

## Válasz Dr. Elek Zoltánnak az MTA doktora értekezésemre adott opponensi véleményére

Elsőként szeretném megköszönni Dr. Elek Zoltánnak, hogy elvállalta az értekezésem bírálatát, nagyon köszönöm a befektetett idejét és energiáját. Nagy örömmel olvastam méltató szavait a munka témaválasztása, jelentősége, aktualitása, sokszínűsége, komplexitása, valamint magas kidolgozási színvonala kapcsán. Nagyán köszönöm kritikai megjegyzéseit is, melyek legtöbbszörrel egyetértek és elfogadom. Az alábbiakban igyekszem összefoglalóan és tétélesen is reagálni ezek közül azokra, amelyek kérdést is megfogalmaztak, illetve amelyek esetében úgy éreztem, hogy válaszolnom vagy pontosítanom szükséges.

Az értekezés formai jellemzőinek értékelése kapcsán bírálóm véleménye szerint „az ábrák és táblázatok esetében az egységesség nem valósult meg teljes egészében, azok sok esetben nehezen olvashatóak, a jelölések több helyen nem következetesek, illetve a jelölt nem hozott döntés arról, hogy az ábrák egységesen magyar illetve angol nyelvűek legyenek, ez sok esetben keveredik.” – Mivel a cikkekből származó ábrák magyar nyelvűvé alakítására külön is figyeltem a dolgozat szerkesztése során, így némi meglepetéssel olvastam e sorokat. Az értekezésben 51 számozott ábra szerepel, amelyek 240, többségükben betűkkel jelzett panelt foglalnak magukba. Az ábrákat egyesével megvizsgálva angol nyelvű szó a hét esetben fordul elő. Ezek közül hat esetben szándékosan használtam angol megnevezéseket: a 2.4. ábrán a Hungary és egyéb országnevek a szekvenciák adatbázis-kódjaihoz tartoznak, azok lefordítása nem lett volna szerencsés; a 2.8. ábra egy készülő angol nyelvű katalógus egy oldalát mutatja be mintaként, mint ilyen nem fordítandó; a 2.11., 2.16., a 4.11. és a 4.21. ábrák esetében bizonyos változók elnevezései szerepelnek angolul és/vagy egyes analízisek közvetlen kimeneti eredményei kerülnek bemutatásra. Utóbbi esetekben valóban le lehetett volna fordítani ezeket (és egységesíteni a táblázatokban is), de ezt akkor nem ítéltm szükségesnek. Nincs meglepetésem ugyanakkor a hetedik ilyen ábra esetében (3.6. ábra), ahol mindkét panelen az x tengelyeken a „hét” szó helyett valóban bennmaradt a „week” szó az egyes mintavételi alkalmak megjelölésénél. Az ábrák egységesítése kapcsán szintén igazat kell adnom a bírálónak, még ha a sokféleség részben tudatos is. Minden ábra esetében igyekeztem úgy eljárni, hogy amennyiben korábbi cikkben és/vagy PhD értekezésben megjelent már valamilyen ábra, akkor azt – a szükség szerinti fordítást elvégezve – az eredetivel azonos, vagy ha ez nem lehetséges, a leginkább hasonló formában szerepeltessem a doktori műben, és az eredeti publikálásának helyét meg is hivatkozzam természetesen. Amennyiben az ábra eredeti, akkor pedig a lehető leginkább szemléletes formát és színvilágot igyekeztem választani a vizualizálás során, lehetőség szerint tekintettel a fejezet többi ábrájára is. Mindez szükségszerűen hozta magával azt, hogy az egyes ábrák nem teljesen egyveretűek, egymást követik a színes és szürkeárnyalatos, az önálló és panelekbe szervezett ábrák, amelyek esetében ugyan amennyire lehetséges volt törekedtem arra, hogy a feliratokban és fejezetenként is egységes képet mutassanak, de az uniformitást feláldoztam a praktikum és a visszakövethetőség oltárán. Az ábrák minőségét illetően néhány esetben szintén igazat adok bírálómnak, hogy nyomtatásban nem a ma elvárt felbontásúak, illetve két esetben azok zsúfolt tartalma miatt nem minden részletük kivehető. Mentségemre legyen szólva, ezekben az esetekben csak a trend és nem az apró részletek bemutatása volt a cél. A nem következetes jelölés említésével nem tudom pontosan bírálóm mire gondolt, ilyen én nem fedeztem fel, de készséggel elhiszem, hogy a bizonyos jelölések esetében becsúszhatott egy-egy hiba.

## 1) Bevezetés

Bírálom említi, hogy az itt megfogalmazott gondolatok egy része visszatér az egyes fejezetekben (főleg a diszperziós repülésről szóló 3. fejezetben). Ez bár valóban zavarónak tűnhet, nagyrészt szándékos. Ugyanis azt szerettem volna elérni, hogy a fejezetek önmagukban is kerek egészként működjenek és a bevezetőben minden fejezet vonatkozásában csak a legfontosabb felvezető gondolatok és a laza kohéziót kiépítő elméleti elemek szerepeljenek, mintegy megalapozandó a későbbi kerek egészek egymásutánját.

A doktori mű szerkesztése során a potenciális kapcsolódási pont megjelölésén túl szándékosan tartottam fenn az egyes fejezetek viszonylagos önállóságát és belső egységét. Már a cím is igyekszik ezt a kettősséget kifejezni: ahogyan egy könyv, mint nagy egész, amelynek egyes fejezetei ugyan lazán kapcsolódnak egymáshoz, egy nagy történet részei, mégis mindegyik egy-egy önálló történetszázat képvisel.

E ponton, de a későbbiekben is hiányolja bírálóm, hogy az egyes fejezetek témaköreit és azok egyedi konklúzióinak teljes összekapcsolását nem végzem el azon túl, hogy a bevezetőben egy szemléletes példán keresztül bemutatom milyen szerves egységet képezhetnek és általánosítva megállapítom e folyamatok elvi kapcsolódását. Leginkább azért döntöttem e megoldás mellett, mert az értekezésben bemutatott konkrét kutatási eredményeink esetében a vizsgálatok alanyai különböző szervezetek. Még ha egy-egy esetben azonos rovarrendek képviselői is, akkor is más kontextusban, más összetételű élőlényegyüttesként vagy egyetlen fajként jelennek meg. Vagyis azon túl, hogy makrogerinctelenek a főszereplők, a három konkrét kutatási téma bemutatott eredményei között direkt és közvetlen összekötő kapocs nem lelhető fel. Természetesen ez nem jelenti azt, hogy az eredményeink általános kontextusba helyezésével nem lehetett volna felvázolni a főbb kapcsolódási pontokat. Ez azonban jelentős mérvű további irodalmi feldolgozást (kiterjesztést) és további elméleti megalapozást is igényelt volna mindhárom téma esetében. Ez bár jelentősen erősíthette volna a bevezetőben megfogalmazott állítást, de figyelembe véve ennek terjedelmi igényeit, várhatóan kissé tankönyvi jellegét és becsülhető hozzáadott értékét, ezt az írás folyamán nem tartottam célravezetőnek, félve attól, hogy eltéríti a fókusz az eredeti céloktól, messze túlmutatva a tényleges eredményeken.

## 2) Elterjedés fejezet

16. oldal 2 bekezdés - ebben a szakaszban annak a bemutatása történik meg, hogy a magyarországi biodiverzitási adatok elérhetősége online adat repozitóriumban mennyire történt meg. Itt olvasás közben az az érzés alakul ki, hogy a doktorjelölt munkahelye milyen példaértékű munkát végzett ebben a tekintetben, míg más hazai intézmények pedig ettől elvannak maradva. Mivel az egyedi intézmények, projekt alapú adatgyűjtésekre, eltérő szabályrendszerek vonatkozhatnak, ezért nem tartom szerencsésnek az implicit kritikái megjegyzéseket, szerencsésebb lett volna egy neutrálisabb megfogalmazás.

Köszönöm a bíráló észrevételét és egyetértek azzal, hogy az adott bekezdés megfogalmazása során kialakulhat az a benyomás az olvasóban, mintha egyes hazai intézmények teljesítménye implicit módon összehasonlításra kerülne. Ez valóban nem szerencsés hatás, és nem állt szándékomban egyes kutatóhelyek vagy műhelyek munkáját minősíteni, illetve egymáshoz viszonyítva értékelni. Fontos hangsúlyoznom, hogy a szóban

forogó szakasz célja nem a saját intézményi „jógyakorlat” bemutatása és piedesztálra emelése volt, hanem egy általános, strukturális jelenség érzékeltetése: nevezetesen azt kívántam bemutatni, hogy Magyarországon, és tágabban Közép-Kelet-Európában a biodiverzitási előfordulási adatok nyílt, szabványosított és digitálisan újrafelhasználható közzététele még nem vált általános gyakorlattá. Az, hogy az online adat-repozitóriumban (pl. GBIF, BOLD) jelenleg bizonyos kutatócsoportoktól származó adatok aránya magasabb, nem értékelő állítás kívánt lenni, hanem egy empirikus megfigyelés, amely a nyílt adatközlési gyakorlat hazai heterogenitására hívja fel a figyelmet.

A jelenség háttérében több, intézményektől részben független tényező áll. A projektalapú adatgyűjtések esetében eltérő finanszírozói és szerződéses szabályozások érvényesülnek. A kisebb volumenű, magánszférából vagy államigazgatásból érkező megrendelések esetén előfordulhat az adatok teljes nyilvánosságra hozatalának tiltása, míg nagyobb projekteknél jellemzőbb az időben korlátozott embargo. Az embargo lejáratát után ugyanakkor a nemzetközi gyakorlat és a folyóirati elvárások egyre inkább a nyílt hozzáférést (CC0 vagy CC-BY) preferálják. Ennek ellenére a biodiverzitási adatok esetében gyakori, hogy az adatok a projekt lezárását vagy az embargo leteltét követően sem válnak valóban újrafelhasználhatóvá: vagy nem kerülnek nyilvánosságra („will be provided upon reasonable request”), vagy csak minimális metaadatokkal, szabványos taxonómiai nevezéktan (taxonomic backbone) és adatstruktúra (pl. Darwin Core) alkalmazása nélkül jelennek meg általános repozitóriumban (Figshare, Zenodo, Dryad), ami az előfordulási adatok tényleges tudományos újrafelhasználását erősen korlátozza. A genetikai adatok esetében technikai okokból a szekvenciák többnyire bekerülnek a BOLD és GenBank adatbázisokba, ugyanakkor Közép-Kelet-Európában az esetek jelentős részében a hozzáférés a taxonómiai közlemények megjelenése után is „private” marad (Csabai et al. 2023), ami szintén korlátozza az adatok integrálhatóságát és szintézisekben való felhasználását. A biodiverzitás-kutatásban továbbra is gyakori az adatok hagyományos, „papíralapú” közzététele (helyi nyelvű múzeumi vagy intézményi kiadványokban), amely ugyan tudománytörténeti és faunisztikai szempontból értékes, de a digitális adatközlési témák számára gyakorlatilag láthatatlan marad.

Ugyanakkor azt is fontos kiemelni, hogy a biológiai és élőhelyi adatok strukturált adatbázisba szervezése és nyílt közzététele terén számos hazai és magyar közreműködésű kezdeményezés kifejezetten példaértékű (pl. PADAPT jellegadatbázis: Sonkoly et al. 2023; MÉTA adatbázis: Molnár et al. 2007; valamint nemzetközi adatbázisok magyar részvétellel: EVA-EuroVegChecklist – Chytrý et al. 2016, Preislerová et al. 2022, 2024; EPTO Database – Grigoropoulou et al. 2023; TREAM – Welti et al. 2024; Project Psyche – Wright et al. 2025). A nyers előfordulási adatok nyilvános, szabványosított elérhetősége azonban ettől a területtől jelenleg elmarad. Magyarországon jelentős mennyiségű előfordulási adat halmozódott fel olyan rendszerekben, mint a Természetvédelmi Információs Rendszer (TIR) vagy részben a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer (NBmR), amelyek a hatósági és természetvédelmi döntéshozatal számára kulcsfontosságúak, ugyanakkor jelenleg nem nyilvánosak. Amennyiben értesüléseim helyesek, a TIR kapcsán megindult egy nyitási folyamat kormányzati támogatással, ami érdemi előrelépést jelenthet jelentős mennyiségű hazai biodiverzitási adat hozzáférhetősége szempontjából.

Össességében tehát azt szerettem volna részletes adatokkal alátámasztva bemutatni, hogy a hazai biodiverzitási előfordulási adatok nyílt, szabványosított közzététele rendszerszinten még korlátozott, és ezen a területen jelentős fejlődési potenciál áll fenn.

18.oldal, 2.1.1 célkitűzések - itt hiányoltam, a kontinentális (magyarországi adatgyűjtések) és a földközi tengeri szigetvilágra vonatkozó adatgyűjtésekre vonatkozó külön hipotéziseket, kérdéseket. A jelölt behozza a biogeográfia fogalmát azonban megáll az alapfogalmaknál, nem terjeszti ki a szigetbiogeográfiai ismeretekre, azok klasszikus hipotéziseinek tesztelésére, ami kifejezetten jó tett volna a fejezetnek.

Egyetértek bírálómmal, hogy elméleti szempontból indokolt és kifejezetten izgalmas lenne a kontinentális és a földközi-tengeri szigetvilágra vonatkozóan külön, kifejezetten (sziget)biogeográfiai hipotézisek megfogalmazása, és ezek klasszikus elméleti keretbe történő beágyazása. Ugyanakkor, lévén kutatásaink faunisztikai és leíró jellegűek, amelyek, tekintettel a részletesen bemutatott adathiányokra, az ilyen kutatások közül is leginkább „első feltárás” típusúak és költségigényüknél fogva legtöbbször projektorientáltak. Így a korlátozott mintavételi ismétléssel, különösen a földközi-tengeri szigetvilágban az egyszeri mintavételi alkalom során, mennyiségi információk mellőzésével gyűjtött adatok véleményem szerint nem teszik lehetővé a mélyebb bio- vagy filogeográfiai hipotézisek megfogalmazását és tesztelését. Természetesen az adatbázis kiválóan kijelöli az utat ezekhez és nagyon jól rámutat érdekes előfordulásokra, ismereteink hiányosságából fakadó látszólagos elterjedési anomáliákra és taxonómiai bizonytalanságokra. Ugyanakkor minden ilyen esetben további célzott és konkrétan az adott problémára tervezett vizsgálatoknak kellene következnie ahhoz, hogy ilyen kérdéseket feltehessünk és az ezekre létrehozott specifikus hipotéziseket tesztelve megnyugtatóan megválaszolhassunk.

21.oldal, 2.2.2 módszerek - Több ponton tetten érhető, de itt látszik leginkább, hogy a dolgozatban nagy hangsúlyt kap a mintavételi módszerek bemutatása, egészen részletesen, míg például az döntéshozatali elemzési módszerek sokszor az említés szintén jelennek meg, vagy olykor az eredményekből lehet a módszerekre következtetni, például Simpson diverzitás számítások a 4 fejezetben.

Bár igazat adok bírálómnak ebben a pontban, de szeretném megjegyezni, hogy ahogyan azt a Bevezetés „1.4. A disszertáció szerkezete” fejezetben (9. oldal) megadtam, a munkám nem az elsőfajú közleményekre jellemző IMRaD szerkezetet, hanem sokkal inkább a review cikkek szerkesztési elveit és tartalmi megoldásait igyekszik követni. Teszi mindezt leginkább annak érdekében, hogy egy tudományos szempontból adekvát, de olvasmányos mű születhessen. Ebből fakadóan már a fent említett fejezetben jeleztem, hogy a statisztikai vonatkozások, különösen az elemzések részletei a publikált és hivatkozott cikkekben és disszertációkban találhatóak meg, hacsak azok szerepeltetése nem szükséges mindenképpen az adott eredmény vagy állítás megértéséhez. Ugyancsak itt jeleztem, hogy a szándékosan nem „Anyag és módszer”, hanem „Főbb módszertani és technikai vonatkozások” című fejezetek is csak „a legszükségesebb elemeket nagy vonalakban” tartalmazzák.

Természetesen akkor lett volna teljes a munka, ha minden technikai részletet és minden apró eredményt befoglalok, de abban az esetben minden bizonnyal a terjedelem és tartalom viszonyán, valamint az olvasmányosság oldalán kellett volna kompromisszumokat kötnöm, amit a fő céllal ellentétesnek tartottam volna. Nem mentség ugyan, de talán enyhíti a

hiányosság súlyosságát, hogy nagyon kevés kivételtől eltekintve az általunk alkalmazott eljárások gyakran és széles körben alkalmazott, általánosságban jól ismert, standardizált módszerek. Ugyanakkor nem tudok és nem is áll szándékomban vitatkozni bírálóm azon állításával, miszerint a terepi mintavételek és egyéb részletek részletesebben kerültek bemutatásra, mint más elemek. Talán ez tudat alatt is jelzi, hogy a kutatási folyamat mely elemei állnak kicsit közelebb a szívemhez.

24.oldal, 2 bekezdés, 5 sor - „A fajszintű határozás az egyes csoportok esetében a specialisták szaktudásán felül az aktuális határozók, revíziós szakcikkek alapján történt, a nevezéktan minden esetben az éppen aktuális jegyzéket követte.” Itt hiányoznak a szükséges irodalmi hivatkozások, amik fontosak a munka reprodukálhatósága szempontjából.

Bár elvi alapjaiban természetesen egyetértek bírálóm megjegyzésével, ugyanakkor némi kiegészítést és magyarázatot azonban fűznék hozzá. A bogarakra és poloskákra vonatkozó, itt említett „fajjegyzékek” legújabb verziói hivatkozva vannak az anyag más pontján (28. és 29. oldal, Hájek és Fery 2022, Nilsson és Hájek 2025, Prevožny 2022, illetve Andersen 1995, Polhemus et al. 1995, Aukema et al. 2013, Fikáček 2015, Fikáček és Przewoźny 2015, Fikáček et al. 2015; Jäch és Skale 2015, Hájek 2016, 2017b, Hernando és Ribera 2016, Jäch és Kodada 2016; Kodada és Jäch 2016; Lee 2016; Mascagni 2016; Hájek és Fery 2017; van Vondel 2017). Ez önmagában több, mint 20 munka és ez a mennyiség még csak a bogarak és poloskák névjegyzékeit tartalmazza. Mint látható, ezek legtöbbször az utóbbi évtized termései, így értelemszerűen a korábbi munkák, cikkek esetében ezek előző verzióit, korábbi kiadásait vettük alapul. Az online közreadott katalógusok esetében akár évente frissített verzió jelenik meg. Mindezekhez hasonló mennyiségben jönnének hozzá a többi makrogerinctelen élőlénycsoport aktuális jegyzékei. A határozók és revíziós szakcikkek esetében pedig még szélesebb a skála. Csak a bogarak határozásához a hazai kétkötetes és már jelentős ráncfelvarrással szoruló határozókönyveim mellett összességében legalább 25 revíziós szakcikket használok, amelyek mindegyike egy-egy problémásabb génusz vagy fajcsoport revíziójával foglalkozik. És ez majd minden makrogerinctelen csoport esetében hasonlóan alakul. Mindegyik korábbi munka és használt szakcikk (becsléseim szerint összesen kb. 120 tétel) meghivatkozása ugyan elvi alapon szükségesnek ítélnélhető, de terjedelmi és technikai okokból meglehetősen nagy kihívást jelentett volna. Az irodalomjegyzék így is több mint 1000 tételt számlál, ezért, mivel az eredményeket közreadó cikkeinkben ezek az információk részletesen rendelkezésre állnak, ehelyett a részletes felsorolásuktól eltekintettem.

32.oldal, 2.3.1 alfejezet – a faunisztikai szempontból érdemes fajok bemutatása nagyon erős és kiváló rész, de hiányoltam benne néhány konkrét állítást, megfogalmazást. Elsőként, a fejezet olvasása közben adja magát a kérdés, hogy várható-e bármi változás a hazai védett fajok listájában a kutatások eredményeként. Illetve a doktorjelölt, széles tavicsíkbogár, illetve két karmosbogár faj kapcsán „újrafelfedezés”-t említ. Érdemes lett volna kitérni az alulkutatottságra, ami szintén hozzájárulhatott az új eredményekhez, esetleg javaslatot tenni mely hazai régiókban kellene még kutatni.

Előzményként érdekes lehet, hogy a hazai védett fajok listájára 2001-ben a kutatásaink és az újrafelfedezés kapcsán került fel a széles tavicsíkbogár (*Graphoderus bilineatus*), amely először védett, majd 2012-ben fokozottan védett státuszt kapott (Csabai 2014a). A védett fajok jegyzékének felülvizsgálata jelenleg is zajlik; a többi makrogerinctelen csoport vonatkozásában

ennek eredményéről nem tudok nyilatkozni, de a vízbogarak kapcsán a meglévő négy mellett két további, potenciális faj került a látótérbe, amelyek kapcsán szakértői véleményt is megfogalmaztam az illetékesek kérésére. A védetté nyilvánítás során nyilvánvalóan nem csak a hazai viszonyokat kell figyelembe vennünk, hanem az adott faj helyzetét a tágabb régióban is. Továbbá, bár nem explicité kimondott szempont, de részben érthető módon hangsúlyosan szerepel a döntés során, hogy a választott faj ne csak néhány szakspecialista által felismerhető faj legyen, hanem – bizonyos jellegei alapján – akár képzett amatőrök is azonosíthassák. Ezzel a szemponttal, bár értem a miértjét, nem feltétlenül tudok teljes mértékben azonosulni. A jelen módosításban a kis zömökcsíkbogár [*Laccornis kocae* (Ganglbauer, 1904)], mint közép-európai endemizmus, alföldi kisvizeink jellegzetes és mérsékelten ritka karakterfaja, valamint kis és közepes vízfolyásaink szintén jellegzetes és igen ritka előfordulású faja, a pataki víztaposó [*Brychius elevatus* (Panzer, 1794)] számára van esély a védett státusz megszerzésére. Jómagam mindkét javaslatot indokoltnak tartom és támogattam, de végső döntésről még nem tudok ezügyben.

A széles tavicsíkbogár [*Graphoderus bilineatus* (DeGeer, 1774)] esetében elvi alapon régóta szorgalmazzuk egy részletesebb monitorozási program elindítását. Mivel Natura 2000 jelölőfaj is (Csabai 2014a), ezért hatévente Magyarországnak is jelentési kötelezettsége van a faj helyzetét illetően. Ennek kapcsán bizonyos években történtek vizsgálatok (Csabai 2006, 2014b, 2015c, 2016, 2017, 2018, 2019a, 2019b) a faj elfordulási területeinek feltárására, illetve az ismert előfordulási helyeinek ellenőrzésére, általában egy év – egy terület bontásban. Ezek azonban, leginkább a források korlátozott mivolta miatt, egyetlen kivétellel kizárólag faunisztikai alapúak voltak és az egyes területeken megerősítették ugyan a faj jelenlétét, de messzemenő következtetések levonásához és pontos időbeli trendek megállapításához messze nem elegendők. A faj tér-időbeli előfordulási mintázata leginkább „r-stratégista”, opportunist, vagy újabb terminológiával élve dinamikus, epizodikus elszaporodó jelleget mutat: a felsőtiszai, alsó-dunai és kelet-drávai hullámterekhez kötődik, szinte mindenhol ökológiai szempontból ritka, a legtöbb esetben egy-egy egyede kerül elő egy vizsgálat során, de a számára kedvező években, összefüggésben a zöldár megjelenésével felszaporodik, majd szinte azonnal vissza is húzódik. Leginkább emiatt rendszertelen és pusztán faunisztikai alapú vizsgálatokkal előfordulási viszonyainak és dinamikájának feltárása nem lehetséges.

A két „újrafelfedezett” karmosbogarunk tekintetében más a helyzet. Mindkettő, a négy pupú karmosbogár (*Macronychus quadrituberculatus* Müller, 1806) és a nagy karmosbogár [*Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792)] is európai szintű ritkaságnak számít, mindössze néhány tucat recens előfordulással a határainkon túl. Ezzel ellentétben hazánkban található a legerősebb ismert populációi és szinte közepesen gyakori fajoknak tekinthetők (v.ö. Kovács et al. 1999, Móra et al. 2008, Csabai 2015a, 2015b). Valószínűleg egyébként, hogy ez tőlünk délre, Szerbiában is hasonlóan alakul (v.ö. Novaković et al. 2016, 2020), csak ott a kutatottság e fajok vonatkozásában még messze elmarad a magyarországi szinttől. Mindkét faj leginkább a kutatók által is gyakrabban vizsgált és monitorozott kis- és közepes folyóink lakója, így hazai elterjedésükkel és mennyiségi viszonyaikkal mára mondhatni teljesen tisztában vagyunk. A *Macronychus* minden folyónk vízgyűjtőjéről ismert, míg a *Potamophilus* leginkább a Tisza, Rába és a Zala vízgyűjtőjén gyakoribb. Mindkettő szerepel az NBmR fajok listáján, de konkrét monitorozásról nincs tudomásom. Persze minden új adat és vizsgálat üdvözlendő, de

esetükben nem is látok olyan kutatási és monitorozási igényt, amely olyan mértékben indokolt lenne, mint a széles tavicsíkbogár esetében.

A mely régiókban érdemes kutatni hazánkban kérdésre határozottan azt tudom mondani, hogy majd minden terület tartogat még meglepetéseket, hiszen bárhová is tekintünk az nagyon messze áll a teljes feltártságtól. Még ha egy-egy terület, régió, vízfolyás néhány élőlénycsoport vonatkozásában jobban ismert, akkor is ugyanazon helyeken más élőlénycsoportok szempontjából bőven akad még feltárni való. Ezért nem emelnék ki egyetlen megyét, tájat vagy régiót sem ebből a szempontból.

34. oldal 2. sor - Mit ért a jelölt szentély jellegű holtmeder alatt?

„A holtágak megmentésével, rehabilitációjával, védelmével és hasznosításával kapcsolatos feladatokról szóló 24/1997. (III. 26.) OGY határozat” és az ennek végrehajtásáról szóló „a Közlekedési, hírközlési és vízügyi miniszter J/1466. számú jelentése” (1999) című dokumentumok alapján a holtmedreket természetvédelmi szempontból négy csoportba soroljuk. Ezek közül az első a teljes egészében védelemre és állami tulajdonban tartásra javasolt „Szentély típusú holtágak” csoportja, melyek esetében hasznosításukban az ökológiai szempontok hangsúlyozottan jutnak szerephez. Helyesebben az értekezésben is szentély típusút kellett volna írnom, valamint talán egy hivatkozás is elfért volna az említés mellett.

34. oldal 2.3.2 alfejezet - természetvédelmi szempontból fontos fajokról beszél, és valójában az inváziós potenciállal bíró széles elterjedésű fajokról esik szó. A természetvédelmi szempontból általában a védendő vagy már védett, esetleg ritka fajokról szoktunk beszélni ami az előző, 2.3.1 alfejezetnek felel meg. Talán szerencsésebb lett volna összevonni a két alfejezetet és egy egységként kezelni.

Itt elsőként egy apróbb félreértést kell eloszlatnom, amely abból fakadhat, hogy a fejezet címe és a tárgyalt fajcsoportok sorrendje félreérthető benyomást kelthet. A 2.3.2. alfejezet, amely a Természetvédelmi szempontból kiemelésre érdemes fajok címet viseli, elsőként – mintegy az előző alfejezet folytatása – a klímaváltozás kapcsán észak felé mozduló, így hazánkban is újonnan megjelenő és/vagy egyre inkább teret nyerő fajokkal indít. Ezek természetvédelmi relevanciája, potenciális hatása az adott életközösségekre, esetlegesen akár a védett fajok populációira véleményem szerint nem elhanyagolható. Ezekről, mintegy folytatva a témát, egy klímaváltozás vonatkozásban is érdekes fokozottan védett szitakötőfajunkra kanyarodunk rá, majd megérkezünk az egyéb védett fajokhoz, amelyek ismeretéhez a saját hozzájárulásainkat egy néhány mondatos bevezető után a 2.1. táblázat foglalja össze. Csak ezután következnek azok a fajok, amelyek idegenhonos és inváziós képességekkel bírnak és személyes véleményem szerint természetvédelmi szempontból legalább annyira fontosak, mint a védett fajok. Tehát az említett fejezetben nem csak az inváziós potenciállal bíró fajok, hanem minden természetvédelem számára jelentőséggel bíró fajok különböző csoportja is megjelenik. A félreértést talán az okozhatta, hogy az előző 2.3.1. alfejezet, amely a „Faunisztikai és biogeográfiai szempontból kiemelésre méltó fajok” címet hordozza röviden bemutatta már 5 védett faj esetét, hiszen gyakori eset, hogy egy védett faj ugyanakkor faunisztikai szempontból is kiemelhető legyen. E fajokat a 2.3.2. fejezetben természetvédelmi vonatkozásban visszahivatkoztuk, a többi védett fajra említését bevezető szövegrészben is (34. oldal utolsó bekezdés).

35.oldal, 2.1. táblázat - a saját közlések kissé megtörik a táblázat szerkezetét, talán érdemes lett volna a saját közlések/összes közlés arányszámként való megadásával az utolsó oszlopban egyszerűsíteni a struktúrát. Így láthatóvá vált volna a jelölt tudományterületi hozzájárulása is.

Bírálom javaslatát sajnos nem lehetséges megvalósítani, ugyanis nem áll rendelkezésemre olyan teljes irodalmi adatbázis, amely minden védett makrogerinctelen faj esetében tartalmazza az összes hazai közleményt, olyan pedig végképp nem, amely az összes adatot is tartalmazná és így ebből egy arányszámként pontosan megadható lenne a teljes hozzájárulásunk mértéke. Ilyen adatbázis összességében, az összes taxonra nézve nyilvános formában sajnos nem létezik, bár nagyon hasznos lenne. Annyit azonban biztosan állíthatok, hogy az egyes fajok tekintetében az 1%-tól a 95%-ig terjed a hozzájárulásunk mértéke, attól függően, hogy mely fajokat vizsgáljuk, és a legtöbb esetében inkább e skála alsó harmadába esik.

44-56. oldalak, 24.2 alfejezet – a fejezet a hazai vízi makrogerinctelen taxonómiai kutatások történeti áttekintését adja, megítélésen szerint kissé anekdotikus formában, és indokolatlan részletességgel a doktori mű több fejezeteihez képest. Valamit a 12 oldalas fejezet végén található 2.5 ábra frappáns és tömör bemutatását adja a témának, miután az olvasóban joggal merül fel a kérdés, hogyha a téma ilyen jól összefoglalható egy ábrán, akkor mi indokolja a terjedelmes fejezetet, ráadásul a következő 2.4.3 tudományometriai trendekkel foglalkozó fejezetben egy rövid, fél-egy oldal szöveges összefoglalóval kiegészítve a 2.5 ábrával bőven elegendő lett volna. Az így felszabaduló terjedelmet lehetett volna használni olyan fejezetekben ahol a módszertani részekre bemutatása igen rövidre sikerült. A alfejezetben bemutatott szakmatörténeti áttekintésének legitimációját nem vitatom, sőt fontosnak tartom, hogy szülessen ilyen tartalmú összefoglaló írások, de a doktori mű feszes szerkezete és tömör stílusába, véleményem szerint, nem illik bele ez a rész a jelenlegi formában, megtöri annak jó követhető struktúráját.

Tulajdonképpen bírálómnak itt igaza van, mégis szándékosan döntöttem az értekezésben szereplő forma, stílus és terjedelem mellett. A hazai vízibogárfauna alapvetésének a faunisztikai feldolgozás maradéktalan megvalósításához mindenképpen tartalmaznia kell egy teljes irodalomjegyzéket. Ez az ötszáznál is több tételt tartalmazó lista azonban egy függelék táblázatban teljességgel elveszett volna az olvasó számára. Ezért döntöttem úgy, hogy kihasználva az értekezés amúgy is review jellegét, egy hivatkozásokkal tűzdelt szövegben mutatom be a közleményeket, azokat témájuk, jellegük, típusaik, adatmennyiségük szerint csoportokba rendezve, az érdekesebbeket és jelentősebbeket részletesebben is tárgyalva. Mindezzel együtt pedig kihasználom a lehetőséget arra, hogy egy valóban olvasmányos, ugyanakkor információgazdag történeti leírást készítek a vízibogárfauna hazai kutatásáról, mintegy tisztelegve a nagy elődök sajnos sokszor méltatlanul elfeledett munkássága előtt, amely olyan alapokat és gyűjteményi háttérrel épített a hazai vízibogárászatban, amire szinte az összes ilyen irányú kutatásainkat stabilan építhettem. Természetesen magam is éreztem, hogy az értekezés többi részéhez viszonyítva ez a fejezet arányaiban meghaladja azokat. Részben terjedelme, részben pedig anekdotikus stílusa miatt kissé ki is lóg a többi közül, ugyanakkor talán éppen ez utóbbi az, ami miatt érdekesítőnek és fontosnak tartom ezt a fejezetet és döntöttem úgy, hogy nem fosztom meg a majdani olvasókat attól, hogy felüldülést

nyerhessenek a szárazabb szakmai fejezetek között e részfejezet elolvasásával. Úgy vélem, más keretek között közreadva nem jutna el mindez ugyanahhoz az olvasóközönséghez.

### 3) Szétterjedés fejezet

A fejezettel kapcsolatos kérdések és megjegyzések megválaszolását szeretném egy potenciális félreértés elosztatásával kezdeni. Bírálóm írja: „A fejezetben a vízibogarak és vízipoloskák migrációs viselkedésének bemutatása történik egy terepi manipulációs kísérleti rendszeren keresztül, ...” valamint „A terepi kísérletes rész nagyon fontos és érdekes új tudományos eredményeket tartalmaz, ami egy másik MTA doktora eljárás részét is képezte és fontos hazai kutatások kiindulópontja lett.” – E mondatok alapján úgy értelmezhető, mintha az összes ezzel a fejezettel kapcsolatos terepmunka, terepi kísérlet, valamint „a vízibogarak és vízipoloskák migrációs viselkedését” bemutató rész egy másik MTA értekezésben már szerepelt volna, ami ebben a formában egyáltalán nem állja meg a helyét. A szétterjedés vizsgálata során 2000-ben és 2005-ben terepi monitorozást valósítottunk meg 18, illetve 32 terepnappal (heti gyakorisággal), a kora tavasziak kivételével minden terepnap 24 órát fedett le, amelyek során óránkénti bontásban regisztráltuk a modellfelszínre érkező rovarokat (összességében közel 50 000 példányt). Ezekből a monitorozó vizsgálatokból születtek meg a napszakos és évszakos repülési mintázatokat leíró munkáink (pl. Csabai et al. 2006, 2012, Boda és Csabai 2009, 2013). Ezek az eredmények csak és kizárólag jelen MTA értekezésben szerepelnek alapvető közleményként. További apróbb terepi kísérletek sorában 2011-ben végeztünk három egymást követő napon egy 3×3 órás terepi választásos kísérletet a fototaxis és a polarotaxis interakciójának vizsgálatára, amelyből egy megjelent cikk (Boda et al. 2014), ahogy a bevezetőben is jeleztem, valóban szerepelt Kriska György MTA doktori értekezésében. Történt mindez teljes jóváhagyással, hiszen egymástól könnyedén és egyértelműen elkülöníthető módon a polarizációs méréseket ők, míg a rovarokkal kapcsolatos terepi vizsgálatokat és kiértékelést mi végeztük. Vagyis nem egyetlen vizsgálat, hanem két, teljes vegetációs periódusra kiterjedő, hosszú monitorozó jellegű, és több rövidebb terepi kísérlet zajlott azonos modellfelületek alkalmazásával, amiből azonban csak az utolsók egyike volt érintett másik értekezésben. Az azonban igaz, és külön köszönöm bírálómnak ennek kiemelését, hogy a vizsgálatsorozatunk számos további hazai és nemzetközi kutatás kiindulópontja lett.

Teljesen egyetértek bírálóm véleményével, miszerint a diszperziós viselkedést és az arra ható tényezőket rendszerező keretrendszer mechanisztikusnak, közlekedési táblákhoz hasonlóan értelmezhetőnek tartja és hiányolja belőle a dinamikát megadó összekapcsolásokat. A későbbiekre nézve, mintegy a fejlesztés irányát kijelölve ez utóbbi véleményt mindenképpen jogosnak és megfontolandónak tartom, ugyanakkor jelen helyzetben a mechanisztikus, döntéshozási útmutató jelleget – egyelőre – megfelelőnek és elegendőnek tartom a jelenlegi ismereteink rendszerezésére. A keretrendszer egyértelműen heurisztikus, gondolkodást strukturáló modellnek szántuk, nem pedig prediktív modellnek, bár ilyen jellegű felhasználása sem kizárható a későbbiekben a javasolt továbbfejlesztéssel. Bár a keretrendszerünk több részlete jól kutatott és ily módon a részletek tekintetében is megfelelően megalapozott, ugyanakkor úgy vélem a megalkotott rendszernek számos olyan eleme is van, amely még nem kellően ismert. A jól ismertek közé sorolható pl. a képesség szűrők vagy az időzítő szűrők jelentős része, vagy éppen a szaporodási repülés (breeding flight) kiváltó ingerei, illetve a polarotaxis és az ökológiai fényszennyezés szerepe a tájékozódásban. Ugyanakkor nagyon

keveset tudunk pl. a kikényszerített repülést (enforced flight) kiváltó ingerek konkrét hatásáról, a szárnyrakelés konkrét folyamatáról és az időjárás erre vonatkozó pontos szabályozó szerepéről, míg a tájékozódási szűrők közül számos (pl. szél iránya, geo- és elektromágneses ingerek, szag- és ízingerek, feromonok, kairomonok) esetében csak egyéb rovarokról rendelkezésre álló szórványos információkból indulhatunk ki. Mindezek további kutatása, szerepük részletesebb feltárása, vagy akár további, eddig nem ismert tényezők képbe kerülése olyan hatású lehet, amelyek akár a teljes dinamika újragondolására készíthetnének. Mindezek alapján nem voltam elég bátor ahhoz, hogy ezen az úton is elinduljak, első körben megelégedtem a fejlesztés lehetőségét magába foglaló keretrendszer megalkotásával, valamint a figyem kevésbé ismert tényezőkre irányításával.

A diszperzió fejezet esetében bírálóm kifogásolja, hogy miért jelentettem ki kategorikusan, hogy a szétterjedés közösségökológiai és evolúciobiológiai vonatkozásaira nem fokok kitérni, miközben ez egy érdekes és szükséges vetülete lett volna a témakör kibontásának. A hivatkozott kijelentéshez indoklást adott helyen valóban nem fűztem (így utólag úgy tűnik, hogy indokolt lett volna), de a bevezetésben egy félmondat erejéig említést tettem róla (8 oldal, 2 bekezdés). A diszperzió kutatása sok évtizedig a forró pontja volt a terjedésökológiának (pl. Asplen 2018, Clobert et al. 2012) és a közösségökológia középpontjában van mind a mai napig, lévén a (meta)közösségek szerveződésének időbeli alakulásának egyik, ha nem a legmeghatározóbb folyamata (pl. Leibold and Chase 2018, Tonkin et al. 2018, Bonte et al. 2024). Nem túlzás továbbá azt állítani, hogy szakcikkek tízezrei foglalkoznak azzal, hogy a diszperzió „eredménye” hogyan határozza meg a közösségszerkezet alakulását akár egy adott élőhelyen, akár a metaközösségek vonatkozásában. Jelen munka keretei között semmiképpen nem akartam közösségszerkezeti fejtegetésekbe bocsátkozni, mert az teljesen más irányba vitte volna a tárgyalást, mint amit az eredeti szándékom kijelölt. Mármost abban az esetben, ha ezt kellő részletességgel és alaposággal dolgozom ki. A közösségökológia témakörében annak nagyon extenzív jellege és erősen kutatott mivolta miatt semmi eddig el nem mondottat nem tudtam volna hozzátenni a tudásunkhoz, lévén, hogy ilyen irányú vizsgálatokat én nem folytattam. Ugyanakkor azt sem vállaltam fel, hogy egy ilyen részletes elemzést igénylő témáról, akár csak vázlatosan is, rövid irodalmi áttekintést adjak. Ha ezt teszem, jogosan érezhette volna a hozzáértő olvasó a felületességet vagy éppen a kontextus megszakadását. A diszperzió eredményének közösségökológiai vonatkozásaival ellentétben, részben módszertani nehézségek, részben a korábbi információk hiánya miatt nagyon keveset tudunk azonban arról, hogy konkrétan a fent említett „diszperzió eredménye”, vagyis az, hogy milyen és mennyi egyed érkezik meg és csatlakozik a helyi közösséghez milyen hatások befolyása alatt jön létre. Hogy miként, milyen hatások eredőjeként jön létre maga a szárnyrakelés vagy éppen az új élőhelyre találás, valamint mi történik pontosan a kettő között, mely egyedek jutnak el a célig és melyek nem. Erre dolgoztuk ki a valóban és szándékosan mechanisztikus keretrendszert, amelyet azon a kijelentésen túl, hogy e folyamatok összessége határozza meg a majdani az új közösségbe beérkező egyedek minőségi és mennyiségi összetételét, valóban nem kötöttem össze mélyebb közösségökológia vonatkozásokkal és esetleges evolúciós következményekkel, mert a jelenleg a rendelkezésemre álló ismeretek és a fent említett korlátok miatt erre nem vállalkozhattam. Ennek ellenére úgy vélem, hogy a keretrendszer egy stabil elméleti alapot nyújthat minden olyan további vizsgálat számára, amely empirikus úton keres majd kapcsolatot a diszperziós repülést befolyásoló tényezők és a

(meta)közösségek szerveződése között. Ugyan a 3.5. ábrán valóban megjelenik az evolúciós háttér, utalva arra, hogy az egyes repülést befolyásoló tényezőkre adott belső reakciók szükségszerűen legalább részben evolúciós eredetűek, de a másik irány, miszerint, hogy a repülési viselkedés alakulása és mindennek a közösség alakulásán keresztül kifejtett következményei miként befolyásolják kisebb vagy nagyobb időskálán az evolúciós irányokat, alapos feldolgozás esetén jó eséllyel egy másik MTA doktori értekezést kitöltő és kifejezetten izgalmas kérdéseket feszegető anyag lehetne.

88.oldal 1.bekezdés - „Ahogy az 1.5 fejezetben utaltunk rá, minden további módszertani, technikai, értékelési információ és a részletes további eredmények a disszertáció e fejezetének gerincét alkotó közleményeinkben (Boda és Csabai 2009b, 2013, Boda et al. 2014, Csabai et al. 2006, 2012), esetlegesen a további, a témával kapcsolatos közleményeinkben (Boda és Csabai 2006, 2009a, Boda et al. 2003, Csabai és Boda 2005a, 2005b, Csabai et al. 2003, 2004, 2005b, Kriska et al. 2006a, 2006b, Horváth és Csabai 2014) és a témából született doktori értekezésben (Boda 2010) kimerítő részletességgel megtalálhatók. Ehelyütt a folytatásban csak a legfontosabb eredményeket mutatjuk be, egységes keretbe foglalva, majd erre ráépítve a publikált formában még nem közreadott, a vízirovarok diszperziós repülésének minden elemét magába foglaló egységes keretrendszer.” - A jelölt kiemeli, hogy csak a fontosabb eredményeket mutatja be a módszerek megtalálhatóak a hivatkozott 17 publikációban és egy doktori értekezésben, azonban, érdemes lenne az olvasónak megadni egy vázlatos de kerek egész a mintavétel mellett az adatelemzésekre, a módszerek megválasztásának indoklására röviden kitérő leírást adni a mi közvetlenül segíti a bemutatott eredmények értékelését. Enélkül sokszor találgat tapogatózik az olvasó és az eredményekből kell utólagosan visszafejteni a módszerek legitimitációját, az elemzések mikéntjét.

Fentiekben bírálóm ismét hiányolja a módszertani részletek megadását. Erre válaszként ismét az értekezés szerkezetét és terjedelmi vonatkozásait tudom érvként említeni. Az értekezés terjedelme így is 200 oldal, a törzsszöveg 150 oldal. A módszertani alfejezetek hosszát és részletességét próbáltam ahhoz is igazítani, hogy az adott fejezetek tartalmában, hivatkozott elemzések vonatkozásában hogyan viszonyulnak egymáshoz. Ennek megfelelően a diszperzió fejezetben kevesebb, míg a rákövetkező fejezetben több elemzéssel kapcsolatos részletet ismertetek. Amennyiben ragaszkodom eredeti szándékomhoz, és a lehető legolvasmányosabb, review formájú értekezést adok közre, akkor logikus lépésnek tűnik a módszertani elemek rövid összefoglalása. Természetesen minden olvasó más és más részeket tart kiemelten fontosnak, az írás során átolvastattam kollégáimmal az anyagot és ők nem hiányolták az ennél részletesebb módszertani leírásokat. Elismerem, hogy a statisztikai módszerek többször csak említés szintjén jelennek meg a munkában, sok esetben csak az „ezt és ezt használtuk”, illetve a „szignifikáns különbségeket kaptunk” szintjén, ami nyilván egy első fajú publikáció esetében nem lenne elfogadható. Mivel hivatkozott cikkeinkben ezek rendre megtalálhatók, ismételten egyetértve bírálóm véleményével, ha valaki ezek után érdeklődik, akkor sajnos több munkával kell visszakeresnie ezeket a szakcikkekből, mintha egyszerűen itt elolvashatná, ugyanakkor bízom abban, hogy az ilyen érdeklődésű olvasók ezt meg is fogják tenni.

#### 4.) Életmenet fejezet

Köszönöm bírálóm elismerő szavait a fejezet szerkezeti egysége és megfelelő részletessége kapcsán. Mivel a fejezet kiemelten sok elemzés eredményeit ismerteti, itt a módszertani rész is részletesebben lett megadva, mint az előző fejezet esetében.

126. oldal, 4.6.ábra - az klaszter analízis jól mutatja, hogy az I. és II. valamint a III. és IV lárvastádiumok alkotnak egy-egy kládot, a lárvastádiumok átlagos havi denzitása alapján. Ez a viszonyrendszer állandónak tekinthető időben vagy vannak olyan évek amikor ez nem ennyire egységes?

A 4.6. ábra esetében a római számok nem az egyes lárvastádiumokat jelentik, hanem egy általunk bevezetett jelölésként az egymás mellé rendeződő mintavételi helyek csoportjainak megjelölésére szolgál, hogy a szövegben egyszerűen hivatkozassunk ezekre (4.3.1. fejezetben végig). A lárvastádiumok jelölése az értekezésben végig következetesen F, F-1, F-2, F-3 és E, a „végső” (final) stádiumtól visszszámolva az „korai” (early) stádiumokig.

130 oldal, 4.1. táblázat - ez a táblázat alapadatokat és azok leíró statisztikáit tartalmazza, viszont nagy terjedelmű, közel két oldalt fog át. Valamint az abban foglalt, főként a lokális környezeti paraméterek rövid neveinek magyarázata nem kerül bemutatásra vagy csoportokba foglalásra nem specialista olvasók számára, így ha az olvasó nem a szűk szakterületről jön, akkor a hivatkozott saját publikációkat is át kell nézni, hogy az eredmények interpretációja érthető legyen. Mindemellett esetleg érdemes lett volna ezt a függelékbe tenni és más olyan ábrát/táblázatot behozni ami közvetlenül segíti az eredmények interpretációját.

Egyetértek az itt megfogalmazott kritikával, a hidrobiológus olvasók számára a mikroélőhelyek elnevezései nyilvánvalók és jól ismertek, de elismerem, hogy egy nem szakterületi olvasó számára nem egyértelműek. A táblázat eredetileg a függelékben volt, de mivel ez lett volna az egyetlen függelékbe kerülő elem, így végül a törzsszövegbe emelése mellett döntöttem.

133. oldal 2 bekezdés, 6. sor - a mikroélőhelyek Simpson diverzitása negatívan hat a lárvák egyedszámára. A mikroélőhely diverzitási indexhez mely paraméterek kerültek felhasználásra a 4.1 táblázat 1. része alapján?

A mikroélőhelyek diverzitását az adott élőhelyen azt aljzatot alkotó egyes mikroélőhely-típusok aktuális részesezésének felhasználásával számítottuk. A 4.1. táblázatban az 1. Medermorfológiai jellemzők blokkból a hydropetric típustól a xylal aljzattípusig.

5. 134. oldal, 4.10 ábra az „A” ábrapanel angol nyelvű illetve keveredik rajta az angol szaknyelvi kifejezések, a 4.1 táblázatban használt élőhelyi változókkal, ezt érdemes lett volna egységesíteni.

6. 138. oldal, 4.11 ábra - az ábra tengelyek a jelen formában olvashatatlanok, itt érdemes lett volna döntést hozni, hogy kell-e minden részábrapanel vagy darabolni az ábrát lárvastádiumonként az olvashatóságot szem előtt tartva.

7. 145. oldal, 4.11 ábra - az ábra nehezen olvasható, mind a tengelyek, mind pedig az átlagot illetően.

8 147. oldal 4.18 ábra, 150. oldal, 4.20 ábra – mindkét ábra esetén a Y, tengely tartománya úgy lett beállítva, hogy a dobozdiagramok vagy boxplot-ok, illetve a 4.20 ábra esetén az un. hegedű diagramok vagy Violin plot-ok egy része nem látható. A 4.18 ábra esetében a viszkerszek

(whiskers) esetén az „átlag szórása” van feltüntetve az ábraalírásban, holott az ábra a klasszikus Student-féle boxplot ábrát használja, ahol a medián interkvartilis terjedelem, minimum és maximum és a kiugró értékek vannak feltüntetve. Azt hiszem itt egy gépelési hibáról lehet szó. A 4.20 ábra esetén az ábraalírás nem magyarázza a diagramon feltüntetett mérőszámokat.

A fenti megjegyzések az ábrákkal, azok nyelvezetével, szerkesztésével kapcsolatosak, ezeket a válaszom elején hosszabban tárgyaltam, az ott nem említett esetek vonatkozásában egy kivétellel teljességgel elfogadom a bíráló kritikáit. A 4.18 ábra esetében valóban elírásról van szó. A nem teljesen látható doboz- és hegedűdiagram ábrák esetében az anomáliát a tengelyek 0 értékre állítása okozza, amely annyiban indokolt lehetne, hogy az ábrázolt jellemzők nem vehetnek fel 0-nál kisebb értéket. Ugyanakkor a számított statisztikák helyesebb megjelenítése miatt valószínű érdemesebb lett volna igazítani. A 4.20. ábrán a leásás mélysége (cm) van az y tengelyen, az x tengely egységei pedig az ábrafeliratban megadott és magyarázott B, S, F, C betűkombinációk által jelzett egységek, így itt hibát nem vélek felfedezni.

152.oldal, 4.6 konklúziók - a dolgozat korábbi fejezeteihez hasonlóan itt is egy rövid összefoglalást kapunk, pedig jóval több potenciál van a fejezetben. Például a Balkáni hegyi szitakötő lehetne-e a domb és hegyvidéki területek kis- és közepes vízfolyásainak természetességi állapotát jelző ún. esernyőfaja? Ilyen és ehhez hasonló „kikacsintásokkal” lehetne szerkezetileg még jobbra tenni az amúgy is remek doktori művet.

A konklúzió fejezet itt is igazodik a többi fejezethez terjedelemben, leginkább egy rövid „take home message” jelleget ölt, valamint a korábban elmondottak itt is igazak. A balkáni hegyi szitakötő esetében az esernyőfaj státusz elsőre logikusnak tűnhet, hiszen általában az adott közösségekben csúcsragadozó szerepét tölti be, minden korábbi irodalom a patakok oxigénviszonyaira érzékeny, a szennyezéseket, kiszáradást nem toleráló fajként írja le, amelynek még hosszú fejlődési ideje is a kitettséget, ennek kapcsán potenciálisan kiváló, vagy legalábbis annak tűnő jelzőfaj szerepét erősíti. Ugyanakkor minél többet tudtunk meg a fajról, annál jobban erősödött bennünk a gondolat, miszerint mindezek csak egy régóta regnáló mítosz részei. A klímaváltozás és a kiszáradások előretörésével nemhogy megritkultak volna állományai, hanem úgy tűnik, hogy mind mikro-, mind makroléptékben előnybe kerül, elterjedési területét észak felé egyre növeli, a korábbi lelőhelyei közelében is újabb és újabb szakaszokat népesít be. A Mecsekben és a Zselicben szinte már „közönségesnek” tekinthető, ami – sajnos be kell valljuk – nem az élőhelyi minőségének javulása miatt van. Kísérleteink és megfigyeléseink alapján a kiszáradást is tolerálja bizonyos mértékben, ami egy balkáni elterjedésközpontú fajtól nem idegen, továbbá a vízminőség változására és az oldott oxigén koncentrációjára sem olyan érzékeny, mint korábban az irodalom alapján gondoltuk. Az erősen módosított és szennyezett városi szakaszokon is megjelenik, és kvázi képes egy pohár vízben is kifejlődni, ha táplálékhoz jut (saját publikálatlan eredmények). Valószínűleg korábbi ritkaságát és szinte kizárólagos felső szakasz jellegű előfordulását az okozta, hogy az alsóbb szakaszokon kompetíciós hátrányba kerülhetett. Úgy tűnik, ez az utóbbi időszakban megváltozott, a legújabb modellek alapján egyértelműen expanzióban van (Fekete et al. 2023) és köszöni szépen, jól érzi magát. Amit viszont úgy tűnik, hogy valóban nem tolerál, az az erdőborítás csökkenése (Fekete et al. 2025), különösen a kiszáradással kombinálva ez negatívan rá és

limitáló faktorként jelentkezhet. Összegezve, nem tartom megfelelő esernyőfajnak a patakjaink és közösségeik állapotának jelzésére.

#### **A bíráló kérdéseire adott válaszaim:**

1. A páneurópai vízibogár és vízipoloskák taxonómiai revíziója szinte adja a kérdést, hogy vannak -e olyan taxonok, fajok génuszok, ami természetvédelmi szempontól fontosak lehetnek, azaz jól karakterizálják egy adott vizes élőhely jó természetességi állapotát. Az ilyen fajok a természetvédelmi biológia ún. esernyőfajoknak nevezi. Lát-e lehetőséget arra, hogy ilyen esernyőfajok kijelölése történjen meg eredményei alapján?

Páneurópai szinten nagyon nehéz ezt a kérdést megítélni. Ahhoz nem rendelkezem személy szerint elegendő információval és adattal más biogeográfiai régiókból, hogy erre teljesen adekvát választ adhassak. Természetesen elképzeléseim vannak európai szinten is, amelyeket spekulációs jelleggel itt is említhetek. Összességében, a saját csoportjaim esetében, bizonyítottabbnak látom azt, hogy egy közösség/élőlényegyüttes szerkezete és annak változásai jelzik leginkább egy élőhely természetességi vagy ökológiai állapotának alakulását. Ez az általános környezetminősítési gyakorlatban is egyre inkább teret nyer, gondoljunk csak például az EU Vízkereitirányelv végrehajtása kapcsán a Vízyűjtőgazdálkodási tervekben foglalt biológiai monitorozási módszertanok alapjául szolgáló „referenciaközösség” fogalomra. Azt is elfogadom természetesen, hogy anyagi, technikai, személyi, szakértelembeli hiánytényezők miatt nem lehetséges minden esetben a teljes közösség vagy akár csak egy részének felmérése és értékelése. Azonban ebben az esetben is inkább bizonyos fajkombinációk, ha úgy tetszik karakterfajok együttes megléte az, ami számomra biztosabb alapot nyújtana egy ilyen értékelés kimunkálására. Mind a kisvízfolyások felső szakaszai, mind a lápok, az alföldi mocsarak vagy akár a szikes tavak esetében összeállítható egy-egy olyan fajkombináció, amely abban az esetben van jelen együttesen e vízterekben, ha azok állapota megfelelőnek tekinthető. Ez esetben a teljes közösségszerkezet is nagy valószínűséggel hozza azt a képet, amit egy ilyen élőhelyről elvárunk, vagyis ezek a fajkombinációk tekinthetők egyfajta „esernyőfaj” („esernyőegyüttes”?) jellegűnek. Mindezt egy-egy faj esetében sem európai szinten, sem Magyarország vízi és vizes élőhelyei vonatkozásában nem igazán tudom elképzelni. A már említett széles tavicsíkbogár, valamint a nagy és a négyűpű karmosbogár kapcsán szokták az esernyőfaj fogalmat említeni, de jelenlegi ismereteink alapján ez is inkább vágyálom, mint valóság. A széles tavicsíkbogár esetében Hollandiában részletesen kutatták (Cuppen et al. 2006, Koese és Cuppen 2006, Sierdsema és Cuppen 2006) az előfordulásában szerepet játszó környezeti tényezőket. Ott az élőhely bizonyos jellemzői (pl. sótartalom, vízmélység, üledékvastagság), illetve bizonyos növényfajok együttes előfordulásai valamilyen mértékben előre jelezték a faj megjelenését bizonyos élőhelyeken, amely valamilyen szinten az élőhelyek állapotával is összefüggést mutatott, de az összefüggés messze nem determinisztikus. Ettől teljesen eltérő, más növényzeti borítással és élőhelyparaméterekkel összefüggő igényeket tártak fel Csehországban (Kolar és Boukal 2020) vagy éppen Horvátországban (Turić et al. 2017), amely sok esetben nem az élőhelyek és közösségeik minőségével, hanem más kényszerfeltételekkel magyarázható. Egy összeurópai kutatás éppen most indult az egyes populációi és azok élőhelyinek pontosabb feltárására, de úgy tűnik, hogy mindenhol olyan élőhelytípusban fordul elő leginkább, ahol legkönnyebben el tudja kerülni a kompetíciót és nyílik számára egy könnyebben elfoglalható niche. Ez nálunk és

Horvátországban a folyók hullámtéri vizeitereiben adott (más bogarak nehezebben viselik a nagymértékű vízszintingadozást), míg Csehországban bizonyos kavicsbánya és halastavak, Hollandiában pedig felhagyott csatornák felelnek meg neki leginkább, ugyanakkor egyik esetben sem az adott típusok kiváló minőségű élőhelyeit sajátítja ki. Az igazi specialista vízibogár fajaink sokszor annyira ritkák, hogy a rájuk jellemző élőhelyeiken is csak szórványosan kerülnek elő és nem az élőhelyek állapota által meghatározott mintázatban. A legtöbb fajunk pedig, részben röpképességénél fogva szélesebb körben tud alkalmazkodni egy élőhelyspektrumon belül fellelhető különböző vízi élőhelyekhez, vagy éppen alig vagy egyáltalán nem érzékeny a jellemző élőhelyének azon klasszikus minőségi paramétereire, ami a többi makrogerinctelen szervezet előfordulását nagyban megszabja.

Természetesen a fentiek ellenére számos olyan fajt tudunk említeni a vízibogárfaunából, amelyek természetvédelmi és általában egyben filogenetikai és biogeográfiai szempontból is fontosak és figyelmet érdemlőek. Gondoljunk csak a mediterrán területek, különösképpen a Görög szigetvilág, Ciprus vagy éppen az Ibériai félsziget faunájára. Utóbbi esetében a fajok közel egyötöde endemikus, legtöbbször csak igen korlátozott előfordulású. Néhány génusz kifejezetten hiperdiverz a Földközi tenger vidékén, számos nagyon korlátozott elterjedésű fajjal vagy alfajjal [pl. *Deronectes*, *Nebrioporus*, *Scarodytes*, *Enochrus* (Fery és Hosseinie 1998, Fery és Ribeira 2018, Toledo 2009, Fery és Štastný 2007, Schödl 1998, Arribas et al. 2013)], míg más génuszok éppen a boreális régióban mutatnak erőteljesebb fajgazdagságot, számos ritka és kevésbé ismert fajjal [*Agabus*, *Ilybius*, *Hydroporus* (Fery és Nilsson 1993; Nilsson és Holmen 1987; Nilsson és Petrov 2005)]. A különleges élőhelyek faunája mindig kifejezett értékkel bír, a vízibogarak között talán a legérdekesebbek a stygobiont, barlangi, földalatti élőhelyekhez alkalmazkodott különleges fajok (*Sieltitia avenionensis* Guignot, 1925; *S. balsetensis* Abeille de Perrin, 1904; *Etruscodytes nethuns* Mazza, Cianferoni et Rocchi, 2013; *Iberoporus cermenius* Castro et Delgado 2001; *I. pluto* Ribera et Reboleira, 2019). Az IUCN globális vöröslistáján az európai faunából a Kritikusan veszélyeztetett, veszélyeztetett és sérülékeny kategóriákban 17 csíkbogárfajt soroltak (a többi család nem került értékelésre, pedig számos fajuk helyet kaphatna a listán), a nemzeti vöröslistákon, ahol ez elkészült a teljes vízibogárfaunára, sokkal több fajt találunk: Írországból 41 (Foster et al. 2009), Ausztriából 52 (Jäch 1994, Zulka 2005) Németországból 98 (Spitzenberg et al. 2016), Csehországból 110 (Boukal et al. 2007), Lengyelországból 21 faj (Pawlowski et al. 2002), Szlovákiából 60 faj (Holecová és Franc 2001) került fel a listára a fent említett veszélyeztetettségi kategóriákban. A Magyarország vonatkozásában publikált vöröslisták ebből a szempontból nem tekinthetők mérvadónak, miközben ugyancsak időszerű lenne az összeállításuk. A vízi makrogerinctelenek esetében szakspecialisták által készített aktuális vörös lista csak a szitakötőkről létezik (Kovács et al. 2017). A Natura 2000 jelölőfajok között két csíkbogarat találunk, a már többször említett Széles tavicsíkbogarat és az Óriás csíkbogarat (*Dytiscus latissimus* Linnaeus, 1758).

2. A hiány analízis eredményei alapján jól láthatóak, hogy az elterjedési területek feltételezhető gócpontjai/refúgiumai. Mivel ezek komplex több évig tartó vizsgálatok, ezek eredményeit hogyan befolyásolják az adott helyen élő vízi rovar közösségekre ható szezonális hatások, amelyek a fajcikserélődésben, rang-dominancia struktúra változásokban ölthet testet. Kell-e a módszert validálni ismétléses mintavétellel?

Az igazat megvallva, nem pontosan értem bírálóm itt mire gondolt. A kérdés fontos szempontokra utal a hosszú távú, közösségökológiai vizsgálatok értelmezése kapcsán, ugyanakkor az értekezésben bemutatott hiányanalízis módszertani értelemben nem az élőhelyekhez kötődő, lokális vízirovar-közösségek feltártságát vagy teljességét értékelte, hanem kifejezetten a DNS-vonalkód referenciaadatbázisok (BOLD és közvetve a GenBank) taxonómiai és földrajzi lefedettségét. Az elemzés során a referenciaadatbázisokban elérhető szekvenciaadatokat az egyes országokra és régiókra összeállított fajlistákkal vetettük össze, és ennek alapján számoltuk ki a vonalkódolási lefedettség százalékos értékeit. A térképeken megjelenő „hiánygócok” és a relatíve jobban lefedett területek ezért nem ökológiai értelemben vett diverzitási gócpontok vagy refúgiumok, hanem a genetikai referenciaadatok elérhetőségének mintázatai, amelyeket alapvetően a kutatási intenzitás, a szekvenálási kapacitások földrajzi eloszlása és az egyes országok eltérő vonalkódolási aktivitása határoz meg.

Az egyes területeken megfigyelhető fajszámbeli „kiugrások”, illetve nagy fajszerű régiók természetesen bizonyos értelemben értelmezhetők potenciális faunisztikai gócpontokként, azonban ezek kizárólag fajelőfordulási adatokon alapulnak. Mennyiségi viszonyok, dominancia-struktúrák, fajkicserélődési folyamatok és időbeli diverzitásmintázatok hiányában ezek a mintázatok nem tekinthetők ökológiai értelemben vett közösségdinamikai gócpontoknak vagy refúgiumoknak, és nem alkalmasak az élőhelyek funkcionális vagy közösség szerkezeti jelentőségének értékelésére. Ebből következően a vízirovar-közösségeket érő szezonális hatások, mint a fajkicserélődés, a rang–dominancia struktúra időbeli változásai vagy a fenológiai mintázatok érdemben befolyásolhatják egy adott élőhely rövid távú faunisztikai képét, azonban a DNS-vonalkód referenciaadatbázisok lefedettségének értékelése szempontjából másodlagos jelentőségűek. A hiányanalízis alapegysége nem a lokális közösség, hanem az adott faj(ok) genetikai azonosíthatóságát biztosító referenciaadat megléte vagy hiánya, függetlenül attól, hogy az adott faj mely élőhelyen, milyen gyakorisággal és milyen szezonális dinamikával fordul elő. Ennek megfelelően a módszer klasszikus értelemben vett validálása ismétléses, szezonálisan rétegzett terepi mintavételekkel ebben az esetben nem indokolt és nem is releváns. A hiányanalízis robusztusságát sokkal inkább az határozza meg, hogy a felhasznált fajlisták taxonómiailag mennyire naprakészek, a referenciaadatbázisokból lekérdezett szekvenciaadatok mennyire pontosan vannak az egyes taxonokhoz rendelve, illetve hogy az elemzés térbeli aggregációs szintje (ország, régió, biogeográfiai egység) mennyire indokolt a vizsgálat céljaihoz igazítva, ahogy ezekről részben az értekezésben is írtam.

3. A (sziget) biogeográfia egyik klasszikus hipotézise, a sziget faunájára és a kontinensről való távolság, erősen hat az adott szigetet kolonizálni képes állatfajokra. A 2. fejezetben bemutatott földközi tengeri szigetfauna kutatásokban szinte adja magát a kérdés, hogy a szigetek kontinensről való távolsága hogyan hathat a szigetek vizes élőhelyeinek vízbogár és vízpoloska faunájának összetételére, például az ún. idioszinkratikus fajok arányára, a rovarközösségek egymás ágyazottságára?

A kontinens sziget távolság valóban erős biogeográfiai prediktor lehet, amely a kolonizációs rátán, a fajgazdagságon, valamint az idioszinkratikus fajok arányán és a közösségek egymásba ágyazottságán keresztül is érvényesülhet. A 2. fejezetben bemutatott földközi-tengeri faunisztikai vizsgálatok esetében ugyanakkor a mintavételi elrendezés jellegéből

adódóan ezeknek az összefüggéseknek a formális tesztelésére nem volt lehetőség. Egy kivétellel szigetenként csak egyetlen alkalommal vettünk mintákat, amely alkalmak ráadásul egy majd 20 éves időtávot ölelnek fel, ezért csak nagyon óvatosan vetnék fel ilyen jellegű hipotéziseket. Amennyiben feltételeznénk azt a nagyon kevés valószínű esetet, hogy a szigetek ezen idő alatt semmilyen változás nem történt, vagyis a 2007-es mintavételeink összevethetők egy másik szigeten történt 2024-es mintavételeinkkel, és azt is, hogy biogeográfiai következtetések levonására alkalmas elrendezésben és gyakorisággal térképeztük fel a szigetek faunáját, akkor az alábbiakat biztosan elmondhatjuk. Ciprus esetében a messinai esemény kapcsán a Levante régióval kialakuló szárazföldi kapcsolat erősen rányomja a bélyegét a sziget faunájára, és ezt a nagyobb kontinens sziget távolságok miatt a jelenleg közelebb eső szárazföldek nem voltak képesek nagy mértékben kompenzálni. Azaz Ciprus faunája dominánsan még mindig inkább levantei elemeket tartalmaz és a sokkal közelebb lévő anatóliai hatás nem érvényesül, amely viszont erőteljesen megjelenik pl. Rodosz faunájában. Kréta egy endemizmusokkal teli, nagy mértékben önálló, a vizsgált szigetekkel és a szárazfölddel szinte semmilyen vagy gyenge kapcsolatot mutató faunával bír, míg Málta az Appenini-félszigethez esik ugyan közelebb jelenleg, de lemeztektonikai eredeti folytán Szicília déli részével együtt egyértelműen az afrikai-lemez és ennek kapcsán az észak-afrikai fauna hatása erős a sziget faunájában, miközben az európai kontinens hatása alig érezhető. A jón szigetek ebből a szempontból az elvártnak megfelelően szerepeltek, a szárazföld közelsége itt egyértelműen meghatározza faunájukat, az itteni fajok a közeli kontinens faunájának egy subset-jeként értelmezhetők, amelyben kis mértékben ugyan, de megjelennek az endemizmusok is, főképpen a redukált terjedőképességű csoportokban.

Összességében tehát a kontinens–sziget távolság és a paleogeográfiai előzmények a vizsgált szigeteknél jól felismerhető, kvalitatív biogeográfiai mintázatokban tükröződnek, azonban az idioszinkratikus fajok arányára és a közösségek egymásba ágyazottságára vonatkozó hipotézisek szisztematikus tesztelése csak ismételt, szezonálisan és több éven át végzett standardizált mintavételekkel lenne módszertanilag megalapozott.

## Hivatkozott irodalom

- Andersen NM 1995: Infraorder Gerromorpha Popov, 1971 - semiaquatic bugs. pp. 77–114. In: Aukema B, Rieger C (eds): Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam
- Arribas P, Andújar C, Sánchez-Fernández D, Abellán P, Millán A 2013: Integrative taxonomy and conservation of cryptic beetles in the Mediterranean region (Hydrophilidae). *Zoologica Scripta* 42: 182–200. DOI: [10.1111/zsc.12000](https://doi.org/10.1111/zsc.12000)
- Asplen MK 2018: Dispersal strategies in terrestrial insects. *Current Opinion in Insect Science* 27: 16–20, DOI: [10.1016/j.cois.2018.01.009](https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.01.009)
- Aukema B, Rieger C, Rabitsch W 2013: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Volume 6, Supplement. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam
- Boda P, Csabai Z 2009: Seasonal and diel dispersal activity characteristics of *Sigara lateralis* (Leach, 1817) (Heteroptera: Corixidae) with special emphasis of the possible environmental factors and breeding state. *Aquatic Insects* 31(4): 301–314, DOI: [10.1080/01650420903110519](https://doi.org/10.1080/01650420903110519)
- Boda P, Csabai Z 2013: When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia* 703: 133–147, DOI: [10.1007/s10750-012-1350-3](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1350-3)
- Boda P, Horváth G, Kriska G, Blahó M, Csabai Z, 2014: Phototaxis and polarotaxis hand in hand: night dispersal flight of aquatic insects distracted synergistically by light intensity and reflection polarization. *Naturwissenschaften* 101(5): 385–395, DOI: [10.1007/s00114-014-1166-2](https://doi.org/10.1007/s00114-014-1166-2)

- Bonte D, Keith S, Fronhofer EA 2024: Species interactions and eco-evolutionary dynamics of dispersal: the diversity dependence of dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B: Biological Sciences* 379(1907): 20230125, DOI: [10.1098/rstb.2023.0125](https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0125)
- Boukal DS, Boukal M, Fikáček M, Hájek J, Klečka J, Skalický S, Šťastný J, Trávníček D 2007: Katalog vodních brouků České republiky / Catalogue of water beetles of the Czech Republic. *Klapalekiana* 43, Supplementum: 1–289.
- Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Landucci F, Schaminée JHJ, Acíć S, Agrillo E, Ambarlı D, Angelini P, Apostolova I, Attorre F, Berg C, Bergmeier E, Biurrun I, Botta-Dukát Z, Brisse H, Campos JA, Carlón L, Čarni A, Casella L, Csiky J, et al. 2016: European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science* 19: 173–180, DOI: [10.1111/avsc.12191](https://doi.org/10.1111/avsc.12191)
- Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds) 2012: *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford, Oxford Academic, DOI: [10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0004](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0004)
- Csabai Z (ed) 2006: A Natura 2000-es fajok monitorozása keretében, 2006-ban a széles tavicsíkbogár (*Graphoderus bilineatus*) monitorozása a Felső-Tisza két lokalitásában. HNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 21 pp.
- 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)
- Csabai Z, Kálmán Z, Szivák I, Boda P 2012: Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften* 99(9): 751–765, DOI: [10.1007/s00114-012-0957-6](https://doi.org/10.1007/s00114-012-0957-6)
- Csabai Z 2014a: Széles tavicsíkbogár – *Graphoderus bilineatus* (De Geer, 1774). In: Haraszthy L (ed): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértességi Közalapítvány, Csákvár, pp. 231–234.
- Csabai Z (ed) 2014b: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának felmérése a Kelet-Dráva (HUDD20007) NATURA 2000 területen. DDNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 34 pp.
- Csabai Z 2015a: Nagy karmosbogár – *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792). pp. 128–129. In: Deli T, Danyik T (eds): *A Körös–Maros Nemzeti Park természeti értékei II. A Körös–Maros Nemzeti Park Állatvilága – Gerinctelenek*. Körös Maros Nemzeti Park Igazgatóság, Szarvas, 544 pp.
- Csabai Z 2015b: Négypúpú karmosbogár – *Macronychus quadrituberculatus* P.J.W. Müller, 1806. pp. 130–131. In: Deli T, Danyik T (eds): *A Körös–Maros Nemzeti Park természeti értékei II. A Körös–Maros Nemzeti Park Állatvilága – Gerinctelenek*. Körös Maros Nemzeti Park Igazgatóság, Szarvas, 544 pp.
- Csabai Z (ed) 2015c: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának felmérése a Közép- és Nyugat-Dráva (HUDD20056, HUDD10002) NATURA 2000 területeken. DDNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 35 pp.
- Csabai Z (ed) 2016: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának felmérése a Béda-Karapancsa (HUDD10004) NATURA 2000 területeken. Kutatási jelentés, kézirat, Duna–Dráva Nemzeti Park Igazgatósága, Pécs, 35 pp.
- Csabai Z (ed) 2017: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának felmérése a Gemenc (HUDD10003) NATURA 2000 területen. Kutatási jelentés, kézirat, Duna–Dráva Nemzeti Park Igazgatósága, Pécs, 33 pp.
- Csabai Z, Čiamporová-Zafóvičová Z, Boda P, Čiampor F Jr 2023: 50%, not great, not terrible - Pan-European gap-analysis shows the real status of the DNA barcode reference libraries in two aquatic invertebrate groups and points the way ahead. *Science of the Total Environment* 863: 160922, DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.160922](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160922)
- Csabai Z. (ed) 2018: A széles tavicsíkbogár (*Graphoderus bilineatus*) felmérése a Bodrogközben és a Felső-Tiszán. DDNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 33 pp.
- Csabai Z. (ed) 2019a: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának ismételt felmérése a Gemenc (HUDD10003) NATURA 2000 területen. DDNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 35 pp.
- Csabai Z. (ed) 2019b: A *Graphoderus bilineatus* közösségi jelentőségű bogárfaj előfordulásának ismételt felmérése a Dráván, különös tekintettel a Kelet-Dráva (HUDD20007) NATURA 2000 területre. DDNP Igazgatóság, Kutatási jelentés, kézirat, Pécs, 36 pp.
- Cuppen J, Koese B, Sierdsema H 2006: Distribution and habitat of *Graphoderus bilineatus* in the Netherlands (Coleoptera: Dytiscidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 24:29–40
- Fekete J, De Knijf G, Dinis M, Padisák J, Boda P, Mizsei E, Várbíró G 2023: Winners and losers: *Cordulegaster* species under the pressure of climate change. *Insects* 14: 348, DOI: [10.3390/insects14040348](https://doi.org/10.3390/insects14040348)
- Fekete J, Várbíró G, Szeles J, Bozóki T, Perneckner B, Csabai Z, Boda P 2025: Prolonged flow intermittency undermines the habitat potential of forested landscapes for a stream-dwelling dragonfly. *Ecological Entomology*, 50(6), 1148–1158. DOI: [10.1111/een.70007](https://doi.org/10.1111/een.70007)
- Fery H, Hosseinie S 1998: A taxonomic revision of *Deronectes* Sharp, 1882 (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae) (part II). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien (B)* 100: 219–290.
- Fery H, Nilsson AN 1993: A revision of the *Agabus chalconatus*- and *erichsoni*-groups (Coleoptera: Dytiscidae), with a proposed phylogeny. *Entomologica Scandinavica* 24: 79–108.
- Fery H, Ribera I 2018: Phylogeny and taxonomic revision of *Deronectina* Galewski, 1994 (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae: Hydroporini). *Zootaxa* 4474(1): 1–04.

- Fery H, Šťastný J 2007: Notes on the *Scarodytes savinensis* complex with the description of two new taxa (Coleoptera: Dytiscidae). *Linzer Biologische Beiträge* 39: 877–899.
- Fikáček M 2015: Spercheidae. pp. 36–37. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Hydrophiloidea and Staphylinoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 2/1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004296855\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004296855_003)
- Fikáček M, Angus RB, Gentili E, Jia F-L, Minoshima YN, Prokin A, Przewoźny M, Ryndevich SK 2015: Helophoridae, Hydrochidae, Hydrophilidae. pp. 25–33, 35–36, 37–76. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Hydrophiloidea and Staphylinoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 2/1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004296855\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004296855_003)
- Fikáček M, Przewoźny M 2015: Georissidae. pp. 33–35. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Hydrophiloidea and Staphylinoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 2/1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004296855\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004296855_003)
- Foster GN, Nelson BH, O Connor Á 2009: Ireland Red List No. 1. Water beetles. National Parks and Wildlife Service, Department of Environment, Heritage and Local Government, Dublin, Ireland.
- Grigoropoulou A, Hamid SA, Acosta R, Akindele EO, Al-Shami SA, Altermatt F, Amatulli G, Angeler DG, Arimoro FO, Aroviita J, Astorga-Roine A, Bastos RC, Bonada N, Boukas N, Brand C, Bremerich V, Bush A, Cai Q, Callisto M, et al. 2023: The global EPTO database: Worldwide occurrences of aquatic insects. *Global Ecology and Biogeography*, 32: 642–655, DOI: [10.1111/geb.13648](https://doi.org/10.1111/geb.13648)
- Hájek J 2016: family Ptilodactylidae Laporte, 1836. pp. 621–623. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3.*, Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Hájek J 2017b: family Amphizoidae LeConte, 1853, family Hygrobiidae Régimbart, 1878, family Noteridae C.G. Thomson, 1860, family Hydroscaphidae LeConte, 1874, family Sphaeriusidae Erichson, 1845, family Dytiscidae Leach, 1815, pp. 22, 22, 844–846, 846., 846, 846–914. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition, Vol. 1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004330290\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004330290_003)
- Hájek J, Fery H 2017: family Gyrinidae Latreille, 1810. pp. 22–29. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition, Vol. 1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004330290\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004330290_003)
- Hájek J, Fery H 2022: *Catalogue of Palaearctic Gyrinidae (Coleoptera)*. Internet version 2022-01-01. Internet version 2025-01-01, <http://www.waterbeetles.eu>, accessed on 2025.02.14.
- Hernando C, Ribera I 2016: family Limnichidae Erichson, 1846. pp. 607–610. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3.*, Brill, Leiden, Boston DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Holecová M, Franc V 2001: Červený (ekozozologický) zoznam chrobákov (Coleoptera) Slovenska. (Red (ecozozological) list of beetles (Coleoptera) of Slovakia), pp. 111–128. In: Baláž D, Marhold K, Urban P (eds): *Červený zoznam rastlín a živočíchov Slovenska. (Red list of plants and animals of Slovakia)*. Ochrana Prírody, Suppl. 20: 160 pp.
- Jäch MA, Kodada J 2016: family Elmidae Curtis, 1830. pp. 591–603. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3.*, Brill, Leiden, Boston DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Jäch MA, Skale A 2015: family Hydraenidae Mulsant, 1844. pp. 130–162. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Hydrophiloidea and Staphylinoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 2/1*. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004296855\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004296855_003)
- Jäch MA 1994: Rote Liste der gefährdeten Käfer Österreichs (Coleoptera). *Grüne Reihe des Lebensministeriums* 2: 107–200.
- Kodada J, Jäch MA 2016: family Dryopidae Billberg, 1820. pp. 603–610. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3.*, Brill, Leiden, Boston DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Koese B, Cuppen JGM 2006: Sampling methods for *Graphoderus bilineatus* (Coleoptera: Dytiscidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 24:41–48
- Kolar V, Boukal DS 2020: Habitat preferences of the endangered diving beetle *Graphoderus bilineatus*: implications for conservation management. *Insect Conservation and Diversity* 13(5):480–494, DOI: [10.1111/icad.12433](https://doi.org/10.1111/icad.12433)
- Kovács T, Ambrus A, Merkl O 1999: *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792) and *Macronychus quadrituberculatus* P.W.J. Müller, 1806: new records from Hungary (Coleoptera: Elmidae). *Folia entomologica hungarica* 60: 187–194.
- Kovács T, Ambrus A, Danyik T, Olajos P 2017: Magyarország szitakötőinek Vörös Listája és faunisztikai bibliográfiája (Odonata). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 41: 25–58.
- Lee C-F 2016: family Psephenidae Lacordaire, 1854. pp. 616–621. In Löbl I, Löbl D (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3.*, Brill, Leiden, Boston DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Leibold MA, Chase JM 2018: *Metacommunity Ecology* (Vol. 59). Princeton University Press, DOI: [10.2307/j.ctt1wf4d24](https://doi.org/10.2307/j.ctt1wf4d24)

- Mascagni A 2016: family Heteroceridae MacLeay, 1825. pp. 610–616. In Löbl I, Löbl D (eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea, Revised and Updated Edition, Vol. 3., Brill, Leiden, Boston DOI: [10.1163/9789004309142\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004309142_003)
- Molnár Z, Bartha S, Seregélyes T, Illyés E, Tímár G, Horváth F, Révész A, Kun A, Botta-Dukát Z, Böllöni J, Biró M, Bodoncz L, Deák JÁ, Fogarasi P, Horváth A, Isépy I, Karas L, Kecskés F, Molnár C, Ortmann-né Ajkai A, Rév S 2007: A grid-based, satellite-image supported, multi-attributed vegetation mapping method (MÉTA). *Folia Geobotanica* 42: 225–247.
- Móra A, Boda P, Csabai Z, Cser B, Deák C, Hornyák A, Jakab T, Kálmán Z, Kecskés K, Kovács TZ, Papp L, Polyák L, Soós N 2008: A Zala és befolyói makroszkopikus gerinctelen faunája. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 123–180.
- Nilsson AN, Hájek J 2025: Catalogue of Palearctic Dytiscidae (Coleoptera). Internet version 2025-01-01, <http://www.waterbeetles.eu>, accessed on 2025.02.14.
- Nilsson AN, Holmen M 1995: The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. *Fauna Entomologica Scandinavica* 32, E. J. Brill, Leiden, New York, Köln, 192 pp.
- Nilsson AN, Petrov PN 2005: On the identity of *Agabus uliginosus* (Linnaeus, 1761), with the description of a new species of *Agabus* from Russia (Coleoptera: Dytiscidae). *Russian Entomological Journal* 14: 159–167.
- Novaković BB, Marković VM, Ilić MD, Tubić BP, Đuknić JA, Živić IM 2016: Recent records and ecological notes on the riffle beetle *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792) (Coleoptera: Elmidae) in Serbia. *Acta zoologica bulgarica* 68(2): 207–214.
- Novaković BB, Teofilova TM, Pandakov PG, Živić IM 2020: New distributional records of rare riffle beetles (Coleoptera: Elmidae) from the Balkan Peninsula. *Archives of Biological Sciences* 72(1): 129–135, DOI: [10.2298/ABS190908006N](https://doi.org/10.2298/ABS190908006N)
- Pawłowski J, Kubisz D, Mazur M 2002: Coleoptera Chrzęszcze [Coleoptera Beetles], pp. 88–110. In: Głowaciński Z (ed): Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. (Red list of threatened animals in Poland). Polska Akademia Nauk, Instytut Ochrony Przyrody, Kraków, 155 pp.
- Polhemus JT, Jansson A, Kanyukova E 1995 Infraorder Nepomorpha - water bugs. pp. 13–76. In: Aukema B, Rieger C (eds), Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam
- Preislerová Z, Jiménez-Alfaro B, Mucina L, Berg C, Bonari G, Kuzemko A, et al. 2022: Distribution maps of vegetation alliances in Europe. *Applied Vegetation Science* 25: e12642. DOI: [10.1111/avsc.12642](https://doi.org/10.1111/avsc.12642)
- Preislerová Z, Marcenò C, Loidi J, Bonari G, Borovik D, Gavilán RG, et al. 2024: Structural, ecological and biogeographical attributes of European vegetation alliances. *Applied Vegetation Science* 27: e12766. DOI: [10.1111/avsc.12766](https://doi.org/10.1111/avsc.12766)
- Przewoźny M 2022: Catalogue of Palearctic Hydrophiloidea (Coleoptera). Internet version 2022-01-01 (available from <http://www.waterbeetles.eu>, last accessed 2025-01-07)
- Schödl S 1998: Taxonomic revision of *Enochrus* (Coleoptera: Hydrophilidae) I. The *E. bicolor* species complex. *Entomological Problems* 29: 111–127.
- Sierdsema H, Cuppen JGM 2006: A predictive distribution model for *Graphoderus bilineatus* in the Netherlands (Coleoptera: Dytiscidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 24: 49–54
- Sonkoly J, Tóth E, Balogh N, Balogh L, Bartha D, et al. 2023: PADAPT 1.0—the Pannonian Dataset of Plant Traits. *Scientific Data* 10(1): 742, DOI: [10.1038/s41597-023-02619-9](https://doi.org/10.1038/s41597-023-02619-9)
- Spitzenberg D, Sondermann W, Hendrich L, Hess M, Heckes U 2016: Rote Liste und Gesamtartenliste der wasserbewohnenden Käfer (Coleoptera aquatica) Deutschlands. – In: Gruttke H, Binot-Hafke M, Balzer S, Haupt H, Hofbauer N, Ludwig G, Matzke-Hajek G, Ries M (eds): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 4: Wirbellose Tiere (Teil 2). Münster (Landwirtschaftsverlag), Naturschutz und Biologische Vielfalt 70(4): 207–246.
- Toledo M 2009: Revision in part of the genus *Nebrioporus* Régimbart, 1906, with emphasis on the *N. laeiventris*-group (Coleoptera: Dytiscidae). *Zootaxa* 2040: 1-111, DOI: [10.11646/zootaxa.2040.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.2040.1.1)
- Tonkin JD, Altermatt F, Finn D, et al. 2018: The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology* 63: 141–163, DOI: [10.1111/fwb.13037](https://doi.org/10.1111/fwb.13037)
- Turić N, Temunović M, Vignjević G, Antunović Dunić J, Merdić E 2017 A comparison of methods for sampling aquatic insects (Heteroptera and Coleoptera) of different body sizes, in different habitats using different baits. *European Journal of Entomology* 114:123–132. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.017>
- Turić N, Temunović M, Szivák I, Herczeg R, Vignjević G, Csabai Z 2021: Importance of floodplains for water beetle diversity: a crucial habitat for the endangered beetle *Graphoderus bilineatus* in Southeastern Europe. *Biodiversity and Conservation* 30: 1781–1801. DOI: [10.1007/s10531-021-02168-w](https://doi.org/10.1007/s10531-021-02168-w)
- van Vondel, B.J. 2017: family Haliplidae Aubé, 1836 pp. 838–844. In Löbl I, Löbl D (eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition, Vol. 1. Brill, Leiden, Boston, DOI: [10.1163/9789004330290\\_003](https://doi.org/10.1163/9789004330290_003)
- Welti EAR, Bowler DE, Sinclair JS *et al.* 2024: Time series of freshwater macroinvertebrate abundances and site characteristics of European streams and rivers. *Scientific data* 11: 601, DOI: [10.1038/s41597-024-03445-3](https://doi.org/10.1038/s41597-024-03445-3)

Wright CJ, Wahlberg N, Vila R, Mutanen M, Matos-Maraví P, Lucek K, Kleckova I, Dapporto L, Dincă V, et al. 2025: Project Psyche: reference genomes for all Lepidoptera in Europe. Trends in Ecology and Evolution 40(12): 1234–1250, DOI: [10.1016/j.tree.2025.10.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2025.10.007)

Zulka KP (ed) 2005: Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Checklisten, Gefährdungsanalyse, Handlungsbedarf. Part 1: Säugetiere, Vögel, Heuschrecken, Wasserkäfer, Netzflügler, Schnabelfliegen, Tagfalter (Grüne Reihe des Lebensministeriums, Vol. 14/1). Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wirtschaft, Wien, 407 pp.

Pécs, 2026. február 26.



Csabai Zoltán