

Válasz Dr. Borics Gábornak az MTA doktora értekezésemre adott opponensi véleményére

Elsőként szeretném megköszönni Dr. Borics Gábornak, hogy elvállalta az értekezésem bírálatát, nagyon köszönöm a befektetett idejét, energiáját és nagyfokú alaposágát. Nagy örömmel olvastam méltató szavait a témaválasztás, a dolgozat nyelvezete, az eredmények helytállósága, valamint eddigi munkám jelentősége kapcsán. Nagyban köszönöm kritikai megjegyzéseit is, melyek legtöbbször egyetértek és elfogadom. Az alábbiakban igyekszem összefoglalóan és tételesen is reagálni ezek közül azokra, amelyek kérdést is megfogalmaztak, illetve amelyek esetében úgy éreztem, hogy válaszolnom szükséges.

Tisztázó Kérdések

6. oldal Technikailag ide sorolunk minden olyan vízi gerinctelen élőlényt, amelyek szabad szemmel láthatóak, kifejlett állapotukban testhosszuk eléri bizonyos definíciók alapján az 1, más meghatározások alapján a 0,5 vagy a 0,25 millimétert (Rosenberg és Resh 1993, Hauer és Resh 2017).

Nem okoz -e ez a már-már mikroszkopikusnak tűnő mérettartomány terminológiai és módszertani problémákat a makrogerinctelenek vizsgálata során?

Úgy vélem, hogy módszertani szempontból alapvetően nem okoz problémát, de természetesen minden makrogerinctelenekre irányuló kutatás esetén olyan vizsgálati módszert és megfelelő eszközt szükséges alkalmazni, amely az adott kérdések és célkitűzések vizsgálatára a leginkább alkalmas. Az általános gyakorlatban mennyiségi mintavételek során a mintavételi eszközökön a 0,5 mm lyukbőségű háló alkalmazása a sztenderd eljárás. Ennél kisebb lyukbőségre csak nagyon speciális vizsgálatok esetén van szükség, amikor a nagyon apró, szinte épp csak kibújt lárvák számbavétele is fontos valamiért. A mérettartomány alsó részébe, az 1 mm vagy annál kisebb kifejlett testmérettel rendelkező fajok közé csak mindössze néhány csoport néhány faja tartozik, pl. egyes Oligochaeta fajok vagy a Hygrobiiidae családba tartozó csigák egy része jellemezhető ilyen testmérettel, kifejlett állapotban ezek is legalább 0,8 mm-esek. A 0,25 mm alsó méretmeghatározást, bár az irodalomban létezik, magam sem tartom európai viszonyok között relevánsnak. Faunisztikai, egyelő vizsgálatok során az 1 mm szembőségű háló a legtöbb esetben gyorsabb és hatékonyabb munkavégzést tesz lehetővé, ezért ilyen esetekben általában ezt alkalmazzuk, élőhelyfüggően, esetleg részben kiegészítve egy sűrűbb szövésű hálóval végzett hálózással. Mennyiségi alapú vizsgálatok (Kick and sweep, Surber stb.) esetén a 0,5 mm szembőség az általános.

Terminológiai értelemben valóban létezik bizonytalanság és részben inkonzisztencia a 'makrogerinctelen' fogalom használatában, mivel a különböző szerzők eltérő alsó testméret-határokat alkalmaznak (0,25, 0,5 vagy 1 mm), és a határvonal a meiofaunával nem természetes, hanem konvenciókon alapuló. Ez elsősorban a különböző tanulmányok közötti összehasonlíthatóságot befolyásolhatja, különösen akkor, ha a vizsgálatok eltérő hálószebőségű hálókat alkalmaznak, és ezt nem dokumentálják egyértelműen. A gyakorlatban azonban a makrogerinctelenek fogalma a vízminősítési, bioindikációs és közösségökológiai

vizsgálatokban inkább funkcionális kategóriaként működik, amelynek elsődleges szerepe az, hogy mérhető és jellemezhető mintavételi és feldolgozási egységet jelöljön ki. Amennyiben a vizsgálatok módszertana és az alkalmazott alsó mérethatár egyértelműen rögzítésre kerül az adott közleményben, a terminológiai bizonytalanság nem okoz érdemi értelmezési problémát az adott tanulmányon belül, legfeljebb az egyes kutatások közötti direkt összevetésnél igényel alaposabb körütekintést.

21. oldal A vízhálózat kiegészítendő szinte minden esetben a vízbe lógó faágak és egyéb tereptárgyak felszínéről kézi egyeléssel is gyűjtöttünk.

A mediterrán területeken miként történt a faunisztikai gyűjtés? Térben (adott hosszúságú folyószegmens) vagy időben (adott időintervallum pl. fél óra/mintavételi pont) volt standardizálva a munkafolyamat?

A faunisztikai mintavételek esetében nem az a cél, hogy területegységre tudjunk vonatkoztatni (legtöbbször egyáltalán nem is rögzítünk mennyiségi viszonyokat), hanem hogy az adott helyről a lehető legtöbb ott élő faj egyede előkerüljön, vagyis a fajszámmal jellemezhető biodiverzitás minél alaposabb feltárása történjen meg. Ennek érdekében az összes rendelkezésre álló mikroélőhelyet (habituálisan és szerkezetében eltérő élőhelyfoltot) alaposan átvizsgáljuk. A térbeli és időbeli standardizálás csak bizonyos tág határok között létezik. Egy adott víztér esetében általában 50-től néhány 100 méteres szakasz átvizsgálására kerül sor annak tükrében, hogy az élőhely mennyire heterogén, mennyi különböző mikro- és mezoélőhely található az adott szakaszokon. A ráfordított idő meghatározására inkább alsó, mint felső határ létezik: 30 percet mindenképpen eltöltünk mintavétellel az egyes szakaszokon (feltéve, ha nem speciális élőhelyről, foglalt forrásmedencéről, szökőkútról, falikút medencéjéről stb. van szó, a mediterrán területeken ezeket is előszeretettel vizsgáltuk, mint speciális refúgiumok a víz nélküli, átvitt értelemben vett „félsivatagokban”), ugyanakkor a mintavétel befejezését leginkább az „expert decision” módszerével határozzuk meg. Majd minden mintavételben részt vevő kolléga többtíz éves és helyek számát tekintve ezres nagyságrendű mintavételi tapasztalattal bír, nem nagyon lehet számukra hálóval a kézben újdonságot mutatni. E tapasztalat birtokában, ha már nem találtak további feltárandó „érdekes foltot” vagy nem fogtak „újabb fajokat” egy bizonyos idő elteltével, akkor a mintavétel befejezésre került. Természetesen ez nem biztosít tökéletes összehasonlíthatóságot, de a célkitűzésnek megfelelő szintűt igen, hiszen de jó eséllyel az adott időpontban az adott helyről „megfogható”, ott előforduló fajok szinte teljes spektruma rögzítésre került a mintavétel során, ami a minél teljesebb fajlista létrehozásához elegendő.

49. oldal Euroszibériai faunaelemként sok

Mi ez a régió? Csak a boreális Európa értendő bele?

Az Euroszibériai elterjedés magába foglalja Európa és Ázsia hűvös mérsékelt égövi területeit (boreális, de a lombhullató erdő, erdőssztyepp / füves puszták területet is). Vagyis olyan fajok, amelyek akár Izlandtól Európán és Ázsián át Kelet-Szibériáig, Kamcsatkáig is

előfordulnak. Természetesen nem minden ilyen faj elterjedése ilyen széles, ide tartoznak a Kelet-Közép-Európától Nyugat-Szibériáig tartó előfordulási területtel bíró fajok is.

57. oldal 33 ökológiai vonatkozású cikkből semmilyen előfordulási adatot nem tudtunk kinyerni,

Gyakorlat-e a vízi makrogerinctelen kutatásokban, hogy nincs mögöttük adatközlés?

A kérdés megválaszolásához az adatközlés fogalmát két részre bontanám. Az egyik, hogy egy kutatás során faj- vagy magasabb taxon szintű mennyiségi, genetikai, morfológiai, kísérleti vagy bármilyen egyéb adat keletkezik. A másik, hogy az az adat, amely keletkezett, az mennyire rendelkezik olyan paraméterekkel, ami lehetővé teszi a felhasználását faunisztikai szempontból értelmezhető előfordulási adatként, vagyis adott-e a fajnév (vagy magasabb taxon) mellett az előfordulási hely (legalább valamilyen megadható pontossággal meghatározva) és az előfordulás / regisztrálás ideje (legalább egy jól behatárolható dátum periódusra meghatározva). Az adatok közzétételére és hozzáférhetőségére vonatkozó FAIR és CARE alapelvek (Wilkinson et al. 2016, Carroll et al. 2020) alkalmazása ma már alapkövetelmény a biológiában is, ahogyan az open data és open access gyakorlatok is egyre szélesebb körben elterjedtek, a legtöbb folyóirat megköveteli a nyers adatok szabad hozzáféréseinek biztosítását is. De ez nem mindig volt így, emiatt, még ha van is valamilyen hozzáférhető adat, az korántsem nem biztos, hogy előfordulási adatként hasznosítható. A régebbi ökológiai munkáknál nagyon gyakran előfordul, hogy még fajlista sincs a közleményekben, pontos adatközlés vagy az alapadatok pedig egyáltalán nem érhetők el. Ha egy helyen dolgoztak és legalább egy fajlistát közzétettek, akkor valamilyen hiányos adat kinyerhető, de ha több mintavételi hely szerepel és csak néhány fajnév említése (vagy még annyi sem), akkor előfordulási adatokat semmilyen pontossággal nem lehet kinyerni az adott közleményből. Régebbi faunisztikai munkáknál gyakran előfordul, hogy a szerző pl. három teljes vármegye területén gyűjtött, de a több tucat, vagy esetenként akár több száz helyről származó gyűjtései eredményének egyetlen közreadott formája egy összesített fajlista. Ilyen közleményekből szintén lehetetlen pontos előfordulási adatokat hasznosítani. A kívánatos és ideális az lenne, ha az ökológiai munkák mögött/mellett álló adatközlés olyan módon és olyan formátumban adná közre az adatokat, amik azonnal, konverzió nélkül értelmezhetőek lennének fajszintű előfordulási adatként is. Az adatok közreadásának nemzetközi és hazai gyakorlatáról, valamint az utóbbi hibáiról Dr. Elek Zoltán bírálataira adott válaszomban részletesen írtam, itt erre most csak – mint kapcsolódó pontra, – utalok és nem ismétlem, mert csak lazán kapcsolódik ehhez a kérdéshez.

67. oldal Bár a szitakötők a Földközi-tenger vidékén is jól ismertek, az *Epallage fatime* (Charpentier, 1840); a *Caliaeschna microstigma* (Schneider, 1845); az *Ischnura genei* (Rambur, 1842); vagy éppen az *Anax immaculifrons* Rambur, 1842 figyelemre méltó fajok.

Mit jelent az, hogy figyelemre méltó?

Ezt a pontot valóban kifejtettem volna bővebben is. Röviden a „figyelemre méltó” ez esetben a ritka és/vagy biogeográfiai szempontból érdekes, diszjunkt elterjedésű és/vagy

természetvédelmi szempontból jelentős fajokat takarja. A bekezdés indítása talán ad némi támpontot e mondat értelmezésében is. A vízibogarak kapcsán így indítom a gondolatot: „Korlátozott elterjedésük miatt igazi ritkaságnak számítottak még...”, vagyis ebben a bekezdésben a faunisztikai szempontból ritka, korlátozott elterjedésű fajokat említem, amelyek esetében minden új adat külön értékkel is bír. Az említett szitakötő fajok esetében is arra gondoltam, hogy a felsorolt fajok még az adott területen belül is ritkábbnak, ebből fakadóan „figyelemre méltónak” számítanak, helyi viszonyok között is, nemcsak számunkra különlegesekek, hanem az ottani szakemberek és természetvédelem számára is. Egyik kiváló példája ennek az *Anax immaculifrons* fajnak, bár Ciprus szitakötőfaunája nagyon jól ismert, mindössze néhány élőhelyét ismerik a szigeten (Sparrow et al. 2021), vagy éppen az *Ischnura genei*, amely vikariánsként Korzikán, Máltán és Szicílián helyettesíti az Európában mindenhol nagyon gyakori *Ischnura* fajokat, de csak ezekre a szigetekre korlátozódik az előfordulása (Bodout és Degabriele 2015).

2.11. ábra. A szürke szín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)”

Mit jelent a jóval kiterjedtebb fehér szín?

Ez külön szövegesen valóban nem lett magyarázva. A jelmagyarázat színskálája utal rá, de valóban nem teljesen egyértelmű, hogy ebben az esetben a 0 értéket veszi fel az ábrázolt változó. Ez a szekvenciák száma és a „private”/”public” szekvenciák aránya esetében is vagy azt jelenti, hogy azokból az országokból egyetlen adott szempontból figyelembe vehető szekvencia sem ismert, vagy az utóbbi esetében jelentheti azt, hogy az ismert „private” és „public” szekvenciák száma éppen azonos.

73. oldal A 2.13. ábrán Kelet-Európa oroszországi területe 3 zónára különül el. Ezek biogeográfiai vagy politikai zónák?

Ezek biogeográfiai egységek. A lehatárolásukhoz a palearktikus bogár és poloska katalóguskötetekben alkalmazott gyakorlatot és lehatárolást vettem alapul, e kötetek következetesen ugyanezt ezt a beosztást alkalmazzák (Aukema és Rieger 1995, Aukema et al. 2013, Löbl és Löbl 2015, 2016, 2017).

74. oldal A Skandináviában tapasztalható nagyobb fajszám a bogarak esetén a cirkumpoláris fajoknak köszönhető, vagy vannak kifejezetten észak-európai endemizmusok?

A Skandináviában tapasztalható magas vízibogárfajszám elsősorban cirkumpoláris, holarktikus és boreális fajok jelenlétéből adódik, míg kifejezetten észak-európai endemizmusok alig fordulnak elő. A fauna döntően posztglaciális kolonizáció eredménye, nem pedig hosszú távú izoláció következménye. A térség vízibogár-faunájának (és itt elsősorban csíkbogarakról és rokon családjaikról kell beszélnünk, a csiborok esetében ez a jelenség kevésbé megfigyelhető) túlnyomó hányada olyan boreális és boreo-montán elemekből áll, amelyek Eurázsia és Észak-Amerika északi régióiban egyaránt elterjedtek, és a pleisztocén

eljegesedések után a frissen kialakuló skandináv édesvízi élőhelyeket gyorsan kolonizálták. A jégkorszak idején Skandinávia nagy része nyilván lakhatatlan volt a vízibogarak számára is, a posztglaciális betelepülés strukturálisan homogenizáló hatása nem kedvezett a regionális endemizmusok kialakulásának. Ennek megfelelően a kifejezetten észak-európai, szűk elterjedésű vízibogár-endemizmusok száma elenyésző, és a skandináv fauna különlegessége inkább abban áll, hogy számos hidegkedvelő, glaciális reliktum jellegű faj itt még alacsony tengerszint feletti magasságban is stabil populációkat tart fenn, míg Közép- és Dél-Európában ezek többnyire csak hegyvidéki refugiumokban maradtak meg. A fajgazdagságot tovább növeli a boreális tájra jellemző, nagy kiterjedésű és mozaikos vízi élőhelyrendszer (oligotróf tavak, lápok, erdei kisvizetek) jelenléte, amely kedvez a különböző ökológiai igényű, de döntően széles elterjedésű taxonok együttélésének. Összességében tehát a skandináv vízibogár-fauna magas diverzitása történeti-biogeográfiai és élőhelyi tényezők eredménye, és nem egy észak-európai evolúciós centrum meglétét tükrözi.

129. oldal az élőhely-mezoélőhely interakció pedig 27,4%-ot fed le.

A GLM számol változók közötti interakciót, de itt mit kell ez alatt valóban érteni?

Ezt értelmezhetjük úgy, hogy a mezoélőhely (pl. medence vs. gázló) változó hatása az egyedszámra (azaz kvázi a „meredeksége”) nem ugyanakkora minden élőhelyen (patakszakaszon). Vagyis a medencék és a gázlók közötti eltérések nem mindenhol azonosak. Az egyik patakban a medencék jobban „növelik” az egyedszámot a gázlókhoz képest, mint a másik patak esetében, vagyis a medence-gázló hatás nem konstans, hanem függ az élőhelytől is. Ugyanakkor a trend mindig ugyanaz.

129 oldal. A *C. heros* lárvális fejlődése a Mecsek hegységben legalább három, de maximum négy évig tart.

Ezt a vizsgálatok pontosan mely eredményei igazolták?

Erre a következtetésre a lárvák mennyiségi viszonyainak feltárása és a kültakaró különböző tisztasági állapota szerint besorolt egyedek arányából, valamint az egyes kategóriák időbeli eloszlásából jutottunk. A Ferreras-Romero és Corbet (1999) beosztása szerint a „nagyon tiszta (very clean)” kategóriába sorolt egyedek éppen túl vannak a vedlésen (24 órán belül vedlettek), a „piszkos (dirty)” egyedek sötét testfelszínét vastagon borítja üledékszemcse, az ebbe a kategóriába sorolt állat több hónapja vedlett, míg a kettő között pedig a „tiszta (clean)” állapotú egyedek találhatóak. A nagyon tiszta (=nemrég vedlett) egyedek lárvastádiumából, egyedszámából, ezek arányából, valamint időbeli megjelenéséből tisztán kirajzolódik a lárvastádiumok közötti átmenet időbelisége. Az értekezésben és a közleményekben is a különböző lárvastádiumokat következetesen az F-fel (final) jelölt utolsó stádiumtól visszafelé F-1 (F mínusz 1), F-2, F-3-ként, míg az ennél fiatalabbakat összesítve E (early) stádiumként jelöltük. Az adatok alapján tudjuk, hogy „A nyáron lerakott tojásokból újonnan kikelő lárvákkal júliusban és augusztusban jelennek meg és a korai stádiumokban (E) nagyon rövid időt töltenek el, jelentős részük novemberre már átlép az F-3 stádiumba”, „Ugyanakkor szintén jelentős számú fiatal lárva E stádiumban töltik a telet, és csak tavasszal

lép át F-3 stádiumba”, valamint „Az F-3-as lárvák F-2 stádiumú lárvává fejlődése szinte folyamatosan megfigyelhető az év során, majd a lárvák több hónapot (körülbelül fél évet) töltenek F-2 stádiumban”. Ezután lépnek F-1 stádiumba, eddig 1-1,5 év telt el. Ezután a kizárólag májusi vedlésből egyértelmű, hogy „Az utolsó két stádiumban (F, F-1) a lárvák 1-1 teljes évet töltenek”. Mindebből következik a 3 vagy 4 éves fejlődési idő (részletesen a 4.3.2. alfejezetben és a 4.7 ábrán).

146. oldal 4.17. ábra. Az egyedek kirepülési aljzatai között szerepel az exuvium. Mit jelent ez? Itt nem az exuvium helyét kellene megadni?

Ez azt jelenti, hogy az adott exuvium egy másik, korábban kibújt egyed exuviumát választotta aljzatul. Természetesen megtehettük volna, hogy a korábbi exuvium választott aljzatát vesszük alapul, de ezt az információt is hasznosnak ítéltük. Egyébként nagyon alacsony arányban, mindössze néhány egyed esetében fordult ez elő.

Megjegyzések

A bíráló e részben megfogalmazott megjegyzéseivel egyetértek, itt csak azokra válaszolok, amelyek esetében kérdés merült fel, vagy úgy éreztem kiegészítést szükséges tennem.

A műben, tekintettel arra, hogy az többszerzős közleményeken alapul Dr. Csabai Zoltán konzekvensen többes szám első személyt használ. Több olyan rész is van azonban a dolgozatban, ahol egyértelmű, hogy a cselekmény teljes mértékben jelölthöz köthető. Ezen részeknél (hogy ne tűnjön fejedelmi többesnek) szerencsésebb az egyes szám első személy használata.

Ebben a tekintetben igyekeztem a teljes értekezésben konzekvens maradni és csak akkor használni egyes szám első személyt, ha nem vizsgálati eredményeinken alapuló tényekről beszélek, hanem a saját személyes véleményem fejtem ki valamiről. Úgy vélem, hogy még ha bizonyos hozzájárulások, ismertettet eredmények esetén nyilvánvaló is, hogy az csak hozzám köthető, annak megvalósulása is azért volt lehetséges, mert a közel 30 év alatt együtt dolgozhattam kiváló kutatókkal és fiatal feltörekvő hallgatókkal, akik nagy egészhez adott hozzájárulása minden ilyenben is tükröződik valamilyen szinten. Mindezt a dolgozat szerkezete fejezetben jeleztem is, ezzel a többesszám használattal is kifejezve köszönetem munkatársaimnak.

15. oldal A legtöbb élőlénycsoportban a megfigyelések több mint fele a fajok elenyésző hányadáról (~2-4%) szolgáltat adatot, és a közösségi tudományból származó adatok csak fokozzák az ilyen irányú az elfogultságot (Hughes et al. 2021).

Ez nem feltétlenül anomália, mivel a fajok gyakorisági görbéje lognormál eloszlású és a valóban gyakori fajok más élőlénycsoportok esetén is többnyire tényleg levesebb mint 5% át adják a faunának.

Abban igazat adok bírálómnak, hogy a GBIF esetében az előfordulási adatok erősen torzult fajgyakorisági eloszlása nem pusztán adatminőségi probléma, hanem részben a természetes közösség szerkezetre is visszavezethető. A legtöbb élőlénycsoportban a fajok abundancia- és gyakorisági eloszlása közelítőleg lognormál, aminek egyik jól ismert megjelenési formája, hogy kevés, valóban gyakori faj adja az adott helyeken tapasztalható egyedszámok vagy éppen a faunisztikai észlelések jelentős hányadát, míg a fajok többsége ritka vagy lokálisan szórványos előfordulású. Ugyanakkor a GBIF-ben és annak jelentős részét képező közösségi tudományi adatforrásokban is ez a természetes egyenlőtlenség módszertani torzításokkal is felerősödik: az adatgyűjtés térben és időben heterogén, erősen hozzáférhetőség- és érdeklődésvezérelt, továbbá a könnyen felismerhető, látványos vagy „ikonikus” fajok felülreprezentáltak, míg a ritkább, nehezebben határozható taxonok jelentősen alulreprezentáltak maradnak. Ennek következtében a gyakori fajok aránya az előfordulási adatokban sokszor még inkább túlértékelt, míg a ritka és szűk elterjedésű fajok alig jelennek meg megbízhatóan. Az az érzésem, hogy e kettő aránya a vizsgálat típusától is függ, a mennyiségi alapú, ökológiai célzatú adatgyűjtéseknél talán lehet a természetes tényező hatása nagyobb a megjelenő adatszerkezetre, de a faunisztikai, csak az előfordulásokra koncentráló adatgyűjtések során meggyőződésem, hogy az utóbbi, mesterséges hatás dominál. Ezért a felvetéssel maradéktalanul egyetérteni nem tudok. Bár a megfigyelések erős fajszintű koncentrációja tükrözi a természetes fajgyakorisági eloszlást is, de a mintavételi és észlelési torzítások hatása mindenképpen indokolja az ilyen adatok óvatos értelmezését és ahol lehet ennek a torzításnak kezelését.

97. oldal Összegezve, attól, hogy egy egyed morfológiai, egyedfejlődési és kondíciós oldalról képes repülni, még nem jelenti azt, hogy fog is, és azt sem, hogy nagy diszperziós hajlammal lesz jellemezhető. Egyre inkább elismerik, hogy a morfológiai tényezők helyett fiziológiai vagy viselkedési mechanizmusoktól függ a repülési képesség és hajlam (Iversen et al. 2017).

Itt akár csak néhány szó erejéig de jó lett volna kitérni arra, hogy mik ezek a viselkedési mintázatok; predátor elkerülése, vagy vadászó egyedek (ha egyáltalán vannak közöttük ilyenek).

A repülési aktivitás erősen kontextusfüggő, és olyan belső állapotváltozókhoz kapcsolódik, mint az energiatartalékok, a hormonális szabályozás, illetve az egyed aktuális élettörténeti stratégiája (pl. szaporodási állapot). Ezt kiegészítik azok a viselkedési mintázatok, amelyek a repülés kiváltását vagy éppen gátlását szabályozzák: a vízibogaraknál jól dokumentált a kedvezőtlen élőhelyi feltételekhez kötődő menekülő diszperzió (pl. élőhely kiszáradása, hőmérséklet emelkedés, túlzott kompetíció, pl. Longing és Magoulick 2023, Pakulnicka és Kruk 2025, Bilton 2023, Šigutová et al. 2022), valamint a predációs nyomásra adott válasz (Liao et al. 2024), amikor a víztest elhagyása az egyik lehetséges kockázatcsökkentő stratégia. Ezzel szemben stabil, jó minőségű élőhelyeken a helyben maradást preferáló viselkedés dominálhat, még akkor is, ha az egyed repülésre képes lenne. A „vadászó” célú aktív repülés a vízibogaraknál nem igazán értelmezhető, hiszen a repülés

elsődleges és közvetlen funkciója nem a zsákmányszerzés, hanem az új, potenciálisan kedvező élőhelyek felkutatása; ugyanakkor a vizuális és kémiai ingerekre adott célzott orientáció (pl. frissen kialakult vagy növényzetben gazdag, ezáltal várhatóan táplálékban is gazdagabb vizek felé, Ambrožič et al. 2018, Dabkowski et al. 2016) viselkedési szinten valódi, irányított diszperziós döntésekre utal. Mindezek alapján a repülési hajlam és a tényleges diszperzió sokkal inkább az adott környezeti kontextusban érvényesülő viselkedési döntéseknek az eredménye, semmint önmagában az egyed aktuális fiziológiai állapotának és a morfológiai adottságainak egyszerű következménye. Ez a megközelítés összhangban áll a diszperziós szindrómák (dispersal syndromes) koncepcióval is, amely szerint a diszperziót több, egymással csak lazán összefüggő morfológiai, élettani és viselkedési bélyeg együttesen határozza meg.

Kérdések

39. oldal „Bár ez egyelőre csak feltételezés, de valószínűleg előnyös a lárva- és bábfejlődési idő minimalizálása, ezáltal a lehető legkevesebb testbiomassza felhalmozása ezekben az időszakokban, és így a fejlődés egy részét az imágók későbbi, állandóbb vizekben történő táplálkozása teszi lehetővé.”

Lehet-e tudni azt, hogy a lárva és bábfejlődés minimalizálása egy a környezet által kiváltott flexibilis fiziológiai adaptáció eredménye, vagy a populációban adott arányban meglévő, genetikailag rögzített mintázat? Ha minimalizálni kell a bábfejlődési időt és esetleg a lárvakori fejlődés hosszát is, jár-e ez azzal, hogy az efemer vizek fajai maguk is kisebbek lesznek, és így a folyamat egy mikroevolúciós lépésnek is tekinthető?

Hogyan tud az imágó még tömeget növelni?

A bíráló által felvetett kérdések három egymással összefüggő problémakört érintenek. Egyrészt a lárva- és bábfejlődési idő rövidülésének mechanizmusát, szembe állítva a fenotipusos plaszticitás és az öröklött jellemzők lehetséges vezérlő/magyarázó szerepét. Másodsorban a részben efemer vizekhez kötődő életciklus esetleges méretbeli és mikroevolúciós következményeit, valamint az imágók testtömegének növelésére vonatkozó élettani-ökológiai lehetőségeket.

Az időszakos (efemer) vizekhez kötődő komplex életciklusú rovarok esetében az egyik legfontosabb szelekciós tényező az időkorlát, a kifejlődésre rendelkezésre álló időintervallum, amely tényleges hosszát a víztest kiszáradásának kockázata, illetve a hőmérsékleti és fotoperiódusos feltételek szabják meg. Klasszikus és jól ismert jelenség, hogy ilyen környezetben a szelekció a gyorsabb fejlődés irányába tolja el az optimális stratégiát, még akkor is, ha ennek költségei vannak (pl. kisebb testméret, alacsonyabb tartalékok, csökkent túlélés vagy későbbi szaporodási teljesítmény, pl. Lind et al. 2017, Stodt et al. 2024). Számos rovarcsoportban kimutatták, hogy a lárvák képesek a fejlődési ütemüket a környezeti „jelzésekhez” (pl. vízszint csökkenése, hőmérséklet emelkedése, fotoperiódus rövidülése, sűrűség- vagy predációs nyomás) igazítani. Ez a plaszticitás adaptív és lehetővé teszi, hogy az egyedek gyorsítsák a fejlődést vagy egyéb aktivitást akkor, amikor az élőhely fennmaradásának időablaka beszűkül (Nylin & Gotthard, 1998; Rowe & Ludwig, 1991; Roff,

2002). Az efemer vizekhez kötődő vízi rovaroknál, beleértve a vízibogarak több családját, ez a plaszticitás jól dokumentált általános jelenség (Mirrón-Gatón et al. 2025, Pallarés et al. 2021). Ugyanakkor a fenotípusos plaszticitás és a genetikai kódoltság nem feltétlenül zárja ki egymást (v.ö. Winterhalter és Mousseau 2007, Casasa és Moczek 2018). Bár erre vonatkozó konkrét bizonyító kísérletekről nem tudok sem más bogárfajoknál, sem az *Agabus uliginosus* esetében, nem zárható ki a vízibogarakra vonatkozóan sem, hogy a tartósan különböző körülmények között élő populációk között a fejlődési idő átlagértékében és a plaszticitás mértékében kialakulhatnak genetikailag rögzült különbségek. Ezt más rovarcsoportokban (különösen kérészeknél, szitakötőknél) és kététűeknél úgynevezett „common-garden” kísérletekkel többször kimutatták, ahol az eltérő élőhelyről származó populációk azonos körülmények között is elérték a fejlődési ütemükben (Roff 2002, Gotthard 2001).

Az élettörténet-elmélet egyik alapvető tétele, hogy az egyedek nem maximalizálhatják egyszerre a növekedési időt és a növekedés ütemét, vagyis időkénszer alatt a gyorsabb fejlődés gyakran kisebb kifejlett testmérettel jár együtt (Rowe és Ludwig 1991, Roff 2002). Ez a kompromisszum számos rovarrendben igazolt, és különösen releváns olyan élőhelyeken, ahol a lárváé élőhelye időben instabil vagy rövid ideig létezik. Fontos azonban hangsúlyozni, hogy ez nem determinisztikus: ha a táplálék bőséges és a hőmérséklet magas, a növekedési ráta részben kompenzálhatja a rövidebb fejlődési időt. Ennek megfelelően a testméret alakulása környezettől és az adott populáció jellemzőitől függően is változhat. A jelenség mikroevolúciós lépésnek akkor tekinthető, ha kimutatható, hogy a testméretben és/vagy fejlődési időben megfigyelt eltérések örökölhető komponenssel bírnak, és nem pusztán környezeti hatás eredményei. Amennyiben a populációk között fennálló különbségek közös környezetben is fennmaradnak, az lokális adaptációra és irányított szelekcióra utal. Ellenkező esetben az eltérések értelmezhetők adaptív öko-fenotípusos válaszként is. Visszautalva a korábbiakra, ennek eldöntésére azonban tudomásom szerint az adott faj és más vízibogár esetében sem végeztek még vizsgálatokat.

A bíráló által az imágók testtömegének növelésével kapcsolatban feltett kérdés jogosan hívja fel a figyelmet arra, hogy a „testbiomassza felhalmozása” kifejezést érdemes kicsit pontosítanunk. A holometabol rovaroknál az imágóvá alakulás után a külső váz miatt a strukturális testméret lényegében rögzül, további méretbeli növekedésre nincs lehetőség. Ezzel szemben az imágók testtömege és energiatartalékai jelentősen változhatnak a táplálkozás függvényében. A zsírszövet, a glikogénraktárak, valamint az ivarszervek (különösen a nőstények petefészkei) tömege akár jelentősen növekedhet, ami már érdemi „biomassza-felhalmozásnak” tekinthető. A vízibogarak legtöbb csoportjának imágói (a Psephenidae család kivételével) aktívan táplálkoznak, így képesek a kifejlett szakaszban jelentős erőforrásokat felhalmozni, amelyeket a túlélés, a diszperzió vagy éppen a szaporodás során hasznosítanak. Ha a lárvák átmeneti vizekben fejlődnek, míg az imágók az állandó vízborítású vizekben táplálkoznak (ami a fajok ugyancsak jelentős hányadára igaz), akkor adaptív előny lehet az erőforrás-felhalmozás részbeni áttelepítése az adult szakaszra. Ez összhangban van a „capital vs. income breeding” elmélettel, amely szerint az egyedek a

szaporodáshoz és fenntartáshoz szükséges erőforrások egy részét nem lárvaként, hanem imágóként szerzik meg (Boggs 2009).

103. oldal „Mivel a szél intenzitásának szerepe fajonként, testmérettől és diszperziós képességtől függően eltérő volt, minden faj esetében saját határértékek valószínűsíthetők,”
Függ-e ez a határérték az adott faj repülési sebességétől?

Tudtommal az egyes fajok repülési sebességének meghatározását célzó konkrét vizsgálat vízigogarak vagy vízipoloskák esetében nem készült. Ami rendelkezésre áll, az inkább maximális repülési idő és megtett távolság adatok, az is elenyésző számban: Matsushima és Yokoi (2020) három csíkbogárfaj esetében vizsgálták mindezt „rotational flight mill” módszerrel (egy pálcára rögzített rovar 'körpályán' megtett távolságát mérték, v.ö. Minter et al. 2018). A három faj esetében 5,16, 1,97 és 0,58 km-es átlagos megtett távolságokat tapasztaltak, a legnagyobb távolságot megtett egyed 20 km-t repült egyhuzamban, de sebességről ebben a közleményben egyáltalán nem esik szó. Egyetlen olyan szakkikket ismerek (Lane 1941), amelyben egy nem nevesített „csíkbogár” esetében van konkrét érték (Dytiscidae, ~7 km/h). Dean (2003) egy igen széles merítésű irodalmi összefoglalóját adja a rovarok esetében fellelhető repülési sebesség adatoknak: több mint 50 közlemény áttekintésével többszáz faj, génusz, család esetében ad meg repülési sebességi értékeket. Ezek 0,1 km/h és 97 km/h közötti legnagyobb vagy átlagos sebességeket foglalnak magukba. A vízi szervezetek közül a legtöbb konkrét fajra megadott értékkel az álkérészek (Plecoptera), a szúnyogok (Diptera: Culicidae) és a szitakötők (Odonata) esetében találkozhatunk. A legnagyobb, közel 100 km/h értéket éppen egy szitakötő, az *Austrophlebia costalis* (Tillyard, 1907) esetében mérték (Lane 1941), amivel a föld leggyorsabb rovára címet érdemelte ki. Nyilván erre speciális környezeti körülmények között képes, de többször mértek átlagosan 50 km/h feletti sebességet az esetében. Több tucat közlemény alapján (szintén Dean 2003 munkájában felsorolva) azt is tudjuk, hogy a rovarok repülési sebessége függ a rovar tömegétől, méretétől, korától, ivarától, táplálkozási módjától, víztartalmától, aktivitási jellemzőitől, valamint az éppen aktuálisan elérhető sebességre hatással van a környezeti hőmérséklet, a páratartalom, a napsugárzás intenzitása, a szélesebesség, az átszelni kívánt táj nyitott mivolta, valamint a repülés szöge is. Mivel a repülési sebesség függ a testmérettől és testsúlytól, ami alapján különböző határértékeket figyeltünk meg, így közvetve a repülési sebesség és a szélesebesség határértékek között is van „együttjárás”, de ez nem feltétlenül jelent közvetlen ok-okozati összefüggést, inkább azt mondanám, hogy minkettől a testméret/testtömeg, és más jellemzők (alak, szárnyfesztávolság, diszperziós hajlam stb.) maximalizálja.

103. oldal „Talán az első és legfontosabb kérdés az elindulás után az új élőhely lokalizációja, ebben elméletileg a nedvesség és kémiai ingerek érzékelése, illetve a vizuális információk segíthetik a repülő rovar, de az előbbi kettőt jó eséllyel kizárhatjuk, mert az érintett távolságokban igen kicsi a valószínűsége, hogy ennek szerepe lenne, az irodalom áttekintése során sem találtunk erre utalást.”

Tekintettel arra, hogy az ízeltlábúak szagérzékelése extrém érzékenységgű is lehet, érdemes-e kizárni annak lehetőségét, hogy pusztán szagra is mehetnek? Mi van az erdei kis tavakban élőkkal, akik úgy kell nekivágnak az útnak, hogy a kis erdei medencék láthatósága minimális?

Amennyire konkrét vizsgálatok nélkül lehetséges biztos vagyok abban, hogy ha a szagingereknek esetleg van is minimális szerepe az új élőhely megtalálásában, akkor az inkább finomhangoló szerep lehet és a fő keresőmechanizmus szerepét betöltő vizuális ingerekhez képest ez mindenképpen elhanyagolható. Nagyságrendekkel kisebb a kolonizációs ráta olyan élőhelyek esetében, amelyek olyan zárt környezetben találhatók, ami távától vagy akár részben felülről nem érzékelhető vizuálisan (Pakulnicka et al. 2016, Resetarits és Binckley 2014). Dettner (2023) kiváló összefoglalást nyújt a csíkbogarak kapcsán a kémiai ingerek érzékeléséről és a kémiai ingerek szerepéről a vízibogarak életciklusában és aktivitásában. Ebben, főképpen 1950-1970 előtti, számos különböző bogárfajon végzett vizsgálatokra hivatkozva részletesen ismerteti pl. a csápon található szagreceptorok meglétét és egyértelműen jelzi, hogy mind vizes, mind levegő közegben képesek az állatok ezek segítségével különbséget tenni különböző vegyületek között. Számos példát hoz ezen ingerek interspecifikus és intraspecifikus interakciókban betöltött szerepéről, ugyanakkor egyetlen utalást sem tesz arra, hogy bármi szerepe lehetne ennek az új élőhelyek felkutatásában. Ugyanezen könyv egy másik, a csíkbogarak diszperziójával foglalkozó fejezetében Bilton (2023) felteszi a konkrét kérdést: „*How Do the Beetles Find New Water Bodies?*” azonban a válaszok között nem merül fel a kémiai ingerek potenciális szerepe. Crespo (2011) a vízirovarok kémiai érzékeléséről szóló összefoglaló munkában szintén azt taglalja, hogy a kemoreceptoroknak a „helyi döntésekben” van szerepe (táplálkozás, párválasztás, ragadozó elkerülés), és nem említi az élőhelyek közötti mozgások kapcsán ezeket.

108. oldal polarotaktikus érzékelhetőség oldaláról vonzóbbak a rovarok számára, mint a fényes vízfelszínek.

Biztos, hogy polarotaktikus érzékelhetőségről van szó, és nem arról, hogy a rovarok trofitást becsülnék? Mélyebb zöld szín, több táplálék?

Ez a két dolog véleményem szerint nem zárja ki egymást, sőt. A vízfelszínek polarotaktikus detektálhatósága a vízirovarok számára alapvetően két tényezőtől függ (Csabai et al. 2006, Horváth és Csabai 2014). A polarizáció irányától, azaz, hogy milyen irányban, mennyire a vízszinteshez közeli irányban polarizált az adott felületről visszavert fény, valamint részben a polarizáció fokától, hogy a visszavert fény mekkora hányada poláros. Ezek nagysága és időbeli alakulása pedig függ a fény beesési szögétől és az adott felület tulajdonságaitól. Minél inkább, minél nagyobb arányban verődik vissza vízszintesen polarizált fény egy felületről, annál vonzóbb, annál inkább víznek tűnő lesz az a felület egy vízirovar számára. Az egyértelmű, hogy a sötét vízfelszínek polarizációs mintázata más, mint a fényes, világos vízfelszíné. Száz és munkatársai (2023) mérései alapján a sötét vízfelszín részletek nagyon magas ($60\% \leq d \leq 80\%$) vízszintes polarizációval verik vissza a fényt, míg a világos, napsütötte vízfelszín csak gyengén ($d < 20\%$) polarizál vízszintesen. Az is egyértelmű az eddigiekből, hogy

ezek vonzóereje a rovarok számára is eltérő, és a különbséget a polarizáció érzékelésüknek köszönhetik. Az azonban, hogy ehhez a vízfelszín megtalálásán kívül milyen ökológiai és/vagy életmeneti jelenségek köthetők még, ami miatt valóban nagyobb arányban választhatják ezeket a számukra vonzóbb felületeket, már egyértelműen magába foglalhatja a bírálóm által említett lehetőséget is, mintegy ugyancsak reális magyarázatot. Ugyanakkor arra nézve is vannak információink, hogy ha a víz színének változását (sötétedését) szennyezés okozza, akkor ez a vízbogarak jelentős része számára inkább taszító tényezőként jelentkezik; igaz, valószínűleg nem a megközelítés során, hanem a megérkezés után (Liao 2024).

148. oldal „de érdekes, hogy a stratégia nyilvánvaló sikeressége ellenére a kiszáradással kezelt lárvák nagyobb része (kb. 65%-a) egyáltalán nem ástott le az aljzatba.”

Milyen evolúciós előnye lehet a be nem ásásnak? Lehet-e olyan magyarázat, hogy ez a stratégia olyan helyen alakult ki, ahol a csaknem kiszáradó mederbe mégis érkezik víz időnként, így nem éri meg energiát fektetni az ásásba? Van-e ismeret arra vonatkozóan, hogy ez a viselkedés mintázat genetikailag rögzített-e, vagy az adott egyed aktuális fiziológiai állapota a meghatározó?

Azon lárvák jelentős része esetében, amelyek nem ástak be, megfigyeltünk egyfajta keresési viselkedést, menekülési reakciót. Körbe-körbe járkáltak, felmászta a falakon lévő rácshálókkal fedett lyukakra. Mindez nyilván azt a nem meglepő tényről támasztja alá, hogy a beásás nem az egyetlen lehetősége és stratégiája lehet az egyedeknek az élőhely kiszáradása esetén. Valószínű, hogy a *C. heros* lárvái is rendelkezhetnek olyan higroreceptorokkal, amelyek pl. a *Libellula depressa* Linnaeus, 1758 fajnál már bizonyítottan megtalálhatók, és amelyekkel érzékelhetik a közelben lévő nedvességet vagy közeli felszíni víztesteket, és így ezek segítségével képesek lehetnek megtalálni közeli refúgiumokat (Rebora et al. 2007). Tehát a menekülési viselkedéssel a lárvák nagy valószínűséggel képesek lehetnek eljutni a felszínen még megmaradt izolált medencékhez. Erre a kísérletünk során nem volt lehetőségük, de mivel a labor más pontjain volt állandó víz (egyrészt az állandó csatornában áramló, valamint minden kismeder alján 5 cm álló víz, modellezve a talajban megmaradó vizet), ezt érzékelhették, ezért is dönthettek úgy az egyedek jelentős számban, hogy nem ássák be magukat. Egy következő vizsgálatban mindenképpen célszerű ezt is alaposabban megvizsgálni, szándékunkban is áll a közeljövőben. Játsszunk el ugyanakkor a gondolattal, hogy a lárva eljut egy közeli medencébe. Egyrészt a víz adott lesz számára rövidebb hosszabb ideig, másrészt ezekben gyakran alakul ki úgynevezett „ragadozó leves”, azaz nagy számban halmozódnak fel a kiszáradt mederből a túlélni akaró és ezért a medencébe menekülő ’megmaradt vízi élőlények’, ami táplálékhiányt, szinte Kánaánt jelent az ide érkező ragadozóknak. Ez mindenképpen előnnyel járhat az ide szintén eljutó, a tipikus élőhelyeiken, azaz a halmentes hegy-dombvidéki kisvízfolyásokban csúcsragadozó szerepet betöltő *C. heros* lárvák számára is. Ami viszont ilyen esetben hátrányként jelentkezhetne, hogy ezekben a medencékben a magas hőmérséklet és a sok élőlény miatt gyakran nagyon alacsony az oldottoxigén (DO) mennyisége. A hazai szakirodalom többször is leírja, hogy a *C. heros* lárvái magas DO mennyiséget igénylenek (pl. Csordás et al. 2009), de a legújabb, még publikálatlan kísérleti eredményeink

alapján ez gyakorlatilag cáfolható. Mindössze egy mítosz, ami az egyik első, az adott fajjal foglalkozó publikációból (Lang et al. 2001) száll munkáról munkára, holott ezt valószínűleg már abban a közleményben is „csak” a génusz más fajainak ismeretéből és tipikus élőhelyének jellegéből, valamint az általuk vizsgált élőhelyeken végzett mérésekből következettek erre, konkrét kísérletes vizsgálatot ezt igazolandó nem végeztek. Nagyon úgy tűnik, hogy a *C. heros* lárvák nemcsak képesek tolerálni az igen alacsony DO-t is, hanem kifejezetten terhelt szakaszokon is képesek megélni, és szinte egy pohár állott vízben is képesek kifejlődni. Egyes *Aeshna* fajoknál azt is megfigyelték, hogy nagyon alacsony DO esetén képesek valamelyest a légköri levegő használatára is, pótlás jelleggel (Corbet 1999). Ez a *C. heros* esetében sincs kizárva, igaz, bizonyítva sem. Más módon gondolkodva, nyilvánvaló hátrány lehet e fent leírt kereső/menekülő viselkedés során, ha a lárva valami miatt mégsem tud eljutni a refúgiumhoz. Ilyenkor, a szárazföldön mászva a lárva sokkal jobban ki van téve a kiszáradáson túl a szárazföldi ragadozóknak is. Mélyebb leásáskor a lárva valószínűleg diapauza állapotba kerül, és így vészeli át a kiszáradást. Ez hasonló lehet a téli stratégiájukhoz, amelyet a téli hónapok mintavételei során tapasztaltuk is, amikor még a hálóba/tálcára kerülő lárvákat is igen nehéz volt észrevenni, mivel azok egyáltalán nem mozognak, nem reagálnak semmire. Ennek az állapotnak az előnye az lehet, hogy ha nincs rendelkezésre álló refúgium (medencék), akkor így is képes lehet túlélni bizonyos ideig. Ugyanakkor ez egy nem ideális állapot, hiszen nem tud táplálkozni, ezért fel kell használnia a tartalékait, ami a későbbiekben jelenthet hátrányt a lassabb lárvális fejlődésben, kisebb testméretben, vagy a télen, illetve a kibújási periódusra felhasználható kevesebb tartalék formájában megnyilvánulva.

Arról nincsenek információim, hogy bárki detektált volna különbséget a történetileg (hosszabb időre, rendszeresen, hosszú évtizedek óta ismétlődően) kiszáradó és a kiszáradás által újonnan (az elmúlt néhány évtizedben) érintett vízfolyásokban élő szitakötő populációk egyedeinek kiszáradásra adott válaszreakcióit illetően. Én személy szerint nem igazán tartom valószínűnek, hogy konkrét evolúciós előnnyel járhatna az, ha egyik vagy másik stratégiára specializálna egyedek egy halmaza. Ehelyett inkább az adott helyzet, az érzékelhető nedvességtartalom, hőmérséklet, kiszáradás erőssége (és egy idő után tartóssága) fogja definiálni, hogy a lárva azt adott időpillanatban milyen válaszreakciót mutat és hogyan viselkedik. Természetesen az nagyon valószínű, hogy a döntésben, a konkrét stratégia kiválasztásában hangsúlyos szerephez juthat az egyed aktuális fiziológiai állapota és esetleg más tényezők is, de genetikailag kódolt viselkedésforma választást nem feltételeznék. Minderre egy célzott, minden lehetséges szempontot beépítő kísérlet hatékonyan deríthet majd fényt.

Hivatkozott irodalom

- Ambrožič Š, Gaberščik A, Vrezec A, Germ M 2018: Hydrophyte community structure affects the presence and abundance of the water beetle family Dytiscidae in water bodies along the Drava River. *Ecological Engineering* 120:397-404. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2018.06.014](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.06.014)
- Aukema B, Rieger C (eds) 1995: *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha.* The Netherlands Entomological Society, Amsterdam

- Aukema B, Rieger C, Rabitsch W 2013: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Volume 6, Supplement. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam
- Bilton DT 2023: Dispersal in Dytiscidae. In: Yee DA (ed): Ecology, Systematics, and the Natural History of Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Springer, Cham. DOI: [10.1007/978-3-031-01245-7_11](https://doi.org/10.1007/978-3-031-01245-7_11)
- Boggs CL 2009: Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology* 23: 27–37.
- Boudot JP, Degabriele G 2015: *Ischnura genei* (Rambur, 1842). In Boudot JP, Kalkman VJ (eds) Atlas of the European dragonflies and damselflies. Netherlands: KNNV Publishing. pp. 129–130.
- Carroll SR, Garba I, Figueroa-Rodríguez OL, Holbrook J, Lovett R, Materechera S, Parsons M, Raseroka K, Rodriguez-Lonebear D, Rowe R, Sara R, Walker JD, Anderson J, Hudson M 2020: The CARE Principles for Indigenous Data Governance. *Data Science Journal* 19(43): 1–12. DOI: [10.5334/dsj-2020-043](https://doi.org/10.5334/dsj-2020-043)
- Casasa S, Moczek AP 2018: The role of ancestral phenotypic plasticity in evolutionary diversification: population density effects in horned beetles, *Animal Behaviour* 137: 53–61, DOI: [10.1016/j.anbehav.2018.01.004](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.01.004)
- Corbet, P.S. (1999) *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, England.
- Crespo JG 2011: A review of chemosensation and related behavior in aquatic insects. *Journal of Insect Science* 11: 62, DOI: [10.1673/031.011.6201](https://doi.org/10.1673/031.011.6201)
- Csabai Z, Boda P, Bernáth B, Kriska G, Horváth G 2006: A “polarization sun-dial” dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. *Freshwater Biology* 51(7): 1341–1350, DOI: [10.1111/j.13652427.2006.01576.x](https://doi.org/10.1111/j.13652427.2006.01576.x)
- Csordás, L., Ferincz Á., Lőkkös, A., Rozner, Gy. (2009). New data on the distribution of Large Golden Ringed Dragonfly (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) (Odonata) in Zselic hills. *Natura Somogyiensis* 15: 53–56.
- Dabkowski P, Buczynski P, Zawal A, Stepień E, Buczyńska E, Stryjecki R, Czachorowski S, Smietana P, Szenejko M 2016: The impact of dredging of a small lowland river on water beetle fauna (Coleoptera). *Journal of Limnology* 75: 3. DOI: [10.4081/jlimnol.2016.1270](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1270)
- Dean TJ 2003: Chapter 1: fastest flyer. In: Walker TJ (ed): *Book of insect records*. University of Florida, Gainesville, FL, USA.
- Dettner K 2023: Chemical Ecology and Biochemistry of Dytiscidae. In: Yee DA (ed): Ecology, Systematics, and the Natural History of Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Springer, Cham. DOI: [10.1007/978-3-031-01245-7_6](https://doi.org/10.1007/978-3-031-01245-7_6)
- Ferreras-Romero M, Corbet PS 1999: The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegasteridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39–48. DOI: [10.1023/A:1003763819991](https://doi.org/10.1023/A:1003763819991)
- Gotthard K 2001: Chapter 15: Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: Atkinson D, Thorndyke M (eds): *Environment and Animal Development: Genes, Life Histories and Plasticity* (1st ed.). Garland Science. pp. 287–304.
- Horváth G, Csabai Z 2014: Polarization Vision of Aquatic Insects. pp. 113–145. In: Horváth G (ed.): *Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences*. 649 pp. Berlin: Springer-Verlag (Springer Series in Vision Research 2.) (ISBN:978-3-642-54717-1), DOI: [10.1007/978-3-642-54718-8_5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_5)
- Lane FW 1941: How fast do insect fly? *Country Life*, 90, May 3. (cited in Dean 2003)
- Liao W 2024: Water Colour Shapes Diving Beetle (Coleoptera: Dytiscidae) Assemblages in Urban Ponds. *Insects* 15(5): 308. DOI: [10.3390/insects15050308](https://doi.org/10.3390/insects15050308)
- Liao W, Zanca T, Niemelä J: 2024: Predation risk modifies habitat use and habitat selection of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in an Urban Pondscape. *Global Ecology and Conservation* 49: e02801, DOI: [10.1016/j.gecco.2024.e02801](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02801)
- Lind MI, Chen H-y, Meurling S, Guevara Gil AC, Carlsson H, Zwoinska MK, Andersson J, Larva T, Maklakov AA 2017: Slow development as an evolutionary cost of long life. *Functional Ecology* 31: 1252–1261. DOI: [10.1111/1365-2435.12840](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12840)

- Longing SD, Magoulick DD 2023: Flight Capacity and Response to Habitat Drying of Endemic Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in Arkansas (USA). *Hydrobiology* 2(2): 354–362. DOI: [10.3390/hydrobiology2020023](https://doi.org/10.3390/hydrobiology2020023)
- Löbl I, Löbl D (eds) 2016: Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3., Brill, Leiden, Boston
- Löbl I, Löbl D 2015: Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Hydrophiloidea and Staphylinoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 2/1. Brill, Leiden, Boston
- Löbl I, Löbl D 2017: Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition, Vol. 1. Brill, Leiden, Boston,
- Matsushima R, Yokoi T 2020: Flight capacities of three species of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) estimated in a flight mill. *Aquatic Insects* 41(4): 332–338. DOI: [10.1080/01650424.2020.1804065](https://doi.org/10.1080/01650424.2020.1804065)
- Minter M, Pearson A, Lim KS, Wilson K, Chapman JW, Jones CM 2018: The tethered flight technique as a tool for studying life-history strategies associated with migration in insects. *Ecological Entomology* 43: 397–411, DOI: [10.1111/een.12521](https://doi.org/10.1111/een.12521)
- Mirón-Gatón JM, Pallarés S, García-Meseguer AJ, Millán A, Velasco J 2025: Effects of salinity on desiccation resistance in supratidal beetles: Cross-tolerance or cross-susceptibility? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 314: 109131, DOI: [10.1016/j.ecss.2025.109131](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2025.109131)
- Nylin S, Gotthard K 1998: Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* 43: 63–83.
- Pakulnicka J, Buczyński P, Dąbkowski P, Buczyńska E, Stępień E, Szlauer-Lukaszewska A, Zawal A 2016: Development of fauna of water beetles (Coleoptera) in waters bodies of a river valley – habitat factors, landscape and geomorphology. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 417: 40.
- Pakulnicka J, Kruk M 2025: Water beetle networks differences and migration between natural lakes and post-exploitation water bodies. *Scientific Reports* 15: 15898. DOI: [10.1038/s41598-025-00525-1](https://doi.org/10.1038/s41598-025-00525-1)
- Pallarés S, Verberk WCEP, Bilton DT 2021: Plasticity of thermal performance curves in a narrow range endemic water beetle, *Journal of Thermal Biology* 102: 103113, DOI: [10.1016/j.jtherbio.2021.103113](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103113)
- Rebora M, Piersanti S, Almaas TJ, Gaino E (2007): Hygroreceptors in the larva of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Physiology*, 53: 550–558. DOI: [10.1016/j.jinsphys.2007.02.006](https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.02.006).
- Resetarits WJ, Binckley CA 2014: Species responses of colonising beetles to variation in patch quality, number, and context in experimental aquatic landscapes. *Ecological Entomology* 39: 226–235. DOI: [10.1111/een.12092](https://doi.org/10.1111/een.12092)
- Roff DA 2002: *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Rowe L, Ludwig D 1991: Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology* 72: 413–427.
- Šigutová H, Šigut M, Dolný A, Harabiš F 2022: Individual variability in habitat selection by aquatic insects is driven by taxonomy rather than specialisation. *Scientific Reports* 12: 20735, DOI: [10.1038/s41598-022-25363-3](https://doi.org/10.1038/s41598-022-25363-3)
- Sparrow DJ, De Knijf G, Sparrow RL 2021: Diversity, Status and Phenology of the Dragonflies and Damselflies of Cyprus (Insecta: Odonata). *Diversity* 13: 532. DOI: [10.3390/d13110532](https://doi.org/10.3390/d13110532)
- Stott I, Salguero-Gómez R, Jones OR, Ezard THG, Gamelon M, Lachish S, Lebreton J-D, Simmonds EG, Gaillard J-M, Hodgson DJ 2024: Life histories are not just fast or slow. *Trends in Ecology and Evolution* 39(9):830-840, DOI: [10.1016/j.tree.2024.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.06.001)
- Száz D, Takács P, Bernáth B, Kriska G, Barta A, Pomozi I, Horváth G 2023: Drone-Based Imaging Polarimetry of Dark Lake Patches from the Viewpoint of Flying Polarotactic Insects with Ecological Implication. *Remote Sensing* 15(11): 2797, DOI: [10.3390/rs15112797](https://doi.org/10.3390/rs15112797)
- Wilkinson MD, Dumontier M, Aalbersberg IJ, Appleton G, Axton M, Baak A, Blomberg N, Boiten JW, Da Silva Santos LB, Bourne PE, Bouwman J, Brookes AJ, Clark T, Crosas M, Dillo I, Dumon O, Edmunds S, Evelo CT, Finkers R, González Beltrán A, Gray AJG, Groth P, Goble C, Grethe JS, Heringa J, Hoen PAC't, Hooft R, Kuhn T, Kok R, Kok J, Lusher SJ, Martone ME, Mons A, Packer AL, Persson B, Rocca-Serra P, Roos M, Van Schaik R, Sansone SA, Schultes E, Sengstag T, Slater T, Strawn G, Swertz MA, Thompson M, Van Der Lei J, Van Mulligen EM, Velterop J, Waagmeester A, Wittenburg P, Wolstencroft K, Zhao J, Mons B 2016: The FAIR

Guiding Principles for scientific data management and stewardship. Scientific Data 3: 160018, DOI: 10.1038/sdata.2016.18

Winterhalter WE, Mousseau TA, 2007: Patterns of phenotypic and genetic variation for the plasticity of diapause incidence. Evolution 61(7):1520–1531, DOI: [10.1111/j.1558-5646.2007.00127.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00127.x)

Pécs, 2026. február 26.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Zoltán Csabai', is positioned above the printed name.

Csabai Zoltán