann Soc Hort Hist Nat Hérault* 110, 1-23.
- De Luca Y 1977 Catalogue des metazoaires parasites et predateurs des Bruchides (Col.) (Troisième Note). *Bull Soc Etud Sci Nat Nîmes* 55, 5-22.
- Denno RF, MS McClure & JR Ott 1995 Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition reexamined and resurrected. *Annu Rev Entomol* 40, 297-331.
- De Ruiter PC, V Wolters & JC Moore (eds) 2005 *Dynamic Food Webs. Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change*. Theoretical Ecology Series. Academic Press, Amsterdam, etc.
- Després L & M Cherif 2004 The role of competition in adaptive radiation: a field study on sequentially ovipositing host-specific seed predators. *J Anim Ecol* 73, 109-116.
- Desroches P 1983 Développement larvaire d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae) en surpeuplement dans le graines de *Phaseolus vulgaris* et importance des facteurs spatiotemporels. *Ann Soc Entomol France* 19, 405-412.
- De Steven D 1983 Reproductive consequences of insect seed predation in *Hamamelis virginiana*. *Ecology* 64, 89-98.
- Dethier VG 1937 Gustation and olfaction in lepidopterous larvae. *Biol Bull* 72, 7-23.
- Dethier VG 1947 *Chemical Insect Attractants and Repellents*. Blakiston Press, Philadelphia.
- Dethier VG 1976 *The Hungry Fly. A Physiological Study of the Behavior Associated with Feeding*. Harvard University Press, Cambridge.
- Dethier VG 1987 Analyzing proximate causes of behavior. In: Huettel MD (ed) *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior*. Plenum Press, New York, 319-328.
- Dethier VG, RL Solomon & LH Turner 1965 Sensory input and central excitation and inhibition in the blowfly. *J Comp Physiol Psychol* 60, 303-313.
- Diamond JM 1975 Assembly of species communities. In: Cody ML & JM Diamond (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, 342-444.
- Diehl SR & GL Bush 1989 The role of habitat preference in adaptation and speciation. In: Otte D & JA Endler (eds) *Speciation and Its Consequences*. Sinauer, Sunderland, 345-365.
- Douglass SK, JA Juvik, HJ Pyun & RM Coates 1993 Structure-activity relationships for analogs of (+)-(E)-endo- $\beta$ -bergamoten-12-oic acid, an oviposition stimulant of *Helicoverpa zea* (Boddie). *J Chem Ecol* 19, 11-28.
- Doyle JJ 1995 DNA data and legume phylogeny: a progress report. In: Crisp MD & JJ Doyle (eds) *Advances in Legume Systematics. Part 7. Phylogeny*. The Royal Botanic Gardens, Kew, 11-30.
- Dyar HG 1890 The number of moults of lepidopterous larvae. *Psyche* 5, 420-422.
- Edwards GR & MJ Crawley 1999 Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *J Ecol* 87, 423-435.
- Egas M & MW Sabelis 2001 Adaptive learning of host preference in an herbivorous arthropod. *Ecol Lett* 4, 190-195.
- Egas M, DJ Norde & MW Sabelis 2003 Adaptive learning in arthropods: spider mites learn to distinguish food quality. *Exp Appl Acar* 30, 233-247.
- Ehrlén J 1994 Herbivory, pollen limitation and population dynamics in *Lathyrus vernus*. Doctoral Dissertation, Stockholm Univ., Stockholm.
- Ehrlén J 1996 Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. *Oecologia* 108, 708-713.
- Ehrlén J 2002 Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus*. *Persp Plant Ecol Evol Syst* 5, 145-163.
- Ehrlich PR & PH Raven 1964 Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
- Elias LG, D Fernández & R Bressani 1979 Possible effects of seed coat polyphenols on the nutritional quality of bean products. *J Food Sci* 44, 524-527.
- Ellison RL & JN Thompson 1987 Variation in seed and seedling size: the effects of seed herbivores on *Lomatium grayi* (Umbelliferae). *Oikos* 49, 269-280.
- Elton C 1927 *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Erdélyi Cs 1966 Termesztett és vadon termő pillangós virágú növények magdarazsai. (Hymenoptera, Chalcidoidea, *Bruchophagus* et *Eurytoma* spp.) *Növényvédelem* 2, 18-27.
- Erdélyi C, F Szentkirályi & S Manninger 1979 Data to the interrelationship of damages caused by the lucerne seed chalcid (*Bruchophagus roddi*) and the lucerne seed weevil (*Tychius flavus*). *Acta Phytopath Acad Sci Hung* 14, 201-207.

- Eriksson O 1995 Asynchronous flowering reduces seed predation in the perennial forest herb *Actaea spicata*. *Acta Oecol* 16, 195-203.
- Eriksson O & J Ehrlén 1992 Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91, 360-364.
- Ernst WHO, DJ Tolsma & JE Decelle 1989 Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos* 54, 294-300.
- Evans AMA 1974 Research on the evolution and genetic improvement of grain legumes. *J Appl Biol* 46, 5-11.
- Fabres G & C Reymonet 1991 L'induction maternelle de la diapause larvaire chez *Dinarmus acutus* (Hym.: Pteromalidae). *Entomophaga* 36, 121-129.
- Fagundes M, FS Neves & GW Fernandes 2005 Direct and indirect interactions involving ants, insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Ecol Entomol* 30, 28-35.
- Farrell BD & C Mitter 1990 Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and Lamiales diversified in parallel? *Evolution* 44, 1389-1403.
- Farrell BD & C Mitter 1993 Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In: Ricklefs RE & D Schluter (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, 253-266.
- Farrell BD & C Mitter 1998 The timing of insect/plant diversification: might *Tetraopes* (Coleoptera: Cerambycidae) and *Asclepias* (Asclepiadaceae) have co-evolved? *Biol J Linn Soc* 63, 553-577.
- Feder JL 1998 The apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*. Flies in the face of conventional wisdom about speciation? In: Howard DJ & SH Berlocher (eds) *Endless Forms, Species and Speciation*. Oxford Univ. Press, Oxford, 130-144.
- Feeley K 2003 Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. *Oecologia* 137, 104-113.
- Feeny P 1976 Plant apparency and chemical defense. *Rec Adv Phytochem* 10, 1-40.
- Fenwick DE & D Oakenfull 1983 Saponin content of food plants and some prepared foods. *J Sci Food Agr* 34, 186-191.
- Fisher AEI, SE Hartley & M Young 2000 Direct and indirect competitive effects of foliar feeding guilds on the performance of the birch leaf-miner *Eriocrania*. *J Anim Ecol* 69, 165-176.
- Floate KD & TG Whitham 1994 Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia* 97, 215-221.
- Fowden L 1970 The non-protein amino acids of plants. In: Reinhold L & Y Liwischitz (eds) *Progress in Phytochemistry*. Vol. 2. Intersci. Publ., London, etc., 203-266.
- Fowler HG 1979 Seed predator responses. *Oecologia* 41, 361-363.
- Fox CW 1993 A quantitative genetic analysis of oviposition preference and larval performance on two hosts in the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus*. *Evolution* 47, 166-175.
- Fox CW, KJ Waddel & TA Mousseau 1994 Host-associated fitness variation in a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae): evidence for local adaptation to a poor quality host. *Oecologia* 99, 329-336.
- Fox LR & PA Morrow 1981 Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211, 887-893.
- Fraenkel GS 1959 The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129, 1466-1470.
- Franson SE & MF Willson 1983 Seed predation and patterns of fruit production in *Asclepias syriaca* L. *Oecologia* 59, 370-376.
- Frenzel M & R Brandl 1998 Diversity and composition of phytophagous insect guilds on Brassicaceae. *Oecologia* 113, 391-399.
- Fritz RS 1983 Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology* 64, 789-797.
- Fritz RS & PW Price 1988 Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. *Ecology* 69, 845-856.
- Fritz RS, WS Gaud, CF Sacchi & PW Price 1987 Variation in herbivore density among host plants and its consequences for community structure - field studies in willow sawflies. *Oecologia* 72, 577-588.
- Futuyma DJ & M Slatkin (eds) 1983 *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Futuyma DJ 1991 Evolution of host specificity in herbivorous insects: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. In: Price PW, TM Lewinsohn, GW Fernandes & WW Benson (eds) *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. J. Wiley & Sons, New York, 431-454.
- Futuyma DJ & SS McCafferty 1990 Phylogeny and evolution of host plant association in the leaf beetle genus *Ophraella* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Evolution* 44, 1885-1905.
- Futuyma DJ, MC Keese & DJ Funk 1995 Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution* 49, 797-809.
- Gallé L 1994 Formicoidea közösségek szerveződése. MTA doktori értekezés, Szeged.
- Gaston KJ 1994 *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gatehouse AMR, FM Dewey, J Dove, KA Fenton & Á Pusztai 1984 Effect of seed lectins from *Phaseolus vulgaris* on the development of larvae of *Callosobruchus maculatus*; mechanisms of toxicity. *J Sci Food Agr* 35, 373-380.



- Gee JHR & PS Giller (eds) 1987 Organization of Communities. Past and Present. Blackwell Scientific Publications, Oxford, etc.
- Gershenson J & R Croteau 1991 Terpenoids. In: Rosenthal GA & MR Berenbaum (eds) Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites, 2<sup>nd</sup> Ed., Vol. 1. The Chemical Participants. Academic Press, Inc., San Diego, etc., 165-219.
- Gevrenova R, G Kitanov & D Ilieva 2007 Ontogenetic and seasonal variation in the flavonoid composition of *Sophora japonica* cultivated in Bulgaria. *Pharmaceut Biol* 45, 149-155.
- Gibernau M, J Albre, A Dejean & D Barabé 2002 Seed predation in *Philodendron solimoesense* (Araceae) by chalcid wasps (Hymenoptera). *Int J Plant Sci* 163, 1017-1023.
- Glendinning JI 1995 Electrophysiological support for two bitter transduction mechanisms within the same taste receptor of an insect. *Chem Senses* 20, 697-698.
- González-Rodríguez A, B Benrey, A Castañeda & K Oyama 2000 Population genetic structure of *Acanthoscelides obtectus* and *A. obvelatus* (Coleoptera: Bruchidae) from wild and cultivated *Phaseolus* spp. (Leguminosae). *Ann Entomol Soc Am* 93, 1100-1107.
- Gotelli NJ 2000 Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.
- Gotelli NJ & GR Graves 1996 Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Gotelli NJ & GL Entsminger 2001a EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0, Aquired Intelligence Inc. and Kesity-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Gotelli NJ & GL Entsminger 2001b Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* 129, 281-291.
- Gotelli NJ & DJ McCabe 2002 Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83, 2091-2096.
- Gould SJ & RC Lewontin 1979 The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc London B* 205, 581-598.
- Graves GR & NJ Gotelli 1993 Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Proc Nat Acad Sci USA* 90, 1388-1391.
- Green TW & IG Palmbald 1975 Effects of insect seed predators on *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae) *Ecology* 56, 1435-1440.
- Grime JP 2001 Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, etc.
- György Z 2006 Új zsizsikfaj a júdásfán. *Kertészet és Szőlészet* 34, 14.
- Haccou P & E Meelis 1992 Statistical Analysis of Behavioural Data. An Approach Based on Time-Structured Models. Oxford University Press, Oxford.
- Haines ML, J-F Martin, RM Emberson, P Syrett, TM Withers & SP Worner 2007 Can sibling species explain the broadening of the host range of the broom seed beetle, *Bruchidius villosus* (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae) in New Zealand? *N Z Entomol* 30, 5-11.
- Hairston NG, FE Smith & LB Slobodkin 1960 Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 44, 421-425.
- Halstead DGH 1973 Preliminary biological studies on the pheromone produced by male *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae). *J Stored Prod Res* 9, 109-117.
- Hamraoui A & C Regnault-Roger 1995 Oviposition and larval growth of *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae) in regard to host and non-host plants from Leguminosae family. *J Appl Entomol* 119, 195-199.
- Hanelt P & D Mettin 1989 Biosystematics of the genus *Vicia* L. (Leguminosae). *Annu Rev Ecol Syst* 20, 199-223.
- Harborne JB, D Boulter & BL Turner 1971 Chemotaxonomy of the Leguminosae. Academic Press, London and New York.
- Hare JD 1980 Variation in fruit size and susceptibility to seed predation among and within populations of the cocklebur *Xanthium strumarium* L. *Oecologia* 46, 217-222.
- Hare JD & DJ Futuyma 1978 Different effects of variation in *Xanthium strumarium* L. (Compositae) on two insect seed predators. *Oecologia* 37, 109-120.
- Harper JL 1977 Population Biology of Plants. Academic Press, London, etc.
- Harvey PH & MD Pagel 1991 The Comparative method in Evolutionary Biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hastings A 1987 Can competition be detected using species co-occurrence data? *Ecology* 68, 117-123.
- Hauser TP 1994 Germination, predation, and dispersal of *Acacia albida* seeds. *Oikos* 71, 421-426.
- Hawkins BA 1992 Parasitoid-host food webs and donor control. *Oikos* 65, 159-162.
- Hawkins BA & NJ Mills 1996 Variability in parasitoid community structure. *J Anim Ecol* 65, 501-516.
- Hawkins CP & JA MacMahon 1989 Guilds: The multiple meanings of a concept. *Annu Rev Entomol* 34, 423-451.
- Hegnauer R 1988 Biochemistry, distribution and taxonomic relevance of higher plant alkaloids. *Phytochemistry* 27, 2423-2427.
- Hendrix SD, Brown VK & H Dingle 1988 Arthropod guild structure during old field succession in a new and an old world site. *J Anim Ecol* 57, 1053-1065.

- Herrera CM, P Jordano, J Guitián & A Traveset 1998 Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *Am Nat* 152, 576-594.
- Hines ME, CI Osuala & SS Nielsen 1992 Screening for cysteine proteinase inhibitor activity in legume seeds. *J Sci Food Agr* 59, 555-557.
- Hoffmann A 1945 Faune de France. 44. Coléoptères Bruchides et Anthribides. Lechevalier, Paris.
- Hoffmann A, V Labeyrie & AS Balachowsky 1962 Famille des Bruchidae. In: Balachowsky AS (ed) *Traité d'Entomologie Appliquée à l'Agriculture*. Vol. 1, Coléoptères, Masson publ., Paris, 434-494.
- Hoffmann AA 1988 Early adult experience in *Drosophila melanogaster*. *J Insect Physiol* 34, 197-204.
- Holt RD & M Barfield 2003 Impact of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystems. *Oikos* 101, 49-58.
- Holloway JK 1964 Project in biological control of weeds. In: DeBach P (ed) *Biological Control of Pests and Weeds*. Chapman and Hall, London, 650-670.
- Hope JA, DF Horler & DG Rowlands 1967 A possible pheromone of the bruchid *Acanthoscelides obtectus* Say. *J Stored Prod Res* 3, 387-388.
- Hora KH, P Roessingh & SBJ Menken 2005 Inheritance and plasticity of adult host preference in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores. *Entomol Exp Appl* 115, 271-281.
- Horler DF 1970 (-)-Methyl n-tetradeca-trans-2,4,5-trienoate an allenic ester produced by the male-dried bean beetle, *Acanthoscelides obtectus* Say. *J Chem Soc C*, 859-862.
- Horton DR 1995 Statistical considerations in the design and analysis of paired-choice assays. *Environ Entomol* 24, 179-192.
- Huang XP & JAA Renwick 1994 Cardenolides as oviposition deterrents to 2 *Pieris* species: Structure activity relationships. *J Chem Ecol* 20, 1039-1052.
- Hubbel SP 1980 Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35, 214-229.
- Huignard J 1970 Analyse expérimentale de certains stimuli externes influençant l'ovogenèse chez *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae). L'Influence des Stimuli Externes sur la Gametogenèse des Insectes. *Coll Int CNRS* 189, 357-380.
- Huignard J 1976 Interactions between the host-plant and mating upon the reproductive activity of *Acanthoscelides obtectus* females (Coleoptera, Bruchidae). *Symp Biol Hung* 16, 101-108.
- Hulme PE 1996 Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *J Ecol* 84, 609-615.
- Hulme PE & CW Benkman 2002 Granivory. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford, 132-154.
- Hutchings MJ 1998 The structure of plant populations. In: Crawley MJ (ed) *Plant Ecology*. 2nd ed. Blackwell Science, Oxford, 325-358.
- Hutchinson MR & AA Somogyi 2004 Relationship between 4,5-epoxymorphinan structure and in vitro modulation of cell proliferation. *Eur J Pharmacol* 494, 251-262.
- Impson FAC, VC Moran & JH Hoffmann 1999 A review of the effectiveness of seed-feeding bruchid beetles in the biological control of mesquite, *Prosopis species* (Fabaceae), South Africa. *Afr Entomol Mem* 1, 81-88.
- Inouye DW & OR Taylor 1979 A temperate region plant-ant-seed predator system – consequences of extra floral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. *Ecology* 60, 1-7.
- Irwin FW 1958 An analysis of the concepts of discrimination and preference. *Am J Psychol* 58, 152-163.
- Islam Z & MJ Crawley 1983 Compensation and regrowth in ragwort (*Senecio jacobaea*) attacked by cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*). *J Ecol* 71, 829-843.
- Isman MB, P Proksch & J-Y Yan 1987 Insecticidal chromenes from the Asteraceae: structure-activity relations. *Entomol Exp Appl* 43, 87-94.
- Jaenike J 1978 On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theor Pop Biol* 14, 350-356.
- Jaenike J 1983 Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58, 320-325.
- Jaenike J 1988 Effects of early adult experience on host selection in insects: Some experimental and theoretical results. *J Insect Behav* 1, 3-15.
- Jaenike J & DR Papaj 1992 Behavioral plasticity and patterns of host use by insects. In: Roitberg BD & MB Isman (eds) *Insect Chemical Ecology. An Evolutionary Approach*. Chapman & Hall, New York, London, 245-264.
- Jaenike J & D Grimaldi 1983 Genetic variation for host preference within and among populations of *Drosophila tripunctata*. *Evolution* 37, 1023-1033.
- Jakobsson A & O Eriksson 2000 A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88, 494-502.
- Jaksić FM & RG Medel 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82, 87-92.
- Janz N 1998 Sex-linked inheritance of host-plant specialization in a polyphagous butterfly. *Proc R Soc London B* 265, 1675-1678.

- Janzen DH 1969 Seed-eaters versus seed size, number toxicity and dispersal. *Evolution* 23, 1-27.
- Janzen DH 1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104, 501-528.
- Janzen DH 1971 Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol Syst* 2, 465-492.
- Janzen DH 1974 The role of the seed predator guild in a tropical deciduous forest, with some reflections on tropical biological control. In: Jones PD & ME Solomon (eds) *Biology in Pest and Disease Control*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, etc., 3-14.
- Janzen DH 1975 Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. In: Price PW (ed) *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum Press, New York, 154-186.
- Janzen DH 1977a How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: *Callosobruchus maculatus*) die on nonhost seeds. *Ecology* 58, 921-927.
- Janzen DH 1977b The interaction of seed predators and seed chemistry. In: *Comportement des Insectes et Milieu Tropicale*. Coll Int CNRS 265, 415-427.
- Janzen DH 1980a When is it coevolution? *Evolution* 34, 611-612.
- Janzen DH 1980b Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J Ecol* 68, 929-952.
- Janzen DH 1981 The defenses of legumes against herbivores. In: Polhill RM & PH Raven (eds) *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, 951-977.
- Janzen DH 1983 Physiological ecology of fruits and their seeds. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology*, Vol. III. Responses to the Chemical and Biological Environment. Springer Verlag, Berlin, 625-656.
- Janzen DH, HB Juster & EA Bell 1977 Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry* 16, 223-227.
- Jarry M 1980 Comparaison des fécondités et des pontes d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae) en présence de graines et de gousses de *Phaseolus vulgaris* L. *Ann Soc Entomol France* 16, 345-349.
- Jarry M 1984 Histoire naturelle de la bruche du haricot dans un agrosystème du Sud-Ouest de la France. Contribution à l'étude de la structure et de la dynamique des populations d'*Acanthoscelides obtectus* Say dans les stocks et les cultures de *Phaseolus vulgaris*. Thèse Docteur d'État ès Sciences.
- Jarry M & A Bonet 1982 La bruche du haricot, *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera, Bruchidae), est-elle un danger pour le cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp.? *Agronomie* 2, 963-968.
- Jávorka S 1925 *Flora Hungarica*. Studium, Budapest.
- Jermý T 1957 A növényevő rovarok táplálékspecializációjának jelentősége a növényvédelem szempontjából. *Ann Inst Prot Plant Hung*, Budapest, 7, 45-52.
- Jermý T 1958 Untersuchungen über Auffinden und Wahl der Nahrung beim Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Entomol Exp Appl* 1, 197-208.
- Jermý T 1961a Fitofág rovarok tájékozódása a fény iránya alapján. *Állatt Közl* 48, 57-63.
- Jermý T 1961b Néhány szervetlen só rejektív hatása a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata* Say) imágóira és lárváira. *Ann Inst Prot Plant Hung* 8, 121-130.
- Jermý T 1961c On the nature of the oligophagy in *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Zool Hung* 7, 119-132.
- Jermý T 1965 The role of rejective stimuli in the host selection of phytophagous insects. *Proc XIIth Int Congr Entomol*, London, 1964, 547.
- Jermý T 1966 Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 9, 1-12.
- Jermý T 1971 Az ökológiai és etológiai kutatások helyzete és problémái. *Állatt Közl* 58, 66-70.
- Jermý T 1976 Insect - host-plant relationship - co-evolution or sequential evolution? *Symp Biol Hung* 16, 109-113.
- Jermý T 1984 Evolution of insect/host plant relationships. *Am Nat* 124, 609-630.
- Jermý T 1985 Is there competition between phytophagous insects? *Z Zool Syst Evolutionsforsch* 23, 275-285.
- Jermý T 1987 The role of experience in the host selection of phytophagous insects. In: Chapman RF, EA Bernays & JG Stoffolano, Jr (eds) *Perspectives in Chemoreception and Behavior*. New York: Springer-Verlag, 143-157.
- Jermý T 1991 Evolutionary interpretations of insect-plant relationships -- a closer look. *Proc 7th Symp Insect-Plant Relat*. *Symp Biol Hung* 39, 301-311.
- Jermý T 1993 Evolution of insect-plant relationships - a devil's advocate approach. *Entomol Exp Appl* 66, 3-12.
- Jermý T & G Sáringer 1955 A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Mezőgazdasági Kiadó*, Budapest.
- Jermý T & Á Szentesi 1978 The role of inhibitory stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 24, 458-471.
- Jermý T & Á Szentesi 2003 Evolutionary aspects of host plant specialisation – a study on bruchids (Coleoptera: Bruchidae). *Oikos* 101, 207-215.
- Jermý T & K Balázs (eds) 1990 A növényvédelmi állattan kézikönyve. 3b. kötet. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Jermý T, FE Hanson & VG Dethier 1968 Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomol Exp Appl* 11, 211-230.
- Jermý T, EA Bernays & Á Szentesi 1982 The effect of repeated exposure to feeding deterrents on their acceptability to phytophagous insects. *Proc 5th Int Symp Insect-Plant Relat*, Wageningen, 1982. Pudoc, Wageningen, 25-32.

- Jermý T, J Horváth & Á Szentesi 1987 The role of habituation in food selection of lepidopterous larvae: the example of *Mamestra brassicae* L. (Lepid., Noctuidae). In: Labeyrie V, G Fabres & D Lachaise (eds) *Insects-Plants*. Junk Publishers, Dordrecht, 231-236.
- Jermý T, Á Szentesi & K-W Anton 2002 *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) (Coleoptera: Bruchidae) first found in Hungary. *Folia Entomol Hung* 63, 49-51.
- Jervis M, PN Ferns & CL Boggs 2007 A trade-off between female lifespan and larval diet breadth at the interspecific level in Lepidoptera. *Evol Ecol* 21, 307-321.
- Joern A & LR Lawlor 1981 Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. *Oikos* 37, 93-104.
- Johnson CD 1990 Coevolution of Bruchidae and their hosts: Evidence, conjecture, and conclusions. In: Fujii K, AMR Gatehouse, CD Johnson, R Mitchell & T Yoshida (eds) *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 181-188.
- Johnson CD & CN Slobodchikoff 1979 Coevolution of *Cassia* (Leguminosae) and its seed beetle predators (Bruchidae). *Environ Entomol* 8, 1059-1064.
- Jones CG & JH Lawton 1991 Plant chemistry and insect species richness of British umbellifers. *J Anim Ecol* 60, 767-777.
- Jongejans E, MB Soons, H de Kroon 2006 Bottlenecks and spatiotemporal variation in the sexual reproduction pathway of perennial meadow plants. *Basic and Applied Ecology* 7, 71-81.
- Juhász-Nagy P 1972 Elemi preferenciális folyamatok információelméleti modellezése szünbotanikai objektumokon. Kandidátusi értekezés. Budapest.
- Juhász-Nagy P 1979 A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése. Akadémiai doktori értekezés. Budapest.
- Kaszab Z 1962 Levélbogarak – Chrysomelidae. *Fauna Hungariae*, No. 63, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kelly D & V Sork 2002 Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annu Rev Ecol Syst* 33, 427-447.
- Kelly D, MJ McKone, KJ Bachelor & JR Spence 1992. Mast seeding of *Chionochloa* (Poaceae) and pre-dispersal seed predation by a specialist fly (*Diptoxa*, Diptera: Chloropidae). *N Z J Bot* 30, 125-133.
- Kergoat G J, A Delobel & J-F Silvain 2004 Phylogeny and host-specificity of European seed beetles (Coleoptera, Bruchidae), new insights from molecular and ecological data. *Mol Phylogeny Evol* 32, 855–865.
- Kergoat G J, A Delobel, G Fediere, B Le Ru & JF Silvain 2005 Both host-plant phylogeny and chemistry have shaped the African seed-beetle radiation. *Mol Phylogeny Evol* 35, 602-611.
- Kinghorn DA & MF Balandrin 1984 Quinolizidine alkaloids of the Leguminosae: structural types, analysis, chemotaxonomy, and biological activities. In: Pelletier SW (ed) *Alkaloids: Chemical and Biological Perspectives*, John Wiley & Sons, New York, 105-148.
- Koptur S 1992 Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays EA (ed) *Insect-Plant Interactions*. Vol. 4. CRC Press, Inc., Boca Raton, 81-130.
- Kruess A & T Tschamtko 1994 Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264, 1581-1584.
- Labeyrie V 1991 Biological traits inconsistent with Panglossism in specialized phytophagous insects. *Symp Biol Hung* 39, 275-285.
- Labeyrie V & M Hossaert 1985 Ambiguous relations between *Bruchus affinis* and the *Lathyrus* group. *Oikos* 44, 107-113.
- Lackey JA 1977 A revised classification of the tribe Phaseoleae (Leguminosae: Papilionoideae), and its relation to canavanine distribution. *Bot J Linn Soc* 74, 163-178.
- Lalonde RG & BD Roitberg 1992 On the evolution of masting behavior in trees: Predation of weather? *Am Nat* 139, 1293-1304.
- Lambein F, JK Khan & Y-H Kuo 1992 Free amino acids and toxins in *Lathyrus sativus* seedlings. *Planta Medica* 58, 380-381.
- Landolt PJ & O Molina 1996 Host-finding by cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae): learning of host odour upon contact with host foliage. *J Insect Behav* 9, 899-908.
- Lane GA, DR Biggs, GB Russell, ORW Sutherland, EM Williams, JH Maindonald & DJ Donnell 1985 Isoflavonoid feeding deterrents for *Costelytra zealandica*. Structure-activity relationships. *J Chem Ecol* 11, 1713-1735.
- Langenbuch R 1952 Ist das Fehlen eines "Fraßstoffes" oder das Vorhandensein eines "Vergällungsstoffes" die Ursache für die Resistenz der Wildkartoffel *Solanum chacoense* Bitt. Gegenüber dem Kartoffelkäfer? Zugleich ein Beitrag zur Frage der Monophagie des Kartoffelkäfers. *Z Pflanzenkrankheiten* 59, 179-189.
- Larsson S & B Ekbohm 1995 Oviposition mistakes in herbivorous insects: confusion or a step towards a new host plants. *Oikos* 72, 155-160.
- Lattanzio V, R Terzano, N Cicco, A Cardinali, D Di Venere and V Linsalata 2005 Seed coat tannins and bruchid resistance in stored cowpea seeds. *J Sci Food Agr* 85, 839-846.
- Lawton JH 1984a Herbivore community organization: general models and specific tests with phytophagous insects. In: Price PW, CN Slobodchikoff & WS Gaud (eds) *A New Ecology. Novel Approaches to Interactive Systems*. John Wiley & Sons, New York, 329-383.

- Lawton JH 1984b Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong DR, Jr, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, 67-100.
- Lawton JH & DR Strong 1981 Community patterns and competition in folivorous insects. *Am Nat* 118, 317-338.
- Leck MA VT Parker & RL Simpson (eds) 1989 *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc., San Diego.
- Lehsten V & P Harmand 2006 Null models for species co-occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography* 29, 786-792.
- Leishman M & M Westoby 1994 Hypotheses on seed size: tests using the semiarid flora of Western New South Wales, Australia. *Am Nat* 143, 890-906.
- Leishman M, M Westoby & E Jurado 1995 Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *J Ecol* 83, 517-530.
- Leong KL & EA Dickason 1975 Biology of *Dinarmus acutus*, a chalcidoid parasite of vetch bruchid. *Ann Entomol Soc Am* 68, 943-948.
- Leroi B & M Jarry 1981 Relations d'*Acanthoscelides obtectus* avec différentes espèces de *Phaseolus*: Influence sur la fécondité et possibilités de développement larvaire. *Entomol Exp Appl* 30, 73-82.
- Levin SA 1992 The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Lewis G, B Schrire, B MacKinder & M Lock 2005 *Legumes of the World*. Royal Botanic Garden, Kew.
- Li HL & JJ Willaman 1968 Distribution of alkaloids in angiosperm phylogeny. *Econ Bot* 22, 239-252.
- Lindeman RL 1942 The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418.
- Liston A 1995 Use of polymerase chain reaction to survey for the loss of the inverted repeat in the legume chloroplast genome. In: Crisp MD & JJ Doyle (eds) *Advances in Legume Systematics. Part 7. Phylogeny*. The Royal Botanic Gardens, Kew, 31-40.
- Liu S-S, Z-H Li, Y-Q Liu & MP Zalucki 2005 Experience induced-preference for oviposition repellents derived from a non-host plant by a specialist herbivore. *Ecol Lett* 8, 722-729.
- Lockwood JR III 1998 On the statistical analysis of multiple choice preference experiments. *Oecologia* 116, 475-481.
- Louda SM 1982a Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol Monogr* 52, 25-41.
- Louda SM 1982b Limitations of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed-feeding insects. *J Ecol* 70, 43-53.
- Louda SM 1983 Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64, 511-521.
- Louda SM 1995 Effect of seed predation on plant regeneration: Evidence from Pacific Basin Mediterranean scrub communities. In: Arroyo MTK, PH Zedler & MD Fox (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer Verlag, New York, 311-344.
- Louda SM, MA Potvin & SK Collinge 1990 Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of a native thistle in Sandhills Prairie. *Am Midl Nat* 124, 105-113.
- Lukjanovitsh FK & ME Ter-Minassian 1957 Zhestkokrylie. Zhuki-zernovki (Bruchidae). *Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moskva. Fauna SSSR, XXIV, 1: 1-209*.
- Mack AL 1998 An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* 30, 604-608.
- Mac Nally RC 1983 On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64, 1646-1652.
- Mahoney NE, JN Roitman & BC Chan 1989 Structure-activity relationship of flavones as growth inhibitors of the navel orangeworm. *J Chem Ecol* 15, 285-290.
- Manly BFJ 1985 *The statistics of natural selection on animal populations*. Chapman and Hill, London.
- Manly BFF 1991 *Randomisation and Monte Carlo Methods in Biology*. New York: Chapman & Hall.
- Manly BFJ 1993 Comments on design and analysis of multiple-choice feeding- preference experiments. *Oecologia* 93, 149-152.
- Manly BFJ, P Miller & LM Cook 1972 Analysis of selective predation experiments. *Am Nat* 106, 719-736.
- Manly BFJ, LL McDonald & DL Thomas 1993 *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Chapman and Hill, London.
- Mark GA 1982 Induced oviposition preference, periodic environments, and demographic cycles in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Entomol Exp Appl* 32, 155-160.
- Masters GJ & VK Brown 1997 Host-plant mediated interactions between spatially separated herbivores: effects on community structure. In: Gange AC & VK Brown (eds) *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Scientific, Cambridge, 217-237.
- Mauricio R 2001 An ecological genetic approach to the study of coevolution. *Am Zool* 41, 916-927.
- Mayhew PJ 1997 Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79, 417-428.

- Mayhew PJ 1998 Testing the preference-performance hypothesis in phytophagous insects: Lessons from *Chrysanthemum* leafminer (Diptera: Agromyzidae). *Environ Entomol* 27, 45-52.
- Mayhew PJ 2001 Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *T Ecol Evol* 16, 165-167.
- McCann K, J Rasmussen, J Umbanhowar & M Humphries 2005. The role of space, time, and variability in food web dynamics. In: de Ruiter P, V Wolters & JC Moore (eds) *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change*. Elsevier and Academic Press, Amsterdam, etc., 56-70.
- McGuire T 1984 Learning in three species of Diptera: the blowfly *Phormia regina*, the fruit fly *Drosophila melanogaster*, and the house fly *Musca domestica*. *Behav Gen* 14, 479-526.
- Medvedeva GS (ed) 1978 *Opredelitel nasekomikh Europeiskoi tshasti SSSR*. Vol.III. Perepentschatokrilie. 2. Nauka, Leningrad. (In Russ.)
- Menken BJ & P Roessingh 1998 Evolution of insect-plant associations. In: Howard DJ & SH Berlocher (eds) *Endless Forms, Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, 145-156.
- Menken SBJ, WM Herrebut & JT Wiebes 1992 Small ermine moths (*Yponomeuta*): their host relations and evolution. *Annu Rev Entomol* 37, 41-88.
- Messchendorp L, GJZ Gols & JJA van Loon 2000 Behavioural observations of *Pieris brassicae* larvae indicate multiple mechanisms of action of analogous drimane antifeedants. *Entomol Exp Appl* 95, 217-227.
- Messina FJ 1981 Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* 62, 1433-1440.
- Messina FJ 2004 How labile are the egg-laying preferences of seed beetles? *Ecological Entomology* 29, 318-326.
- Milanović D & I Gliksman 2004 Selection responses and quantitative-genetic analysis of preadult performance on two host plants in the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. *Entomol Exp Appl* 113, 125-133.
- Miller JS & JW Wenzel 1995 Ecological characters and phylogeny. *Annu Rev Entomol* 40, 389-415.
- Mitchell R 1975 The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology* 56, 696-702.
- Mitter C, B Farrell & DJ Futuyma 1991 Phylogenetic studies of insect-plant interactions: insights into the genesis of diversity. *T Ecol Evol* 6, 290-293.
- Moles AT & M Westoby 2006 Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113, 91-105.
- Moles AT, DD Ackerly, CO Webb, JC Tweddle, JB Dickie, AJ Pitman & M Westoby 2005 Factors that shape seed mass evolution. *Proc Nat Acad Sci USA* 102, 10540-10544.
- Monks A & D Kelly 2003 Motivation models fail to explain oviposition behaviour in the diamondback moth. *Physiol Entomol* 28, 199-208.
- Moore BR 2004 The evolution of learning. *Biol Rev* 79, 301-335.
- Moran VC & TRE Southwood 1982 The guild composition of arthropod communities on trees. *J Anim Ecol* 51, 289-306.
- Morin PJ 1999 *Community Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Morse GE & BD Farrell 2005 Ecological and evolutionary diversification of the seed beetle genus *Stator* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Evolution* 59, 1315-1333.
- Mucunguzi P 1995 Bruchids and survival of *Acacia* seeds. *Afr J Ecol* 33, 175-183.
- Muschinek G, Á Szentesi & T Jermy 1976 Inhibition of oviposition in the bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say, Col., Bruchidae). *Acta Phytopathol Acad Sci Hung* 11, 91-98.
- Nathan R & R Casagrandi 2004 A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *J Ecol* 92, 733-746.
- Noda T 2004 Spatial hierarchical approach in community ecology: a way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Popul Ecol* 46, 105-117.
- Noldus LPJJ, AJ Spink & RAJ Tegelenbosch 2001 EthoVision: a versatile video tracking system for automation of behavioral experiments. *Behav Res Methods Instr Comp* 33, 398-414.
- Noldus LPJJ, RJH Trienes, AHM Hendriksen, H Jansen & RG Jansen 2000 The Observer Video-Pro: new software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files. *Behav Res Methods Instr Comp* 32, 197-206.
- Nosil P, BJ Crespi & CP Sandoval 2002 Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. *Nature* 417, 440-443.
- Nufio CR & DR Papaj 2001 Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomol Exp Appl* 99, 273-293.
- Ofuya TI & PF Credland 1996 The ability of *Bruchidius atrolineatus* (Pit) (Coleoptera: Bruchidae) to infest and damage seeds of different tropical legumes. *J Stored Prod Res* 32, 323-328.
- Ohgushi T 1995 Adaptive behavior produces stability in herbivorous lady-beetle populations. In: Cappuccino N & PW Price (eds) *Population dynamics*. Academic Press, San Diego, 303-319.
- Ohgushi T 2005 Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36, 81-105.

- Oshima K, H Honda & I Yamamoto 1973 Isolation of an oviposition marker from adzuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.). *Agr Biol Chem* 37, 2679-2680.
- Osnas EE & CD Ankney 2003 Null models of North American prairie duck communities: local habitat conditions and temporal scale influence community patterns. *Evol Ecol Res* 5, 913-932.
- Ostfeld RS & F Keesing 2000 Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *T Ecol Evol* 15, 232-237.
- Papaj DR & RJ Prokopy 1989 Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu Rev Entomol* 34, 315-350.
- Papp J 1994 A gyakorlati növényvédelem szempontjából jelentős gyilkosfűrkészek Magyarországon (Hymenoptera, Braconidae). *Növényvédelem* 30, 493-507.
- Parnell JR 1964 The parasite complex of two seed beetles *Bruchidius ater* (Marsham) (Coleoptera: Bruchidae) and *Apion fuscirostre* Fabricius (Coleoptera: Curculionidae). *Trans R Entomol Soc, London* 116, 73-88.
- Parnell JR 1966 Observations on the population fluctuations and life histories of the beetles *Bruchidius ater* (Bruchidae) and *Apion fuscirostre* (Curculionidae) on broom (*Sarothamnus scoparius*). *J Anim Ecol* 35, 157-188.
- Peeters PJ 2002 Correlation between leaf constituent levels and the densities of herbivorous guilds in an Australian forest. *Austr Ecol* 27, 658-671.
- Peterson CH & PE Renaud 1989 Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* 80, 82-86.
- Pielou DP & EC Pielou 1968 Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *J Theor Biol* 21, 202-216.
- Platt WJ, GR Hill & S Clark 1974 Seed production in a prairie legume (*Astragalus canadensis* L.). Interaction between pollination, predispersal seed predation and plant density. *Oecologia* 17, 55-63.
- Podlussány A, T Jermy & Á Szentesi 2001 On the leguminous host plants of seed predator weevils (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae). *Acta Zool Hung* 47, 285-299.
- Polhill RM & PH Raven (eds) 1981 *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Polis GA & DR Strong 1996 Food web complexity and community dynamics. *Am Nat* 147, 813-846.
- Polis GA & KO Winemiller (eds) 1996 *Food Webs. Integration of patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, New York.
- Pouzat J 1970 Rôle des organes sensoriels céphaliques dans l'ovogenèse et l'émission chez la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* Say. In: L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes. *Coll Int CNRS* 189, 381-400.
- Pouzat J 1975 Analyse expérimentale du rôle de l'ovitube dans le comportement de ponte de la bruche du haricot (*Acanthoscelides obtectus* Say – Coleoptera, Bruchidae). *Behaviour* 54, 258-277.
- Pouzat L 1981 The role of sense organs in the relations between bruchids and their host plants. In: Labeyrie V (ed) *The Ecology of Bruchids Attacking Legumes (Pulses)*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 61-72.
- Price ML, AE Hagerman & LG Butler 1980 Tannin content of cowpeas, chickpeas, pigeon peas, and mung beans. *J Agr Food Chem* 28, 459-461.
- Price PW 1983 Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. In: Denno RF & MS McClure (eds) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York, 559-596.
- Price PW, CE Bouton, P Gross, PA McPherson, JN Thompson & AE Weis 1980 Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11, 41-65.
- Prokopy RJ 1981 Epideictic pheromones regulating spacing patterns of phytophagous insects. In: Nordlund DA, RL Jones & WJ Lewis (eds) *Semiochemicals: Their Role in Pest Control*. Wiley and Sons, New York, 181-213.
- Prokopy RJ, SS Cooley & DR Papaj 1993 How well can relative specialist *Rhagoletis* flies learn to discriminate fruit for oviposition? *J Insect Behav* 6, 167-176.
- Putman RJ 1996 *Community Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Rathcke BJ 1976 Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57, 76-87.
- Rauscher MD 1983 Conditioning and genetic variation as causes of individual variation in the oviposition behaviour of the tortoise beetle, *Deloyala guttata*. *Anim Behav* 31, 743-747.
- Reddy NR, MD Pierson, SK Sath & DK Salunkhe 1985 Dry bean tannins: a review of nutritional implications. *J Am Oil Chem Soc* 62, 541-549.
- Rehr SS, DH Janzen & PP Feeny 1973a L-Dopa in legume seeds: a chemical barrier to insect attack. *Science* 181, 81-82.
- Rehr SS, EA Bell, DH Janzen & PP Feeny 1973b Insecticidal amino acids in legume seeds. *Biochem Syst* 1, 63-67.
- Renault CK, LM Buffa & MA Delfino 2005 An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol Res* 20, 71-74.
- Rice KJ 1989 Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics. In: Leck, MA, VT Parker & RL Simpson (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc., San Diego, 211-230.

- Risch SJ & CR Carroll 1986 Effects of seed predation by a tropical ant on competition among weeds. *Ecology* 67, 1319-1327.
- Roa R 1992 Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89, 509-515.
- Root RB 1973 Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Monogr* 43, 95-124.
- Rosenheim JA & D Rosen 1991 Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience. *J Anim Ecol* 60, 873-893.
- Rosenthal GA 1981 Role of allelochemicals in the specialisation of trophic relations between bruchids and legumes. In: Labeyrie V (ed) *The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 97-100.
- Rosenthal GA 1983 Biochemical adaptations of the bruchid beetle, *Caryedes brasiliensis* to L-canavanine, a higher-plant allelochemical. *J Chem Ecol* 9, 803-815.
- Rosenthal GA & DH Janzen (eds) 1979 *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, 1<sup>st</sup> Ed., Academic Press, New York.
- Rosenthal GA & MR Berenbaum (eds) 1991 *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, 2<sup>nd</sup> Ed., Vol. 1. The Chemical Participants. Academic Press, Inc., San Diego.
- Roskov YR, FA Bisby, JL Zarucchi, BD Schrire & RJ White (eds) 2005 ILDIS World Database of Legumes: draft checklist, version 10 (November 2005). ILDIS, Reading, U.K.
- Sadeghi H & F Gilbert 2000 Oviposition preferences of aphidophagous hoverflies. *Ecol Entomol* 25, 91-100.
- Sakai A, H Honda, K Oshima & I Yamamoto 1986 Oviposition marking pheromone of two bean weevils, *Callosobruchus chinensis* and *Callosobruchus maculatus*. *J Pest Sci* 11, 163-168.
- Sallabanks R & SP Courtney 1992 Frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions. *Annu Rev Entomol* 37, 377-400.
- Sanderson MJ & A Liston 1995 Molecular phylogenetic systematics of Galegeae, with special reference to *Astragalus*. In: Crisp MD & JJ Doyle (eds) *Advances in Legume Systematics. Part 7. Phylogeny*. The Royal Botanic Gardens, Kew, 331-350.
- Scheirs J, L De Bruyn & R Verhagen 2000 Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proc R Soc London B – Biol Sci* 267, 2065-2069.
- Scheirs J, TG Ziebosch, DJ Schuster & L De Bruyn 2004 Optimal foraging shapes host preference of a polyphagous leafminer. *Ecol Entomol* 29, 375-379.
- Schluter D 1984 A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65, 998-1005.
- Schoener TW 1983 Field experiments on interspecific competition. *Am Nat* 122, 240-285.
- Schoener TW 1986 Overview: Kinds of ecological communities – Ecology becomes pluralistic. In: Diamond L & TJ Case (ed) *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, New York, 467-479.
- Schonrogge K, GN Stone & MJ Crawley 1995 Spatial and temporal variation in guild structure: parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) in its native and alien ranges. *Oikos* 72, 51-60.
- Schoonhoven LM 1983 The role of chemoreception in hostplant finding and oviposition in phytophagous Diptera. In: Cavalloro R (ed) *Fruit Flies of Economic Importance*. A.A. Balkema, Rotterdam, 240-247.
- Schoonhoven LM, T Jermy & JJA van Loon 1998 *Insect-Plant Biology. From Physiology to Evolution*. Chapman & Hall, London.
- Sevenster JG 1996 Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *J Anim Ecol* 65, 297-307.
- Sevenster JG & JJM van Alphen 1996 Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *J Anim Ecol* 65, 308-324.
- Sheppard AW, JM Cullen & J-P Aeschlimann 1994 Predispersal seed predation on *Carduus nutans* (Asteraceae) in Southern Europe. *Acta Oecol* 15, 529-541.
- Sheppard A, M Haines & T Thomann 2006 Native-range research assists risk analysis for non-targets in weed biological control: the cautionary tale of the broom seed beetle. *Austr J Entomol* 45, 292-297.
- Shorrocks B, J Rosewell, K Edwards & W Atkinson 1984 Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature* 310, 310-312.
- Siemens DH & CD Johnson 1992 Density-dependent egg parasitism as a determinant of clutch size in bruchid beetles (Coleoptera, Bruchidae). *Environ Entomol* 21, 610-619.
- Siemens DH, CD Johnson & KV Ribardo 1992 Alternative seed defense mechanisms in congeneric plants. *Ecology* 73, 2152-2166.
- Silvertown JW 1981 The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol J Linn Soc* 14, 235-250.
- Simberloff D, L Stone & T Dayan 1999 Ruling out community assembly rule: The method of favoured states. In: Weiher E & P Keddy (eds) *Ecological assembly rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, 58-74.
- Singer MC 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: Miller JR & TA Miller (eds) *Insect-Plant Interactions*. Springer Verlag, New York, 65-94.



- Singer MC, D Vasco, C Parmesan, CD Thomas & D Ng 1992 Distinguishing between “preference” and “motivation” in food choice: an example from insect oviposition. *Anim Behav* 44, 463-471.
- Sokal RR & FJ Rohlf 1981 *Biometry*. 2nd ed. Freeman & Co., New York.
- Soó R 1966 A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. II. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Soó R & Kárpáti Z 1968 Növényhatározó. Magyar Flóra. Harasztok-Virágos Növények. Vol. II. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Southwood TRE 1996 Natural communities: structure and dynamics. *Phil Trans R Soc London B* 351, 1113-1129.
- Stadler B & AFG Dixon 2005 Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36, 345-372.
- Stamopoulos DC 1988 Toxic effect of lignin extracted from the tegument of *Phaseolus vulgaris* seeds on the larvae of *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Col., Bruchidae). *J Appl Entomol* 105, 317-320.
- Stamopoulos DC & J Huignard 1980 L'influence des diverses parties de la graine de haricot (*Phaseolus vulgaris*) sur le développement des larves d'*Acanthoscelides obtectus* (Coléoptère Bruchidae). *Entomol Exp Appl* 28, 38-46.
- StatSoft Inc 2003 STATISTICA (data analysis software system), version 6. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Steffan JR 1981 The parasites of bruchids. In: Labeyrie V (ed) *The Ecology of Bruchids Attacking Legumes*. Series Entomol. Vol. 19. Dr. W. Junk Publ., The Hague, etc., 223-229.
- Stephens DW & JR Krebs 1986 *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Stephenson AG 1981 Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu Rev Ecol Syst* 12, 253-279.
- Stone L & A Roberts 1990 The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74-79.
- Strauss SY & RE Irwin 2004 Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35, 435-466.
- Strejček J 1990 Brouci čeledi, Bruchidae, Urodonidae a Anthribidae. Academia, Praha.
- Strong DR Jr 1984 Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. In: Strong DJ Jr, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, 28-41.
- Strong DR, JH Lawton & R Southwood 1984 *Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Szentesi Á 1972a Populációcsökkentési kísérletek sugársteril babzsizsik imágók (*Acanthoscelides obtectus* Say, Col.: Bruchidae) alkalmazásával. *Növényvéd Korsz* 6, 5-17.
- Szentesi Á 1972b Studies on the mass-rearing of *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae). *Acta Phytopathol Acad Sci Hung* 7, 453-463.
- Szentesi Á 1976 The effect of the amputation of head appendages on the oviposition of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae). *Symp Biol Hung* 16, 203-209.
- Szentesi Á 1981 Pheromone-like substances affecting host-related behaviour of larvae and adults in the dry bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. *Entomol Exp Appl* 30, 219-226.
- Szentesi Á 1989 Preference for magnesium-treated leguminous seeds in egg-laying bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say, Col., Bruchidae). *J Chem Ecol* 15, 1545-1558.
- Szentesi Á 1990 Rovar-növény kapcsolat toxikológiai kérdései. In: Darvas B (ed) *A növényvédelmi rovarélettan és toxikológia alapjai. Egyetemi jegyzet*, Debreceni Agr. Egyet., Debrecen, 78-97.
- Szentesi Á 1999 Predisersal seed predation of the introduced false indigo, *Amorpha fruticosa* L. in Hungary. *Acta Zool Hung* 45, 125-141.
- Szentesi Á 2003 Resource assessment and clutch size in the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. *Pest Manag Sci* 59, 431-436.
- Szentesi Á 2006 Pre-dispersal seed predation by *Bruchidius villosus* (Coleoptera, Bruchidae) in *Laburnum anagyroides* (Leguminosae, Genisteae). *Comm Ecol* 7, 13-22.
- Szentesi Á & EA Bernays 1984 A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. *Physiol Entomol* 9, 329-340.
- Szentesi Á & T Jermy 1990 The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. In: Bernays EA (ed) *Insect-Plant Interactions*. Vol. II. CRC Press, Boca Raton, 39-74.
- Szentesi Á & M Wink 1991 Fate of quinolizidine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* and associated organisms. *J Chem Ecol* 17, 1557-1573.
- Szentesi Á & T Jermy 1995 Predisersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. *Oikos* 73, 23-32.
- Szentesi Á & Török J 1997 *Állatökológia. Egyetemi jegyzet*. ELTE, TTK. Kovásznai Kiadó, Budapest, 364.
- Szentesi Á & Jermy T 1998 Leguminosae-fajokon élő magfogyasztó rovar-guldek: közösség szerkezet és kölcsönhatások. In: Fekete G (szerk) *A Közösségi Ökológia Frontvonalai*. 105-113.
- Szentesi Á & Jermy T 1999 A preferencia értékelésének problémái. *Állatt Közl* 84, 3-19.

- Szentesi Á & T Jermy 2003 Pre-dispersal seed predation and seed limitation in an annual legume. *Basic Appl Ecol* 3, 207-218.
- Szentesi Á, PD Greany & DL Chambers 1979 Oviposition behavior of laboratory-reared and wild Caribbean fruit flies (*Anastrepha suspensa*; Diptera: Tephritidae): I. Selected chemical influences. *Entomol Exp Appl* 26, 227-238.
- Szentesi Á, T Jermy & V Takács 1996 Niche relations in *Vicia*-inhabiting *Bruchus* spp. *Entomol Exp Appl* 80, 152-155.
- Szentesi Á, D Schmera & T Jermy 2006 Spatial and temporal organisation of the pre-dispersal seed predator guild in a perennial legume, *Vicia tenuifolia*. *Ecol Entomol* 31, 114-122.
- Szurdoki F, Á Szentesi, MT Abdel-aal, A Székács, J Horváth, K Bauer, G Matolcsy & T Jermy 1991 Novel feeding deterrents against the Colorado potato beetle. In: Hrđy I (ed) *Insect Chemical Ecology*. Academia, Praha. (Proc. Conf. Insect Chem. Ecol., Tabor, 1990), 251-254.
- Takakura K 2002 The specialist seed predators *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Funct Ecol* 16, 252-257.
- Takasu K & WJ Lewis 2003 Learning of searching cues by the larval parasitoid *Microplitis croceipes*. *Entomol Exp Appl* 108, 77-86.
- Terborgh J & S Robinson 1986 Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa J & DJ Anderson (eds) *Community Ecology*. Blackwell Sci., Palo Alto, 65-90.
- Thibout E, J Auger & M Dakkouni 1985 Conservation à court terme de l'information chimique issue de la plante-hôte lors de la ponte chez la teigne du poireau (Lépidoptère) (Hyponomeutoidea). *Comp R Acad Sci, sér 3*, 300, 489-492.
- Thiery D 1981 Etude du comportement des larves neonates d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptère, Bruchidae) en presence des graines de leur plante-hôte *Phaseolus vulgaris* L. Thèse Docteur d'État ès Sciences.
- Thiery D 1982 Influence de la teneur en eau et de la dureté du tégument des graines de *Phaseolus vulgaris* sur la fréquence de pénétration des larves néonates d'*Acanthoscelides obtectus*. *Entomol Exp Appl* 32, 141-145.
- Thiery D 1984 Hardness of some fabaceous seed coats in relation to larval penetration by *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae). *J Stored Prod Res* 20, 177-181.
- Thompson JN 1988a Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 47, 3-14.
- Thompson JN 1988b. Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallowtail butterflies. *Evolution* 42, 118-128.
- Thompson JN 1994 *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson JN 1999 What we know and do not know about coevolution: insect herbivores and plants as a test case. In: Olff H, VK Brown & RH Drent (eds) *Herbivores: Between Plants and Predators*. Blackwell Science, Oxford, 7-30.
- Thompson JN 2005 *The Geographic Mosaic of Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Thorpe WH 1939 Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects. *Proc R Soc, London B* 127, 424-433.
- Thorpe WH 1956 *Learning and Instinct in Animals*. Methuen and Co., Ltd., London.
- Thorpe WH & FGW Jones 1937 Olfactory conditioning and its relation to the problem of host selection. *Proc R Soc, London B* 124, 56-81.
- Thorsteinson AJ 1955 The experimental study of the chemotactic basis of host specificity in phytophagous insects. *Can Entomol* 87, 49-57.
- Traynier RMM 1979 Long-term changes in the oviposition behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, induced by contact with plants. *Physiol Entomol* 4, 87-96.
- Traveset A 1991 Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. *Oecologia* 87, 570-576.
- Tucić N, S Mikuljanac & O Stojković 1997 Genetic variation and covariation among life-history traits in population of *Acanthoscelides obtectus* maintained on different hosts. *Entomol Exp Appl* 85, 247-256.
- Turnbull LA, MJ Crawley & M Rees 2000 Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88, 225-238.
- Tutin TG, VH Heywood, NA Burges, DM Moore, DH Valentine, SM Walters & DA Webb 1968 *Flora Europaea*. Vol. 2. Rosaceae to Umbelliferae. Cambridge University Press, Cambridge.
- Umeya K & T Kato 1970 Studies on the comparative ecology of bean weevils. V. Distribution of eggs and larvae of *Acanthoscelides obtectus* in relation to its oviposition and boring behaviour. *Res Popul Ecol* 12, 35-50.
- Vander Wall SB 2001 The evolutionary ecology of nut dispersal. *Bot Rev* 67, 74-117.
- Van Drongelen W & JJA van Loon 1980 Inheritance of gustatory sensitivity in F1 progeny of crosses between *Yponomeuta cagnagellus* and *Y. malinellus* (Lepidoptera). *Entomol Exp Appl* 28, 199-203.
- Varley GC, GR Gradwell & MP Hassel 1973 *Insect Population Ecology: An Analytical Approach*. Blackwell Sci. Publ., London.

- Vázquez DP & MA Aizen 2003 Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84, 2493-2501.
- Vermeij GJ 1994 The evolutionary interaction among species: Selection, escalation, and coevolution. *Annu Rev Ecol Syst* 26, 219-236.
- Via S 1986 Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution* 40, 778-785.
- Vukasović P, S Glumac & A Martinović 1961 Contribution a l'étude de la polyphagie de la bruche du haricot (*Acanthoscelides obtectus* Say). *Lepto Naučn Radova Poljopriv Fakul Novom Sadu* 5, 1-35. (Szerbül.)
- Wahlberg N 2001 The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in melittaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution* 55, 522-537.
- Waller DM 1993. How does mast-fruited get started? *T Ecol Evol* 8, 122-124.
- Waller GR & EK Nowacki 1978 *Alkaloid Biology and Metabolism in Plants*. Plenum Press, New York.
- Waloff N 1968 Studies on the insect fauna of Scotch broom *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer. *Adv Ecol Res* 5, 87-208.
- Wasserman SS 1986. Genetic variation in adaptation to foodplants among populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*: Evolution of oviposition preference. *Entomol Exp Appl* 42, 201-212.
- Watkinson AR 1986 Plant population dynamics. In: Crawley MJ (ed) *Plant Ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, etc., 137-184.
- Weihner E & P Keddy 1999 (eds) *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wendt H 1981 Eine für Südost-Europa neue Samenkäfer-Art (Coleoptera: Bruchidae). *Folia Entomol Hung* 42, 223-226.
- Weppeler T, P Stoll & J Stocklin 2006 The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *J Ecol* 94, 869-879.
- Wertheim B, JG Sevenster, IEM Eijls & JJM van Alphen 2000 Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *J Anim Ecol* 69, 335-351.
- Westoby M, E Jurado & M Leishman 1992 Comparative evolutionary ecology of seed size. *T Ecol Evol* 7, 368-372.
- Westoby M, M Leishman & J Lord 1996 Comparative ecology of seed size and dispersal. *Phil Trans R Soc, London B* 351, 1309-1318.
- Westoby M, DS Falster, AT Moles, PA Veski & IJ Wright 2002 Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst* 33, 125-159.
- Wiens D 1984 Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64, 47-53.
- Wiens JA 1984 On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong DR Jr, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, 439-457.
- Wiklund C 1975 The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon*. *Oecologia* 18, 185-197.
- Wilde J de, R Slooff & W Bongers 1960 A comparative study of feeding and oviposition preference on the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Meded Landbouw Opzoekingsstat Staat Gent* 25, 1340-1346.
- Willson MF 1983 *Plant Reproductive Ecology*. Wiley, New York.
- Wink M 1983 Wounding-induced increase of quinolizidine alkaloid accumulation in lupin leaves. *Z Naturforsch* 38c, 905-909.
- Wink M 1984a N-Methylation of quinolizidine alkaloids: an S-adenosyl-L-methionine:cytosine N-methyltransferase from *Laburnum anagyroides* plants and cell cultures of *L. alpinum* and *Cytisus canariensis*. *Planta* 161, 339-344.
- Wink M 1984b Biochemistry and chemical ecology of lupin alkaloids. *Proc 3rd Int Lupin Congr, La Rochelle*, 326-343.
- Wink M 1984c Chemical defense of lupins. Mollusc-repellent properties of quinolizidine alkaloids. *Z Naturforsch* 39c, 553-558.
- Wink M 1985 Chemische Verteidigung der Lupinen: Zur biologischen Bedeutung der Chinolizidinalkaloide. *Plant Syst Evol* 150, 65-81.
- Wink M & P Römer 1986 Acquired toxicity - the advantages of specializing on alkaloid-rich lupins to *Macrosiphon albifrons* (Aphidae). *Naturwiss* 73, 210-212.
- Wink M, T Hartmann, L Witte & J Rheinheimer 1982 Interrelationship between quinolizidine alkaloid producing legumes and infesting insects - exploitation of the alkaloid-containing phloem sap of *Cytisus scoparius* by the broom aphid *Aphis cytisorum*. *Z Naturforsch* 37c, 1081-1086.
- Wink M, L Witte, T Hartmann, C Theuring & V Volz 1983 Accumulation of quinolizidine alkaloids in plants and cell suspension cultures: genera *Lupinus*, *Cytisus*, *Baptisia*, *Genista*, *Laburnum* and *Sophora*. *Planta Medica* 48, 253-257.

- Withers TM 1997 Changes in plant attack over time in no-choice tests: an indicator of specificity. Proc 50<sup>th</sup> N Z Plant Prot Conf, 214-217.
- Withers TM 1999 Examining the hierarchy threshold model in a no-choice feeding assay. Entomol Exp Appl 91, 89-95
- Yamamoto RT & GS Fraenkel 1960 The specificity of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta*, to solanaceous plants. Ann Entomol Soc Am 53, 503-507.
- Yano K 1986 Relationships between chemical structure of phenylalkynes and their antifeeding activity for larvae of a cabbage butterfly. Insect Biochem 16, 717-720.
- Zacher F 1952a Die Nährpflanzen der Samenkäfer. Z Ang Entomol 33, 210-217.
- Zacher F 1952b Die Nährpflanzen der Samenkäfer. Z Ang Entomol 33, 460-480.
- Zampetti MF 1993 Una nuova specie di *Bruchus* del Libano (Coleoptera, Bruchidae). Frag Entomol, Roma 24, 215-218.
- Zhang P-J & S-S Liu 2006 Experience induces a phytophagous insect to lay eggs on a nonhost plant. J Chem Ecol 32, 745-753.
- Zwölfer H 1979 Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. Fortsch Zool 25, 331-353.
- Zwölfer H 1980 Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. Mitt Deutsch Ges Allg Ang Entomol 2, 21-37.
- Zwölfer H 1988 Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. Annu Rev Entomol 33, 103-122.
- Zwölfer H & B Stadler 2004 The organization of phytophagous guilds in Cardueae flower heads: conclusions from null models. Evol Ecol Res 6, 1201-1218.

## Köszönetnyilvánítás

Legnagyobb hálával feleségemnek, Erikának tartozom, aki egész kutatói pályám során soha nem csökkenő szeretettel és gondoskodással vett körül, tolerálta a szakmához fűződő második „viszonyomat” és nyugalmas légkört biztosított egy életet kitöltő szenvedélynek, amely sajnos gyakran lépte túl az elviselhető mértéket és okozhatott nehéz perceket az egész család számára.

A munkámat, szakmai fejlődésemet és gondolkodásomat alapvetően befolyásolta Jermy Tibor, aki atyai szeretettel egyengette pályámat és teremtette meg a nyugodt kutatás munkahelyi légkörét. Kölcsönösen megosztottuk azt az örömet, ami az intellektuális kíváncsiság és erőfeszítés jutalma az eredmények megszületésekor és a hozzájuk kapcsolódó gondolatok megbeszélése során. Folyamatosan és kérlelhetetlen logikával gyomlálta szakmai hibáimat. Igényessége és pontossága példaképeként szolgált kutatói pályám egész ideje alatt.

Az MTA Növényvédelmi Kutatóintézete mindenkori vezetői jóindulattal tekintettek tevékenységemre és éreztették megbecsülésüket. Az Intézet volt az első munkahelyem, és bár 30 évi kutatómunka után az oktatás területére szegődtem, kapcsolatam ezt követően is kollegiális maradt mindenkivel.

Igen sok munkatárs volt segítségemre az évek során, akiknek hozzájárulása nélkül nem juthattam volna el eddig az értekezésig: Hornok Lászlóné, Mydlo Antalné, Ferencz Klára, Tihanyi Terézia, Horváth Judit, Ujj Tamásné, Szabó Sándor, Nágl Erzsébet, Gomola Istvánné és mások. Valamennyiüknek köszönöm segítőkészségüket.

Kutató kollégáimnak rendkívül sokat köszönhetek szakmai beszélgetésekért. Hálás vagyok a kísérletekben nyújtott segítségükért, kritikai észrevételeikért és – a legfontosabbért – baráti kapcsolatokért: Nagy Barnabás, Kozár Ferenc, Tóth Miklós, Szöcs Gábor, Erdélyi Csaba, Szentkirályi Ferenc, Samu Ferenc, Kádár Ferenc és mások.

Köszönet illeti új munkahelyemen, az ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszékén, Dózsa-Farkas Klárát, Csuzdi Csabát és Farkas Jánost segítőkészségükért. Hálás vagyok Török Jánosnak, akinek nagyon sokat köszönhetek toleráns magatartásáért, sok fogalom pontos értelmezéséért, és ökológiai szemléletem formálásáért, mely gyakran ádáz viták közepette alakult.

Thuróczy Csaba, Papp Jenő, Podlussány Attila, Szabóki Csaba, Várkonyi András, László Zoltán a rovar identifikációval segítette munkámat. Horánszky András a növényhatározásban nyújtott segítséget.

Számtalan OTKA pályázat támogatta munkámat a kutatás során. Köszönöm szakmai bírálóimnak a jóindulatot és a megbecsülést.

Egy sor intézmény (lásd az Appendix 1.8 pontját) önzetlenül segítette kutatómunkámat növényi eredetű és más anyagokkal.

# Appendix

## 1 Általános módszerek

Ebben a fejezet-részben foglalom össze azokat a gyakran használt módszereket, mellyel ezek adott helyen való ismétlését szeretném elkerülni. A továbbiakban erre a pontra hivatkozom.

### 1.1 *A babzsizsik (Acanthoscelides obtectus) tenyésztése és felhasználása kísérletekre*

A tenyésztés részletes tárgyalása megtalálható Szentesi 1972b cikkében. Összefoglalva: a tenyészet kiindulását természetes módon fertőzött bab képezte. A kikelő imágókat mézes vízzel itattuk és kb. 250 g tarkababon tartottuk őket elpusztulásukig, miközben tojást raktak. Az edényt nem mozdítottuk kb. 2 hétig, hogy valamennyi lárva magvakba fúrhasson, majd az elpusztult szülőnemzedék imágóit eltávolítottuk. A kikelő új bogárnemzedéket hasonló mennyiségű friss babra helyeztük egy újabb fejlődési ciklus elindításához. Egy nemzedék teljes időtartama 28°C-on kb. 1 hónap volt.

A kísérletek céljára naponta elkülönítettem a frissen kelt imágókat, melyeket a szükséges létszám eléréséig (1-3 nap) +5°C körüli hőmérsékleten tartottam. Ugyanilyen körülmények között ivar szerint szétválogattam őket.

### 1.2 „Fekete-fejes” babzsizsik tojások nyérése

A tenyészetből nyert nagyszámú frissen kelt babzsizsik imágót egy olyan edénybe helyeztem, amelynek aljára 1x1 mm nyílású fémháló volt erősítve. Erre egyetlen réteg babot helyeztem. A lerakott tojások a hálón keresztül egy alul elhelyezett gyűjtőedénybe hullottak. Naponta több ezer, azonos korú tojás volt nyerhető. Négy-öt nap alatt az embrionális fejlődés olyan mértékben előrehaladt, hogy a lárva feji része a tojáshéjon keresztül kivehető volt. Ezt az állapotot neveztem „fekete-fejes” tojásnak. A lárvák ezekből a tojásokból 1-2 napon belül kikeltek. Az ilyen tojások kiválogatása a kísérlet céljára biztosította az egykorú és túlnyomó százalékban életképes lárvák használatát.

### 1.3 *A növényi extraktum készítése:*

Seaway babfajta finomra őrölt száraz terméslát (250 g) Soxleth-ben, alt. acetonnal, vízfürdőn (80-85°C) extraháltam. A visszamaradt részt 50°C-on szárítottam, majd az egyik kezelési variációban nedves eljárással készült pilulákba kevertem [ez volt az un. extrahált BTHP (Bab Termés Héj Por, lásd a 2.2 táblázatot)]. A kioldott kb. 12 gnyi anyagot 100 ml-re egészítettem ki acetonnal és 10 ml-es alikvotokat használtam fel a pilula-készítéshez. Mivel az extraktumban aceton volt, a kontroll pilulákba is raktam. A pilulák egy része 0,1 M-os MgSO<sub>4</sub> oldatot is kapott. Ezek készítését lásd a következő szakaszban.

### 1.4 *A mesterséges magvak készítése:*

Kétféle készült: (1) nedves eljárással, amelynek során egy tészta-szerű massa volt a végeredmény, melyből adagokat gyógyszerári pilulagéppel 6 mm átm. golyókká formáltam; (2) száraz eljárással, azaz préseléssel, amikor a por állapotú keverékből általában 1 g tömegű tablettákat préseltem 15 t nyomással, alkalmas nyomóbélyeggel ellátott hidraulikus prés alkalmazásával.

Mindkét mesterséges mag alapja babpor volt (Valja fajta), amelyhez több kg mag maghéját távolítottuk el és csak az endospermiumot használtuk, amit vízhűtéses, nagy fordulatszámú darálóval (típus: Tekmar® A-10, 20 ezer ford./perc) aprítottunk fel, nehogy az endospermium anyagai sérüljenek a súrlódási meleg következtében. [Azért nem teljes magvakat daráltunk össze, mert irodalmi adatok (Stamopoulos & Huignard 1980) és saját eredményeink (3.2 táblázat) is azt mutatták, hogy a maghéj toxikus a lárvákra nézve.] Az őrleményt sűrű hálón (lyukbőség 0,3x0,3 mm) átszittáltuk és újból megdaráltuk, amennyiben szükséges volt. Ilyen finomságú por nem teszi lehetővé a lárva számára, hogy a pilulába vagy tablettába kevert vegyületeket elkerülve bab endospermium szemcséken táplálkozzon szelektíven. Mindkét „mesterséges bab” vonása, mely alkalmasságukat csökkentette az volt, hogy nem rendelkeztek „maghéjjal”, így esetenként a fejlődő idős lárvák kiestek belőlük és nem voltak képesek többé visszajutni. (Ezen úgy próbáltam javítani, hogy a mesterséges magvakat azonos átmérőjű fiolákba helyeztem.) Ugyanakkor a tojásrakás-tesztokban a maghéj-nélküli pilula/tabletta előny volt, mert a nőtény bogarak nem a kezelt maghéjjal, hanem az endospermiumba kevert vegyülettel találkoztak közvetlenül és „dönthettek” a lárva táplálékáról.

A nedves eljáráshoz általában deszt. vizet, esetenként azonban kötőanyagot is (Tylose 1 %-os vizes oldatát) használtam, valamint annak érdekében, hogy a babpor mennyisége konstans legyen, a vegyület koncentrációjából eredő mennyiségi különbséget cellulóz (Alfacell és MN300) és/vagy burgonya keményítő porral pótoltam.

#### 1.5 A relatív (többválasztásos) tojásrakási tesztelő berendezés használata:

A készülék valamennyi részét minden tesztet követően detergenst tartalmazó meleg vízben elmostam, a kartonból készült tesztlapokat eldobtam. Az üvegedénykéket agresszív anyagokkal és eljárásokkal (krómkénsav, mosás, deszt. vizes öblítés és szárítás 110 °C-on) tisztítottam, ezért semmilyen biológiai eredetű nyom nem maradt rajtuk az előző tesztekben. A tiszta edénykéket és az ingereket (magvak, üveggolyók) kezelése csipeszekkel történt. A tesztek beállításakor az ingereket azonos számban és randomizált pozícióba helyeztem el, ha az összegük nem felelt meg az alaplap nyílás-számának, akkor egyes edénykéket üresen maradtak. Egy tesztelő készülékbe 100 nőstény és 10 hím egyedeket helyeztem. A teszt megvilágítás nélküli helyiségben (az ingerek szín-hatását elkerülendő), 3 napig tartott 25-28°C hőmérsékleten. A befejezést követően az elpusztult állatok számát megállapítottam, majd az edénykébe lerakott tojásokat megszámláltam. Egyidejűleg 4 készüléket használtam.

#### 1.4 Leguminosae-fajok mintáinak gyűjtése és a minták kezelése

##### Gyűjtés és kezelés

Értelmezésünk szerint egy független minta azon termések (fürt, fej stb.) összességét jelenti, amelyet egy növényállományról, adott lokalitásban, vagy különböző éveken ugyanabban a lokalitásban, leszedtünk. A kb. 20 éve folyó gyűjtések során érett, vagy csaknem érett terméseket gyűjtöttünk természetes, természeteshez közeli (táj- és természetvédelmi területek), vagy mesterséges (mezőgazdasági) habitatokban. Két minta akkor különbözött lokalitásban, ha a gyűjtőhelyek legalább 1 km távolságban voltak egymástól, még akkor is, ha ugyanolyan típusú habitatban voltak találhatóak. Ugyanabban a lokalitásban történő ismételt gyűjtéssel növelni szeretnénk volna a valószínűségét, hogy egy esetlegesen ritka bruchida faj mégis megfogásra kerüljön. Mintegy 240 lokalitásban, évente 53-165, összesen közel 2000 mintát gyűjtöttünk. Legtöbb esetben egy minta néhány száz vagy ezer magot tartalmazott. Ha a növényállomány kisméretű volt, akkor az összes termést begyűjtöttük. Gyűjtéskor a mintát papírzacskóba, majd a laboratóriumban üveg edénybe tettük, melyet vászon darabbal és zsineggel zártunk le.

Tél kezdetéig a mintákat a laboratóriumban, szobahőmérsékleten tároltuk, amely alatt többször ellenőriztük azokat és a kikelő állatokat kiszedtük. Késő ősszel a minták egyik oldalán nyitott inszektáriumba kerültek, ahol átteleltek. A következő két évben további átnézetekkel kigyűjtöttük a még kelő imágókat. Ennek a periódusnak a végén 100 magot átnéztünk, hogy találhatóak-e rajtuk az imágók kirepüléséhez készített, de zárva marad kirepülő nyílások („ablakos magvak”).

#### 1.5 A gyűjtött Leguminosae minták értékelése

A zárt terméseket sztereomikroszkóp alatt felbontva vizsgáltam meg. A fertőzés/magfogyasztás megállapításához a termésen lerakott fertilis, sterilis és tojásparazitával fertőzött tojások, a termésfalon befűrt L1-ek, a magvakba befűrt L1-ek, a magban fejlődött és elpusztult lárva stádiumok, magvakból adultként kikelt egyedek, a parazitoidok (gyilkos és fémfürkész) számát állapítottam meg. A növényi sajátosságok dokumentálására rendszerint a termés hosszát, az abortált, az ép és a fejletlen magvak számát, a fürttengely hosszát és a termés tapadási helyek számát regisztráltam.

##### A magvak méretének, alakjának és tömegének mérése

Növényfajonként max. 35 mag axonometrikus méretét vettük fel standardizált módon. A kisebbeket (pl. *Trifolium*-fajok) binokuláris mikroszkóp alatt mikrométerrel, a nagyobbakat tolmérővel (0,05 mm). A magvakat köldökkel felfelé helyeztük el és függetlenül attól, melyik méretük volt nagyobb, a mag hossza mindig a köldökön átvezető szagittális, a szélessége az arra merőleges, de ugyanabban a síkban lévő tranzverzális irány, és a magassága a köldök és a mag átellenes legtávolabbi pontja közötti távolság volt.

A mag alakját (lapitottságát) a legkisebb és legnagyobb méret hányadosa adta ki, bármelyik volt is.

A mag tömegét szobahőmérsékleten megtartott nedvességtartalommal együtt, egy Sartorius A210P elektronikus mérleggel (0,1 mg pontosság) mértem.

##### Magháj vastagság mérése

A magháj vastagságát binokuláris mikroszkóp alatt, mikrométerrel, csak a nem kifűrt magvak esetében mértem (min. 15 magon). Amennyiben a babzsizsik L1-k a maghéjat átrágták, akkor azon a ponton, az elkészített nyílás szélén mértem meg a vastagságot. Ha a mag épen maradt, akkor random választott helyen lebontottam a maghéjat.

#### 1.7 Az adultok testméreteinek felvétele

Binokuláris sztereomikroszkóp segítségével, mikrométerrel mértem. Ehhez a bogarakat oldalra fordítva a sternit és az elytrák közötti távolsággal a bogár testmagasságát mértem. Az elytra és a tor hosszának összege adta a testhosszot. A fej nem került lemérésre, mert a bruchidák a hasoldal felé behajlítják, ezért nem-destruktív módon pontosan nem mérhető. A test legszélesebb pontján mért elytra szélesség adta a testszélességet. A legkisebb és

legnagyobb testméret hányadosa adta meg a test alakjára jellemző számot, amely ha 1 felé közelít, egyre gömbölydedebb testalakot jelent. Ez a mag méretére és alakjára is utal, amelyben a bogár kifejlődött. Egyes kísérletekben a kikelt adultok száraztömegét mértük meg.

### 1.8 A kísérletekben felhasznált növényi magvak, vegyületek származási helye

Magvakat beszereztünk és kaptunk a következő intézményektől:

Gabonatermesztési Kutatóintézet, Szeged  
Takarmánytermesztési Kutató Intézet, Iregszemcse  
Zöldségtermesztési Kutatóintézet, Kecskemét és Budatétényi Osztálya  
Vetőmag Vállalat Kutató Intézete, Nyíregyháza  
Gödöllői Agrártudományi Egyetem  
Mezőgazdasági Kombinát, Boly  
Botanikus Kert, Vácrátót  
Botanikus Kert, Caen (Franciaország)  
Továbbá: saját termesztésből és gyűjtésből.

A szaponinokat a Gyógynövény Kutató Intézettől kaptuk: 17 szaponin és szapogenin, 1981. nov. 18., részben saját preparátumok, részben a Serva, Merck, Pierce Chemical, Fluka és Koch-Light termékei, 13-100 mg mennyiségben.

A pilulákban és tablettákban alkalmazott másodlagos növényi anyagok túlnyomó részét Dr. Elizabeth A. Bernays (Tropical Development and Research Institute, London) bocsátotta rendelkezésre, ill. magunk szereztük be gyártók katalógusai alapján.

## 2 A magpredátor-gazdanövény kapcsolat faunisztikai vonatkozásai

Az áttekintés alapjául szolgálnak:

Szentesi Á. & Jermy T. 2001. A hazai zsizsikfajok (Coleoptera, Bruchidae) tápnövényei. Adatbázis. Budapest. p. 18. (kézirat)

Podlussány, A., Jermy, T. & Szentesi, Á. 2001. On the leguminous host plants of seed predator weevils (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 47, 285-299.

Jermy T. & Szentesi Á. 2002. A hazai pillangós virágú növényfajok magvaiban élő ormányos bogár (Coleoptera, Curculionidae), lepke (Lepidoptera) és magdarázs (Hymenoptera, Eurytomidae) fajok adatbázisa. Budapest, p. 32 (kézirat)

Jermy T. & Szentesi Á. 2002. A tonkini óriás-zsizsik [*Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904)] felbukkanása hazánkban. Növényvédelem 38, 346-348.

Jermy, T., Á. Szentesi & K.-W. Anton. 2002. *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) (Coleoptera: Bruchidae) first found in Hungary. Folia Entomologica Hungarica 63, 49-51.

c. munkái és nem publikált eredményei.

A több mint 2000 mintából kinevelt bruchidák fajszáma 32, egyedszáma >12000. A növényfajok száma, melyekből bruchidákat neveltünk ki 61. A *Bruchidius*-fajok száma 16, a *Bruchus*-fajoké 12, kiegészíti 2 *Acanthoscelides* és 1 *Megabruchidius*, ill. egy további sejtetően *Bruchidius*, jelenleg azonban még nem tisztázott hovatartozású faj.

A faunisztikai kutatások a Magyarországon megtalálható bruchida fajok és tápnövényeiknek tisztázása mellett értékes anyagot szolgáltatottak más pre-DMP (ormányosbogarak, lepkefajok és magdarazsak) valamint ezek parazitoidjai tekintetében is. Az érdekelt szakemberek igen jelentősnek tartották az anyagok autentikusságát és a nagy sorozatokat, amelyekben ezek a fajok rendelkezésre álltak. Sajnálatos ugyanakkor, hogy egyrészt, a gyűjtött anyag jelentős részét kitevő fémfűrészek teljes feldolgozása még nem történt meg, másrészt, faji identifikációjuk ellenére sem állítható bizonyossággal, hogy milyen/melyik pre-DMP fajjal asszociáltak. A kiértékelt csoportokat táblázatokba rendeztem. Ezekből az derül ki, hogy egy meglehetősen fajgazdag közösségről van szó, melynek a hazai kutatása még nem befejezett és bőven tartogat újdonságokat és meglepetéseket a jövő rovarász nemzedékeinek is, annak ellenére, hogy a bruchidák maguk alig 40 fajt számláló csoport. Itt is vannak azonban tisztázandó kérdések, mind taxonómiai, mind ökológiai szempontból. Igen sok bionómiai adat vár publikálásra.



**App-1 táblázat.** Magyarországon megtalálható (természetben, arborétumban, természetve), ill. az értekezésben előforduló, a Leguminosae családba tartozó növényfajok tudományos neve és auktora [az ILDIS adatbázis alapján (lásd a hivatkozást az irodalomjegyzékben)], magyar neve, átlagos magtömege, életciklus-típusa és a 2006-ig bezárólag gyűjtött minták száma.

Alcslád/Tribusz/Faj <sup>1</sup>	Magyar név <sup>2</sup>	Magtömeg (mg ) (átlag ± SD)	Élet- ciklus	Minta- szám
<b>CAESALPINIOIDEAE</b>				
<b>Cercidea</b>				
<i>Cercis siliquastrum</i> Linnaeus	Júdasfa	24,7 ± 2,0	fé	4
<i>C. canadensis</i> Linnaeus		25,0 ± 1,7	fé	1
<b>Caesalpinieae</b>				
<i>Gymnocladus dioica</i> (L.) K. Koch	Vasfa	1214,2 ± 147,0	fé	1
<i>Gleditsia delavayi</i> Franch.		126,2 ± 20,8	fé	1
<i>Gleditsia japonica</i> Miq.		169,9 ± 17,1	fé	1
<i>Gleditsia triacanthos</i> Linnaeus	Lepényfa	119,4 ± 15,2	fé	8
<b>PAPILIONOIDEAE</b>				
<b>Sophoreae</b>				
<i>Styphnolobium (Sophora) japonicum</i> (L.) Schott	Japánakác	71,5 ± 15,8	fé	6
<i>Cladrastis (lutea) kentukea</i> (Dum. Cours.) Rudd	Sárgafa	46,0 ± 8,1	fé	2
<b>Genisteae</b>				
<i>Lupinus albus</i> Linnaeus	Fehér csillagfürt		e	1
<i>L. luteus</i> Linnaeus	Sárga cs.		e	1
<i>L. multiflorus</i> Desr.			lé	1
<i>L. polyphyllus</i> Lindl.	Erdei cs.	29,0 ± 3,6	lé	8
<i>Laburnum alpinum</i> (Mill.) Bercht. & J.Presl.		23,7 ± 2,8	fé	3
<i>L. anagyroides</i> Medik.	Aranyeső	25,3 ± 2,4	fé	8
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O. Lang		14,9 ± 1,7	fé	7
<i>Cytisus albus</i> Hacq.	Fehér zanót	3,8 ± 0,7	fé	2
<i>C. austriacus</i> Linnaeus	Osztrák z.	6,2 ± 1,4	fé	19
<i>C. austriacus</i> ssp. <i>heuffelii</i> (Wierzb.) Asch. & Graebn.	Heuffel z.		fé	0
<i>C. (supinus) hirsutus</i> Linnaeus <sup>3</sup>	Borzas z.		fé	0
<i>C. procumbens</i> (Willd.) Spreng.	Sziklai z.	4,1 ± 0,9	fé	1
<i>C. ratisbonensis</i> Schaeff.	Selymes z.	4,9 ± 1,0	fé	1
<i>C. scoparius</i> (L.) Link.	Seprőzanót	9,7 ± 1,6	fé	8
<i>C. (ciliatus) hirsutus</i> Linnaeus <sup>3</sup>	Pillás z.	3,2 ± 1,0	fé	10
<i>C. supinus (capitatus)</i> Scop. <sup>3</sup>	Gombos z.	5,9 ± 0,9	fé	15
<i>Genista germanica</i> Linnaeus	Sváb rekettye	2,9 ± 0,3	lé	3
<i>G. pilosa</i> Linnaeus	Selymes r.	4,1 ± 0,5	fé	6
<i>G. sagittalis</i> Linnaeus	Szárnyas r.	2,4 ± 0,3	lé	3
<i>G. ovata</i> Waldst. & Kit. <sup>3</sup>	Szörös r.	4,0 ± 0,4	lé	1
<i>G. (ovata) tinctoria</i> Linnaeus <sup>3</sup>	Festő r.	2,9 ± 0,5	lé	56
<i>Lombotropis nigricans</i> (L.) Griseb.	Fürtös zanót	4,8 ± 1,0	fé	32
<i>Petteria ramentacea</i> (Sieber) C.Presl.		13,1 ± 2,4	fé	7
<i>Spartium junceum</i> Linnaeus	Jenyeszter	16,4 ± 1,7	fé	12
<b>Amorpheae</b>				
<i>Amorpha fruticosa</i> Linnaeus	Gyalogakác	4,0 ± 0,8	fé	7
<b>Millettieae</b>				
<i>Wisteria sinensis</i> [Sims] Sweet	Lilaakác	439,0 ± 115,8	fé	2
<b>Phaseoleae</b>				
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	Szója	200,6 ± 18,6	te	1
<i>Lablab purpureus</i> (L.) Sweet	Lablab	141,6 ± 33,7	te	5
<i>Vigna aconitifolia</i> (Jacq.) Marechal		138,3 ± 38,9	te	1
<i>V. angularis</i> (Willd.) Ohwi & H. Ohashi		54,6 ± 9,7	te	1
<i>V. radiata</i> (L.) R. Wilczek		69,1 ± 5,6	te	1

Az App-1 táblázat folytatása.

<i>V. unguiculata</i> (L.) Walp.	Tehénborsó	150,4 ± 14,3	te	1
<i>Phaseolus coccineus</i> Linnaeus	Tűzbab	954,9 ± 233,6	té	2
<i>Ph. lunatus</i> Linnaeus		1141,7 ± 256,1	te	1
<i>Ph. vulgaris</i> Linnaeus	Közönséges bab	296,9 ± 51,9	te	Sok
<b>Loteae</b>				
<i>Hippocrepis comosa</i> Linnaeus	Patkócím	2,9 ± 0,4	lé	4
<i>H. emerus</i> (L.) Lassen	Bokros koronafürt	5,8 ± 0,7	fé	5
<i>Coronilla coronata</i> Linnaeus	Sárga k.	7,2 ± 1,0	lé	4
<i>C. vaginalis</i> Lam.	Terpedt k.	3,0 ± 0,8	é	1
<i>Securigera</i> ( <i>Coronilla</i> ) <i>elegans</i> (Pancic) Lassen	Nagylevelű k.	3,1 ± 0,9	é	0
<i>S.</i> ( <i>Coronilla</i> ) <i>varia</i> (L.) Lassen	Tarka k.	4,3 ± 0,7	lé	92
<i>Anthyllis</i> ( <i>calcicola</i> ) <i>vulneraria</i> ssp. <i>alpestris</i> (Hegetschw.) Asch. & Graebn.	Havasi nyúlhere		lé	0
<i>A. macrocephala</i> Wenderoth <sup>3</sup>	Magyar ny.	3,1 ± 0,5	lé	20
<i>A. vulneraria</i> Linnaeus <sup>3</sup>	Réti ny.	3,5 ± 0,7	lé	4
<i>Ornithopus sativus</i> Brot.	Csibeláb	3,1 ± 0,4	e	1
<i>Lotus angustissimus</i> Linnaeus	Karcsú kerep		lé	0
<i>L. corniculatus</i> Linnaeus	Szarvas k.	1,6 ± 0,2	lé	91
<i>L. borbasi</i> Ujhelyi	Borbás k.			0
<i>L. tenuis</i> Waldst. & Kit.	Sziki k.	1,6 ± 0,3	lé	3
<i>L. (uliginosus) pedunculatus</i> Cav.	Lápi k.	0,6 ± 0,2	lé	0
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> ssp. <i>germanicum</i> (Gremli) Gams	Selymes dárdahere	1,5 ± 0,3	lé	6
<i>D. pentaphyllum</i> ssp. <i>herbaceum</i> (Vill.) Rouy	Zöld d.	2,8 ± 0,3	lé	3
<i>Lotus (Tetragonolobus) maritimus</i> Linnaeus	Bársonykerep	3,5 ± 1,1	lé	13
<b>Robinieae</b>				
<i>Robinia pseudoacacia</i> Linnaeus	Akác	21,6 ± 2,1	fé	13
<i>R. viscosa</i> Vent.	Enyves akác	23,2 ± 7,7	fé	3
<b>Galegeae</b>				
<i>Glycyrrhiza echinata</i> Linnaeus	Keserű édesgyökér	10,8 ± 4,4	lé	3
<i>G. glabra</i> Linnaeus	Igazi é.	14,2 ± 1,1	lé	1
<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	Csajkavirág	1,0 ± 0,2	lé	4
<i>Astragalus asper</i> Jacq.	Érdes csüdfű	0,9 ± 0,2	lé	3
<i>A. austriacus</i> Jacq.	Kisvirágú cs.	1,0 ± 0,2	fé	8
<i>A. cicer</i> Linnaeus	Hólyagos cs.	3,5 ± 0,5	lé	37
<i>A. contortuplicatus</i> Linnaeus	Tekert cs.		e	0
<i>A. dasyanthus</i> Pall.	Gyapjas cs.	4,9 ± 1,5	lé	1
<i>A. exscapus</i> Linnaeus	Száratlan cs.	3,1 ± 1,0	lé	4
<i>A. glycyphyllos</i> Linnaeus	Édeslevelű cs.	6,0 ± 1,1	lé	74
<i>A. onobrychis</i> Linnaeus	Zászlós cs.	1,4 ± 0,4	lé	20
<i>A. sulcatus</i> Linnaeus	Barázdás s.		lé	0
<i>A. varius</i> S.G. Gmel.	Homoki cs.	1,8 ± 0,3	lé	3
<i>A. vesicarius</i> Linnaeus	Hólyagos cs.	2,4 ± 0,6	lé	5
<i>Colutea arborescens</i> Linnaeus	Pukkanó dudafürt	12,5 ± 4,8	fé	12
<i>Galega officinalis</i> Linnaeus	Kecskeruta	7,9 ± 1,0	lé	5
<b>Hedysareae</b>				
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	Borsófa	26,9 ± 4,8	fé	8
<i>C. frutex</i> (L.) K. Koch		17,7 ± 3,3	fé	2
<i>Halimodendron halodendron</i> (Pall.) Voss.		8,6 ± 1,0	fé	1
<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	Homoki baltacim	6,0 ± 2,3	lé	7
<i>O. viciifolia</i> Scop.	Takarmány b.	11,6 ± 3,8	lé	9
<b>Cicereae</b>				
<i>Cicer arietinum</i> Linnaeus	Bagolyborsó	189,6 ± 25,7	te	3

Az App-1 táblázat folytatása.

<b>Trifoliceae</b>				
<i>Trifolium alpestre</i> Linnaeus	Bérci here	1,3 ± 0,6	lé	19
<i>T. angulatum</i> Waldst. & Kit.	Sziki h.		e	1
<i>T. arvense</i> Linnaeus	Tarlóh.	0,4 ± 0,2	e	5
<i>T. aureum</i> Pollich	Zörgő h.	0,4 ± 0,1	e	18
<i>T. campestre</i> Schreb.	Mezei h.	0,3 ± 0,2	e	7
<i>T. diffusum</i> Ehrh.	Buglyos h.	1,4 ± 0,2	lé	1
<i>T. dubium</i> Sibth.	Apró h.		e	0
<i>T. fragiferum</i> Linnaeus	Eper h.	0,8 ± 0,2	lé	3
<i>T. hybridum</i> Linnaeus	Korcs h.	0,5 ± 0,1	lé	6
<i>T. incarnatum</i> Linnaeus	Bíbor h.	3,2 ± 0,6	e	1
<i>T. medium</i> Linnaeus	Erdei h.	2,5 ± 0,2	lé	33
<i>T. micranthum</i> Viv.	Cérna h.		e	1
<i>T. montanum</i> Linnaeus	Hegy h.	0,6 ± 0,2	lé	8
<i>T. ochroleucon</i> Huds.	Vajszín h.	2,5 ± 1,2	lé	13
<i>T. ornithopodioides</i> Linnaeus	Egyvirágú h.		e	0
<i>T. pallidum</i> Waldst. & Kit.	Halvány h.	1,2 ± 0,2	e	1
<i>T. pannonicum</i> Jacq.	Magyar h.	3,3 ± 0,8	lé	7
<i>T. patens</i> Schreb.	Terpedő h.		e	0
<i>T. pratense</i> Linnaeus	Vörös h.	1,3 ± 0,4	lé	34
<i>T. repens</i> Linnaeus	Fehér h.	0,6 ± 0,2	lé	22
<i>T. resupinatum</i> Linnaeus	Fonák h.	1,1 ± 0,2	e	1?
<i>T. retusum</i> Linnaeus	Pusztai h.		e	0
<i>T. rubens</i> Linnaeus	Pirosló h.	3,0 ± 0,4	lé	21
<i>T. striatum</i> Linnaeus	Sávós h.	2,3 ± 0,3	e	9
<i>T. strictum</i> Linnaeus	Sugár h.		e	0
<i>T. subterraneum</i> Linnaeus	Földbentermő h.		e	0
<i>T. vesiculosum</i> Savi	Hólyagos h.		e	0
<i>O. pusilla</i> Linnaeus	Sárga iglice	2,8 ± 0,2	lé	3
<i>Ononis spinosa</i> ssp. <i>hircina</i> (Jacq.) Gams	Mezei i.	4,3 ± 0,9	lé	2
<i>O. spinosa</i> Linnaeus	Tövises i.	6,4 ± 0,8	lé	13
<i>Melilotus albus</i> Medik.	Fehér somkóró	1,8 ± 0,4	b	4
<i>M. altissimus</i> Thuill.	Réti s.	2,3 ± 0,3	b	0
<i>M. dentatus</i> (Waldst. & Kit.) Pers.	Fogas s.		b	0
<i>M. officinalis</i> (L.) Pall.	Orvosi s.	1,1 ± 0,3	b	6
<i>Trigonella caerulea</i> (L.) Ser.	Szagos here	3,3 ± 2,3	e	1
<i>T. foenum-graecum</i> Linnaeus	Görögszéna	17,6 ± 3,2	e	1
<i>T. gladiata</i> M. Bieb.	Bakszarvú lepkeszeg	7,6 ± 1,0	e	2
<i>T. monspeliaca</i> (L.) Trautv.	Francia l.	0,5 ± 0,1	e	3
<i>T. procumbens</i> (Besser) Rchb.	Sziki l.	1,3 ± 0,5	e	1?
<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	Arab lucerna	2,4 ± 0,5	e	0
<i>M. falcata</i> Linnaeus	Sárkerep l.	1,1 ± 0,4	lé	21
<i>M. lupulina</i> Linnaeus	Komlós l.	1,0 ± 0,2	e	19
<i>M. minima</i> (L.) Linnaeus	Apró l.	0,8 ± 0,3	e	7
<i>M. orbicularis</i> (L.) Bartal.	Korongos l.	2,8 ± 0,4	lé	3
<i>M. prostrata</i> Jacq.	Cseplesz l.	1,0 ± 0,3	lé	4
<i>M. rigidula</i> (L.) All.	Keménytövisű l.	6,6 ± 1,4	e	0
<i>M. sativa</i> Linnaeus	Takarmány l.	1,8 ± 0,4	lé	5
<i>M. varia</i> Martyn	Homoki l.	2,2 ± 0,3	lé	0
<b>Fabeae</b>				
<i>Vicia (angustifolia) sativa</i> ssp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.	Vetési bükköny	15,2 ± 2,0	e	133
<i>V. biennis</i> Linnaeus	Kúnsági b.		lé	0

Az App-1 táblázat folytatása.

<i>V. cassubica</i> Linnaeus	Vitéz b.	22,5 ± 7,8	lé	28
<i>V. cracca</i> Linnaeus	Kaszanyűg b.	11,0 ± 2,6	lé	64
<i>V. dumetorum</i> Linnaeus	Csere b.	39,3 ± 6,7	lé	8
<i>V. faba</i> Linnaeus	Lóbab	829,2 ± 140,1	te	1
<i>V. grandiflora</i> Scop.	Szenyves b.	17,6 ± 5,0	e	27
<i>V. hirsuta</i> (L.) Gray	Borzas b.	6,1 ± 1,2	e	28
<i>V. lathyroides</i> Linnaeus	Pici b.	3,1 ± 1,2	e	3
<i>V. lutea</i> Linnaeus	Sárga b.	59,3 ± 20,1	e	1
<i>V. narbonensis</i> Linnaeus	Fogaslevelűb.	56,9 ± 10,3	e	3
<i>V. oroboides</i> Wulfen	Zalai b.		lé	0
<i>V. pannonica</i> ssp. <i>pannonica</i> Crantz.	Pannonb.	56,6 ± 11,6	e	13
<i>V. pannonica</i> ssp. <i>striata</i> ??	Csíkosb.	37,1 ± 5,9	e	8
<i>V. peregrina</i> Linnaeus	Idegen b.		e	0
<i>V. pisiformis</i> Linnaeus	Borsóka b.	41,6 ± 5,6	lé	18
<i>V. sativa</i> Linnaeus	Takarmány b.	46,3 ± 7,3	te	4
<i>V. sepium</i> Linnaeus	Gyepűb.	14,9 ± 2,2	lé	41
<i>V. sparsiflora</i> Ten.	Pilisi b.	36,2 ± 4,5	lé	8
<i>V. sylvatica</i> Linnaeus	Ligeti b.		lé	0
<i>V. tenuifolia</i> Roth.	Keskenylevelű b.	25,9 ± 7,5	lé	127
<i>V. tetrasperma</i> (L.) Schreb.	Négymagvú b.	3,8 ± 1,4	e	15
<i>V. villosa</i> Roth	Szöszös b.	32,9 ± 7,6	e	21
<i>Lens culinaris</i> Medik.	Lencse	59,2 ± 8,2	te	6
<i>Lathyrus aphaca</i> Linnaeus	Levéltelen lednek	13,7 ± 3,1	e	3
<i>L. cicera</i> Linnaeus	Csicseri borsó	82,2 ± 44,0	te	1
<i>L. hirsutus</i> Linnaeus	Borzas l.	26,8 ± 3,7	e	11
<i>L. latifolius</i> Linnaeus	Nagyvirágú l.	57,3 ± 10,4	lé	30
<i>L. (montanus) linifolius</i> (Reichard) Bassler	Hegyi l.		lé	0
<i>L. niger</i> (L.) Bernh.	Fekete l.	16,3 ± 5,5	lé	35
<i>L. nissolia</i> Linnaeus	Kacstalan l.	8,3 ± 1,7	e	8
<i>L. odoratus</i> Linnaeus	Szagos l.	59,3 ± 6,7	e	2
<i>L. palustris</i> Linnaeus	Mocsári l.		lé	0
<i>L. palleescens</i> (M. Bieb.) K. Koch	Sápadt l.		lé	1
<i>L. pannonicus</i> (Jacq.) Garcke	Magyar l.	11,4 ± 1,9	lé	8
<i>L. pisiformis</i> Linnaeus	Borsóalakú l.		lé	0
<i>L. pratensis</i> Linnaeus	Parlagi l.	15,0 ± 2,1	lé	78
<i>L. sativus</i> Linnaeus	Szegletes l.	189,5 ± 45,9	e	8
<i>L. sylvestris</i> Linnaeus	Erdei l.	38,0 ± 4,3	lé	41
<i>L. sphaericus</i> Retz.	Téglaszínű l.	18,4 ± 2,2	e	2
<i>L. transilvanicus</i> (Spreng.) Rchb.	Erdélyi l.		lé	0
<i>L. tuberosus</i> Linnaeus	Mogyorós l.	36,1 ± 5,8	lé	67
<i>L. venetus</i> (Mill.) Wohlf.	Tarka l.	15,9 ± 2,5	lé	4
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	Tavaszi l.	18,2 ± 2,2	lé	8
<i>Pisum sativum</i> ssp. <i>elatius</i> (M. Bieb.) Asch. & Graebn.	Magas borsó	48,2 ± 8,9	e	0
<i>P. sativum</i> Linnaeus	Vetemény b.	228,5 ± 28,1	e	15

<sup>1</sup>Tutin *et al.* (1968), Lewis *et al.* (2005) és az ILDIS adatbázis (lásd Roskov *et al.* 2005) alapján. <sup>2</sup>Soó & Kárpáti (1968) alapján. <sup>3</sup>Az ILDIS adatbázis szerint sem a *Cytisus supinus*, sem a *C. capitatus*, sem a *C. ciliatus* nem érvényes név, mert a *C. hirsutus* Linnaeus szinonimjai. A magyar határozókban valamennyi önálló faj! Hasonlóan a *Genista ovata* a *G. tinctoria* szinonimja, a magyar határozókban külön faj. Az *Anthyllis macrocephala* Wender. az *A. vulneraria* Linnaeus alfaja, mint ssp. *polyphylla* (D.C.) Nyman. é= évelő, lé= lágyszárú évelő, fé= fás évelő, e= egynyári, te= természetegynyári.

Azon fajok esetében, ahol magtömeg adatok szerepelnek, de magunk nem rendelkezünk gyűjtött mintával, arborétumokból származó anyagot mértünk le.

**App-2 táblázat.** A Magyarországon gyűjtött Leguminosae fajokból neveléssel kimutatott zsiszsfajok tudományos és magyar neve, ahol ilyen található (a 6.1 táblázat kiegészítése).

Latin név/auktor	Magyar név
<b><i>Bruchidius</i></b>	
<i>Bruchidius dispar</i> Gyllenhal	
<i>Bruchidius femoralis</i> Gyllenhal	
<i>Bruchidius glycyrrhizae</i> Gyllenhal	
<i>Bruchidius imbricornis</i> Panzer	
<i>Bruchidius lividimanus</i> Gyllenhal	
<i>Bruchidius marginalis</i> Fabricius	
<i>Bruchidius martinezi</i> Allard	
<i>Bruchidius pauper</i> Boheman	
<i>Bruchidius picipes</i> Germar	
<i>Bruchidius pusillus</i> Germar	
<i>Bruchidius seminarius</i> Linnaeus	
<i>Bruchidius sericatus</i> Germar	
<i>Bruchidius varipes</i> Boheman	
<i>Bruchidius varius</i> Olivier	Lóherezsiszik
<i>Bruchidius villosus</i> Fabricius	Zanótzsiszik
<b><i>Bruchus</i></b>	
<i>Bruchus affinis</i> Frölich	Kis borsózsizsik
<i>Bruchus atomarius</i> Linnaeus	Ledneksizsik
<i>Bruchus brachialis</i> Fähræus	
<i>Bruchus libanensis</i> Zampetti	
<i>Bruchus loti</i> Paykull	Kis fekete zsiszik
<i>Bruchus luteicornis</i> Illiger	Kis bükkönyzsizsik
<i>Bruchus occidentalis</i> Lukjanovitsh & Ter-Minassian	
<i>Bruchus pisorum</i> Linnaeus	Borsózsizsik
<i>Bruchus rufimanus</i> Boheman	Lóbabzsizsik
<i>Bruchus tristiculus</i> Fähræus	
<i>Bruchus venustus</i> Fähræus	
<i>Bruchus viciae</i> Olivier	Tarkahátú bükkönyzsizsik
<b><i>Acanthoscelides</i></b>	
<i>Acanthoscelides obtectus</i> Say	Babzsizsik
<i>Acanthoscelides pallidipennis</i> Motschulsky	
<b><i>Megabruchidius</i></b>	
<i>Megabruchidius tonkineus</i> Pic	

A magyar nevek forrása Jermy & Balázs (1990).

**App-3 táblázat.** A gyűjtött Leguminosae-fajokban előfordult ormányosbogár, lepke és magdarázs pre-DMP fajok listája. Az auktor neveket csak az első előfordulás alkalmával tüntettem fel.

Növényfaj	Curculionidae	Lepidoptera	Bruchophagus sp. <sup>1</sup>
<b>PAPILIONOIDEAE</b>			
<b>Sophoreae</b>			
<i>Styphnolobium japonicum</i>			<i>B. sophorae</i> Crosby
<b>Genisteae</b>			
<i>Laburnum anagyroides</i>		<i>Syncopacma</i> sp. <i>Etiella zinckenella</i> Treitschke <i>Syncopacma</i> sp.	
<i>Cytisus austriacus</i>	<i>Exapion corniculatum</i> (Germar) <i>Exapion elongatum</i> (Desbrochers)		
<i>C. (supinus) hirsutus</i>		<i>Cydia succedana</i> Denis & Schiffermüller	
<i>C. scoparius</i>	<i>Exapion fuscirostre</i> (Fabricius)		
<i>C. (ciliatus) hirsutus</i>			
<i>C. supinus (capitatus)</i>	<i>Exapion corniculatum</i> <i>Exapion elongatum</i> <i>Exapion formaneki</i> (Wagner)	<i>Cydia succedana</i>	
<i>Genista pilosa</i>	<i>Exapion compactum</i> (Desbrochers)		
<i>G. (ovata) tinctoria</i>	<i>Exapion corniculatum</i> <i>Exapion difficile</i> (Herbst) <i>Exapion formaneki</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i> (Linnaeus) <i>Exapion corniculatum</i>	<i>Coleophora genistae</i> Stainton <i>Leucoptera waitesella</i>	
<i>Lombotropis nigricans</i>			
<b>Loteae</b>			
<i>Securigera (Coronilla) varia</i>		<i>Coleophora fuscociliella</i> Zeller	
<i>Anthyllis macrocephala</i>		<i>Aproaerema anthyllidella</i> Hübner	
<i>A. vulneraria</i>	<i>Tychius schneideri</i> (Herbst)		<i>B. platypterus</i> Walker
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Ischnopterapion loti</i> (Kirby) <i>Oxystoma subulatum</i> (Kirby) <i>Tychius caldarai</i> Dieckmann <sup>1</sup> <i>Tychius flavus</i> Becker <i>Tychius kulzeri</i> Penecke <i>Tychius squamulatus</i> (Gyllenhal)	<i>Euspila compositella</i> <i>Cydia compositella</i> Fabricius	<i>B. kolobovae</i> <i>B. kolobovae</i> Fedoszejeva
<i>L. tenuis</i>	<i>Ischnopterapion loti</i> (Kirby)		<i>B. kolobovae</i>
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> ssp. <i>germanicum</i>	<i>Tychius junceus</i> (Reich) <i>Tychius kulzeri</i> Penecke		<i>B. kolobovae</i> <i>B. roddi</i> Gussakovszkij
<i>D. pentaphyllum</i> ssp. <i>herbaceum</i>	<i>Ischnopterapion aeneomicans</i> (Wencker) <i>Ischnopterapion loti</i> (Kirby) <i>Tychius flavus</i> Becker		<i>B. kolobovae</i>
<i>Tetragonolobus maritimus</i>			<i>B. roddi</i>
<b>Robinieae</b>			
<i>Robinia pseudoacacia</i>		<i>Agonopterix alstroemeriana</i> Clerck	<i>B. robiniae</i> Zerova <sup>2</sup>

Az App-3 táblázat folytatása.

<b>Galegeae</b>			
<i>Astragalus asper</i>	<i>Mesotrichapion punctirostre</i> (Gyllenhal)		<i>B. astragali</i> Fedoszejeva
<i>A. cicer</i>	<i>Tychius trivialis</i> Boheman	<i>Coleophora colutella</i> Fabricius <i>C. gallipennella</i> Hübner <i>Cydia nigricana</i> Fabricius <i>Cydia compositella</i> <i>Euspila compositella</i>	<i>B. astragali</i> <sup>2</sup>
<i>A. exscapus</i>	<i>Tychius trivialis</i>		
<i>A. glycyphyllos</i>	<i>Oxystoma subulatum</i> <i>Pseudoprotapion astragali</i> (Paykull) <i>Tychius trivialis</i>	<i>Coleophora</i> sp. <i>C. colutella</i> <i>C. gallipennella</i> <i>Cydia nigricana</i> <i>Etiella zinckenella</i> <i>Grapholitha coronillae</i> <i>Cydia fissana</i> Frölich	<i>B. astragali</i> <sup>2</sup>
<i>A. onobrychis</i>	<i>Mesotrichapion punctirostre</i> <i>Tychius subsulcatus</i> Tourmier <sup>1</sup>		<i>B. astragali</i>
<i>Colutea arborescens</i>		<i>Etiella zinckenella</i> <i>Cydia nigricana</i> <i>C. nebritana</i> Treitschke	<i>B. coluteae</i> Bouček
<i>Galega officinalis</i>	<i>Eutrichapion gribodoi</i> Desbrochers <sup>1</sup>		
<b>Hedysareae</b>			
<i>Onobrychis viciifolia</i>		<i>Coleophora colutella</i>	<i>B. platypterus</i> <i>B. onobrychidis</i> Nikolszkaja
<b>Trifolieae</b>			
<i>Trifolium alpestre</i>	<i>Protapion ruficrus</i> (Germar) <i>Protapion trifolii</i> (Linnaeus)		<i>B. platypterus</i>
<i>T. angulatum</i>	<i>Protapion fulvipes</i> (Fourcroy)		
<i>T. arvense</i>			<i>B. platypterus</i>
<i>T. aureum</i>	<i>Protapion fulvipes</i> <i>Protapion nigrirtarse</i> (Kirby)		
<i>T. campestre</i>	<i>Protapion nigrirtarse</i>		
<i>T. fragiferum</i>	<i>Protapion trifolii</i>	<i>Coleophora alcyonipennella</i> Kollar	<i>B. platypterus</i>
<i>T. hybridum</i>	<i>Protapion fulvipes</i> <i>Tychius picirostris</i> (Fabricius)		<i>B. platypterus</i>
<i>T. incarnatum</i>			<i>B. platypterus</i>
<i>T. medium</i>	<i>Protapion assimile</i> (Kirby) <i>Protapion gracilipes</i> (Dietrich) <i>Protapion trifolii</i>	<i>Coleophora</i> sp.	<i>B. platypterus</i>
<i>T. montanum</i>			<i>B. platypterus</i>
<i>T. ochroleucon</i>	<i>Protapion trifolii</i>	<i>Coleophora</i> sp. <i>Syncopacma</i> sp.	
<i>T. pallidum</i>	<i>Protapion apricans</i> (Herbst)		
<i>T. pannonicum</i>	<i>Protapion trifolii</i> (Linnaeus)	<i>Syncopacma</i> sp.	<i>B. platypterus</i>
<i>T. pratense</i>	<i>Protapion apricans</i> <i>Protapion assimile</i> <i>Protapion trifolii</i> <i>Protapion varipes</i> (Germar) <i>Tychius picirostris</i> (Fabricius)	<i>Cydia compositella</i>	<i>B. platypterus</i>
<i>T. procumbens</i>			<i>B. platypterus</i>

Az App-3 táblázat folytatása.

<i>T. repens</i>	<i>Protapion fulvipes</i> <i>Tychius cuprifer</i> (Panzer) <sup>1</sup> <i>Tychius picirostris</i>	<i>Coleophora</i> <i>alcyonipenella</i> <i>Coleophora</i> sp. <i>Cydia compositella</i>	<i>B. platypterus</i>
<i>T. rubens</i>	<i>Protapion apricans</i> (Herbst)	<i>Etiella zinckenella</i> <i>Syncopacma</i> <i>taeniolella</i> Zeller	<i>B. platypterus</i>
<i>T. striatum</i>	<i>Protapion schoenherri</i> (Boheman) <sup>1</sup> <i>Tychius tibialis</i> Boheman <sup>1</sup>		
<i>Ononis spinosa</i> ssp. <i>hircina</i> <i>O. spinosa</i>	<i>Holotrichapion ononis</i> (Kirby) <i>Protapion ononidis</i> (Gyllenhal) <i>Holotrichapion ononis</i> (Kirby) <i>Protapion apricans</i> <i>Protapion ononidis</i> <i>Tychius brevisculus</i> Desbrochers	<i>Parectopa ononidis</i> Zeller <i>Coleophora</i> sp.	<i>B. ononis</i> Mayr <i>B. ononis</i>
<i>Melilotus officinalis</i> <i>Medicago arabica</i> <i>M. falcata</i>			<i>B. roddi</i> <i>B. roddi</i>
<i>M. lupulina</i> <i>M. minima</i>	<i>Ischnopterapion loti</i> (Kirby) <i>Tychius flavus</i> <i>Tychius junceus</i> (Reich) <i>Tychius picirostris</i>		<i>B. roddi</i> <i>B. roddi</i> <i>B. evolans</i> Szelényi <i>B. roddi</i> <i>B. roddi</i> <i>B.</i> <i>onobrychidis</i>
<i>M. prostrata</i> <i>M. sativa</i>	<i>Tychius junceus</i>		<i>B. roddi</i> <i>B. roddi</i> <i>B. evolans</i> Szelényi <i>B. roddi</i> <i>B. roddi</i> <i>B.</i> <i>onobrychidis</i>
<i>M. varia</i> <b>Fabeae</b>			<i>B. roddi</i>
<i>Vicia</i> ( <i>angustifolia</i> ) <i>sativa</i> ssp. <i>nigra</i>	<i>Eutrichapion punctigerum</i> Paykull <i>Oxystoma cerdo</i> (Gerstaecker) <i>Oxystoma pomonae</i> (Fabricius) <i>Tychius quinquepunctatus</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Cydia nigricana</i>	
<i>V. cassubica</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Cydia nigricana</i> <i>Coleophora</i> sp.	
<i>V. cracca</i>	<i>Oxystoma cerdo</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i>		
<i>V. dumetorum</i>		<i>Cydia nigricana</i> <i>Etiella zinckenella</i>	
<i>V. grandiflora</i>	<i>Oxystoma ochropus</i> (Germar) <i>Tychius quinquepunctatus</i>		
<i>V. hirsuta</i> <i>V. pannonica</i> ssp. <i>pannonica</i> <i>V. pannonica</i> ssp. <i>striata</i> <i>V. pisiformis</i> <i>V. sativa</i> <i>V. sepium</i>	<i>Oxystoma craccae</i> (Linnaeus) <i>Tychius quinquepunctatus</i>  <i>Oxystoma pomonae</i> (Fabricius) <i>Oxystoma ochropus</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i> <i>Oxystoma ochropus</i>	<i>Etiella zinckenella</i>  <i>Etiella zinckenella</i> <i>Cydia</i> sp. <i>Etiella zinckenella</i>	
<i>V. sparsiflora</i> <i>V. sylvatica</i> <i>V. tenuifolia</i>	<i>Oxystoma cerdo</i> <i>Oxystoma ochropus</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Etiella zinckenella</i>	
<i>V. tetrasperma</i>	<i>Ischnopterapion loti</i> <i>Protapion apricans</i> <i>Tychius quinquepunctatus</i>		



Az App-3 táblázat folytatása.

<i>V. villosa</i>	<i>Oxystoma cerdo</i>	<i>Etiella zinckenella</i>
	<i>Oxystoma dimidiatum</i> (Desbrochers)	
<i>Lathyrus</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Cydia nigricana</i>
<i>latifolius</i>		<i>Etiella zinckenella</i>
<i>L. niger</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	
<i>L. nissolia</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	
<i>L. pannonicus</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Cydia nigricana</i>
<i>L. pratensis</i>	<i>Ischnopterapion loti</i>	<i>Cydia nigricana</i>
	<i>Oxystoma subulatum</i> (Kirby)	
	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	
<i>L. sylvestris</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	<i>Cydia nigricana</i>
<i>L. tuberosus</i>	<i>Cyanapion platalea</i> Germar	<i>Cydia nigricana</i>
	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	
<i>L. vernus</i>		<i>Ypsolophus sylvellus</i>
		Linnaeus
<i>Pisum sativum.</i>	<i>Tychius quinquepunctatus</i>	

---

<sup>1</sup>Szintén pre-DMP, de életmódja nem ismert. <sup>1</sup>Erdélyi (1966) szerint. <sup>2</sup>Dr. Thuróczy Csaba adatai.

**App-4 táblázat.** A gyűjtött Leguminosae-fajokból kinevelt zsizsik, ormányosbogár, lepke és magdarázs pre-DMP fajokkal kapcsolatba hozható parazitoid-fajok. Az auktor nevek csak az első előfordulás alkalmával kiírva. A Chalcidoidea-fajok, néhány esettől eltekintve, nincsenek feltüntetve.

Növényfaj	Parazitoid
<b>PAPILIONOIDEAE</b>	
<b>Genisteae</b>	
<i>Laburnum anagyroides</i>	<i>Triaspis pallipes</i> (Nees) <sup>1</sup> , <i>T. thoracicus</i> Curtis <sup>1</sup> , <i>Clistopyga incitator</i> (Fabricius) <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> Thomson <sup>3,4</sup> , <i>Eupelmus urozonus</i> Dalman <sup>3</sup> , <i>Pteromalus sequester</i> Walker <sup>3</sup> , <i>Eurytoma aciculata</i> Ratzeburg <sup>3</sup> , <i>Mesopolobus ?longicollis</i> Graham <sup>3</sup>
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	<i>Bracon minutator</i> (Fabr.)
<i>Cytisus austriacus</i>	<i>Bracon variator</i> Nees <sup>1</sup>
<i>C. (supinus) hirsutus</i>	<i>Bracon pectoralis</i> Wesmael <sup>1</sup>
<i>C. scoparius</i>	<i>Triaspis thoracicus</i> <sup>1</sup>
<i>C. supinus (capitatus)</i>	<i>Scambus annulatus</i> (Kiss) <sup>2</sup>
<i>Genista (ovata) tinctoria</i>	<i>Bracon osculator</i> Nees <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> Wesmael <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup>
<i>Petteria ramentacea</i>	<i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup>
<i>Spartium junceum</i>	<i>Triaspis thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<b>Amorpheae</b>	
<i>Amorpha fruticosa</i>	<i>Triaspis sp.</i> <sup>1</sup> , <i>Pteromalus sp.</i> <sup>3</sup> , <i>Eupelmus sp.</i> <sup>3</sup> , <i>Mesopolobus sp.</i> <sup>3</sup>
<b>Loteae</b>	
<i>Securirega (Coronilla) varia</i>	<i>Bracon intercessor</i> Nees <sup>1</sup> , <i>B. ?obscurator</i> Nees <sup>1</sup> , <i>B. (Glabrob.) osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. variegator</i> Szépligeti <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> Achterberg <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>Anthyllis macrocephala</i>	<i>Bracon trucidator</i> Marshall <sup>1</sup> , <i>B. variegator</i> <sup>1</sup> , <i>Dolichogenidea appellator</i> <sup>1</sup> , <i>D. longicauda</i> <sup>1</sup> , <i>Dolichogenidea sp.</i> <sup>1</sup> , <i>Glyptapanteles sp.</i> <sup>1</sup> , <i>Orgilus pimpinellae</i> Niezabitowski <sup>1</sup> , <i>Diplazon tetragonus</i> (Thunberg) <sup>2</sup>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Bracon immutator</i> Nees <sup>1</sup> , <i>B. obscurator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>Dorycnium pentaphyllum ssp. germanicum</i>	<i>Bracon obscurator</i> <sup>1</sup>
<i>Lotus (Tetragonolobus) maritimus</i>	<i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup>
<b>Robinieae</b>	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Bracon praecox</i> Wesmael <sup>1</sup>
<b>Galegeae</b>	
<i>Glycyrrhiza echinata</i>	<i>Bracon sp.</i> ? <sup>1</sup> , <i>Bracon trucidator</i> <sup>1</sup>
<i>Oxytropis pilosa</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator var. maculiger</i> <sup>1</sup>
<i>Astragalus cicer</i>	<i>Bracon ?obscurator</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Cotesia cupreus</i> Lyle <sup>1</sup> , <i>Olesicampe sp.</i> <sup>2</sup>
<i>A. glycyphyllos</i>	<i>Bassus tumidulus</i> Nees <sup>1</sup> , <i>Bracon marshalli</i> Szépligeti <sup>1</sup> , <i>B. osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. variegator</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>S. elegans</i> (Woldstedt) <sup>2</sup> , <i>Listrodromus nycthemerus</i> (Gravenhorst) <sup>2</sup> , <i>Gelis ?cursitans</i> (Fabricius) <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>A. onobrychis</i>	<i>Bracon immutator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup>
<i>A. vesicarius</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup>
<i>Colutea arborescens</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> Wesmael <sup>1</sup> , <i>Bracon piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup>
<i>Galega officinalis</i>	<i>Triaspis thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Gelis areator</i> (Panzer) <sup>2</sup>
<b>Trifolieae</b>	
<i>Trifolium alpestre</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. ?variator</i> <sup>1</sup>
<i>T. medium</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup>
<i>T. pallidum</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis floricola</i> (Wesmael) <sup>1</sup>
<i>T. pratense</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> <sup>1</sup> , <i>Bracon anthracinus</i> <sup>1</sup> , <i>B. delibator</i> Hal. <sup>1</sup> , <i>B. osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>Bathyplectes exiguus/curculionis</i> (Gravenhorst) <sup>2</sup>
<i>T. rubens</i>	<i>Bracon variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. variegator</i> <sup>1</sup> , <i>Cotesia sp.</i> <sup>1</sup> , <i>Microgastinae sp.</i> <sup>1</sup> , <i>Orgilus sp.</i> ? <sup>1</sup>
<i>Ononis spinosa</i>	<i>Microgaster postica</i> Nees <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup>
<i>Medicago falcata</i>	<i>Dolichogenidea sp.</i> <sup>1</sup>

Az App-4 táblázat folytatása.

<b>Fabae</b>	
<i>Vicia (angustifolia)</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> <sup>1</sup> , <i>Bracon piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>T. thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup>
<i>sativa ssp. nigra</i>	<i>Bracon piger</i> ? <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>V. cassubica</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup>
<i>V. cracca</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup>
<i>V. faba</i>	<i>Bracon piger</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>T. thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Scambus brevicornis</i> (Gravenhorst) <sup>2</sup>
<i>V. grandiflora</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup>
<i>V. pannonica ssp. striata</i>	<i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>V. pisiformis</i>	<i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>Hemiteles similis</i> <sup>2</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>V. sepium</i>	<i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup>
<i>V. sparsiflora</i>	<i>Bracon marshalli</i> <sup>1</sup> , <i>B. ?obscurator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Chelonus oculator</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>T. thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Diadegma (Neoangitia) elongata</i> Thomson <sup>2</sup> , <i>Mastrina?</i> sp. <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>V. tenuifolia</i>	
<i>V. villosa</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> <sup>1</sup> , <i>Bracon pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. variegator</i> <sup>1</sup> , <i>Dolichogenidea</i> sp. <sup>?</sup> <sup>1</sup> , <i>Habrobracon nigricans</i> <sup>1</sup> , <i>Phanerotoma fracta</i> Kokujev <sup>1</sup> , <i>Triaspis pallipes</i> <sup>1</sup> , <i>Pristomerus orbitalis</i> Holmgren <sup>2</sup> , <i>Sinophorus</i> sp. <sup>2</sup>
<i>Lathyrus hirsutus</i>	<i>Bracon piger</i> <sup>1</sup>
<i>L. latifolius</i>	<i>Ascogaster quadridentatus</i> <sup>1</sup> , <i>Bracon marshalli</i> <sup>1</sup> , <i>B. osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup>
<i>L. niger</i>	<i>Bracon immutator</i> <sup>1</sup> , <i>B. marshalli</i> <sup>1</sup> , <i>B. osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>L. nissolia</i>	<i>Bracon piger</i> <sup>1</sup>
<i>L. pannonicus</i>	<i>Bracon marshalli</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup>
<i>L. pratensis</i>	<i>Bracon immutator</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>L. sylvestris</i>	<i>Ascogaster quadridentata</i> <sup>1</sup> , <i>B. obscurator</i> Nees <sup>1</sup> , <i>Bracon piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. spp. aff. titubans</i> Wesmael <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>L. tuberosus</i>	<i>Ascogaster quadridentatus</i> <sup>1</sup> , <i>Bracon osculator</i> <sup>1</sup> , <i>B. pectoralis</i> <sup>1</sup> , <i>B. piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. variator</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup> , <i>Triaspis thoracicus</i> <sup>1</sup> , <i>Scambus annulatus</i> <sup>2</sup> , <i>Dinarmus acutus</i> <sup>4</sup>
<i>Pisum sativum.</i>	<i>Bracon piger</i> <sup>1</sup> , <i>B. praecox</i> <sup>1</sup> , <i>B. wolschrijni</i> <sup>1</sup>

<sup>1</sup>Braconidae [Dr. Papp Jenő meghatározása, továbbá Papp (1994)], <sup>2</sup>Ichneumonidae (Dr. Várkonyi Gergely meghatározása),

<sup>3</sup>Chalcidoidea (Dr. László Zoltán meghatározása), <sup>4</sup>Chalcidoidea (Dr. Thuróczy Csaba meghatározása)

**App-5 táblázat.** A 2. és 3. fejezet táblázataiban szereplő anyagok nagyobb vegyület-csoportok szerinti megoszlása, melyek pilulákba és tablettákba juttatva kerültek tojásrakás és lárvafejlődés céljából tesztelésre.

Vegyület-csoport	Vegyületek
Alkaloidok	Atropin, berberin, betonicin <sup>1</sup> , brucin, cinchonidin, citizin <sup>1</sup> , ergotamin, ezerin <sup>1</sup> , gramin <sup>1</sup> , hioszciamin, kapszaicin, kinidin, kinin, kodein, kafein, kolhicin, krotalin <sup>1</sup> , lupinin <sup>1</sup> , nikotinHT <sup>1</sup> , pikrotoxin, rezerpin, szalolidin <sup>1</sup> , szparteín <sup>1</sup> , sztachidrin <sup>1</sup> , sztrichnin, teofillin, tiramin <sup>1</sup> , trigonellin <sup>1</sup> , triptamin <sup>1</sup> , tropin, tropinon-citrát, vinkamin
Pszedoalkaloidok	Geniszteín <sup>1</sup> , szolaszodin, tomatin
Fenolok	Cinnám-sav, csersav, gallusz-sav, homoprotokatehuik-sav, kondenzált tannin, kumarin, umbelliferon, vanillin
Fenol glükozidák	p-Arbutin, eszkulin, szalicin
Szerves savak	c-Akonit-sav, Na-oxalát, sziringa-sav
Flavonoidok, izo~	Morin, naringin, rotenon <sup>1</sup> , rutin
Szaponin glükozidák	β-Amirin, digitonin, dioszcín, dioszgenin, glycirrhetin sav <sup>1</sup> , glycirrhizin (bázis) <sup>1</sup> , <i>Hedera</i> szaponin, hekogenin, kriptogenin, primulin, <i>Primula</i> szaponin, rockogenin, <i>Solanum</i> glükozida keverék, szmilagenin, szolaszodin, szolaszodin bázis, tigenin, tomatidin, <i>Trigonella</i> szaponin <sup>1</sup> ,
Nem-fehérje típusú aminosavak	L-Abrin (N-metil-L-triptofán), L-α-aminofenil ecetsav, β-aminopropionitril fumarát <sup>1</sup> , L-kanavanin <sup>1</sup> , β-ciano-L-alanin <sup>1</sup> , D,L-2,3-diamino-propionsav <sup>1</sup> , L-2,4-diamino-butir sav <sup>1</sup> , L-djenkol sav <sup>1</sup> , L-3,4-dihidroxi-fenilalanin <sup>1</sup> , D-3,4-dihidroxi-fenilalanin <sup>1</sup> , L-homoarginin <sup>1</sup> , L-homoszerin <sup>1</sup> , N-(p-hidroxifenil)-glicin <sup>1</sup> , L-5-hidroxi-triptofán <sup>1</sup> , D,L-α-metil- glutamin sav <sup>1</sup> , L-O-metil-tirozin, L-mimozin <sup>1</sup> , 3-nitropropionsav, D,L-pipekol sav <sup>1</sup>
Aminok	Hordenin <sup>1</sup>
Indol vegyületek	Izatin
Pirimidinek	Barbital

<sup>1</sup>Leguminosae-ban bizonyosan előfordul. Több vegyület besorolása nem egyértelmű, pl. a hordenint alkaloidnak is, a tomatint szaponinnak is tekintik.

## Fogalmak

Ezek a leírások pusztán és csakis azt a célt szolgálják, hogy egyértelművé tegyék az értekezésben használt fogalmakat.

**Accession** (acc.). A növénynemesítési (szelekciós) tevékenység közben létrehozott vonalak egyike.

**Bordói-lé.** Rézszulfát oldat és mésztej összeöntésekor képződött kuprihidroxid szuszpenzoid, mely a levegő széndioxidjának hatására vízben alig oldódó bázisos rézkarbonáttá alakul, és a csekély kioldódó  $\text{Cu}^{2+}$  ionkoncentráció fejti ki hatását.

**Fajtajelölt.** A növénynemesítési (szelekciós) tevékenység közben létrehozott vonalak egyike, amely részletes vizsgálatok alapján a fajtaminősítési folyamatban részt vesz, de ezt a státuszt még nem érte el.

**Fajta/Kultivár** (cv.). A növénynemesítési (szelekciós) tevékenység eredményeként létrehozott homogén génállományú, államilag elismert és termesztésbe vont növénypopuláció.

**Guild.** Az ökológiai guild a fajoknak egy olyan csoportja, amely ugyanazt a forrást hasonló módon használja. (Root 1973, 101. old.).

**Null-modell.** „A null model is a pattern-generating model that is based on randomization of ecological data or random sampling from a known or specified distribution. The null model is designed with respect to some ecological or evolutionary process of interest. Certain elements of the data are held constant, and others are allowed to vary stochastically to create new assemblage patterns. The randomization is designed to produce a pattern that would be expected in the absence of a particular ecological mechanism.” (Gotelli & Graves 1996, 3. old.)