

MTA doktori értekezés

**Fejezetek a vízi makrogerinctelenek életéből –
Elterjedés, szétterjedés, életmenet**

Csabai Zoltán Szabolcs



Pécsi Tudományegyetem

Természettudományi Kar

Biológiai Intézet

Hidrobiológiai Tanszék

Pécs, 2025

TARTALOM

1. Bevezetés.....	5
1.1. A krízisek kora.....	5
1.2. A vízi makrogerinctelenekről röviden.....	6
1.3. A fő kérdéskörök és célkitűzések.....	7
1.4. A disszertáció szerkezete.....	9
2. Elterjedés – a vízi makrogerinctelenek a Kárpát-medencében és azon túl, különös tekintettel a vízibogarakra.....	13
2.1. Bevezetés.....	13
2.1.1. Célkitűzések.....	18
2.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások.....	18
2.2.1. Mintavételi helyek és adatközlési pontok.....	19
2.2.2. Mintavételi módszerek.....	21
2.2.3. A vizsgált állatcsoportok.....	23
2.2.4. Morfotaxonómiai és molekuláris módszerek a fajsztípus azonosításban.....	24
2.2.5. Az irodalmi áttekintés és az adatgyűjtés módszerei.....	26
2.2.6. A DNS vonalkód lefedettség vizsgálatának módszerei.....	28
2.3. Hozzájárulások a Kárpát-medence vízi makrogerinctelen faunájának ismeretéhez.....	30
2.3.1. Faunisztikai és biogeográfiai szempontból kiemelésre érdemes fajok.....	32
2.3.2. Természetvédelmi szempontból kiemelésre érdemes fajok.....	34
2.3.3. Taxonómiai szempontból kiemelésre érdemes fajok.....	37
2.3.4. Új típusú faunisztikai adatközlések.....	40
2.4. A vízibogarak magyarországi alapvetésének aktualizálása, kutatásuk irodalmi áttekintése és a hazai trendek.....	41
2.4.1. A vízi- és vízhez kötődő bogarokról.....	42
2.4.2. Rövid történeti áttekintés és irodalmi feldolgozás.....	44
2.4.3. A hazai publikációs trendek, a cikkek és adatok számának alakulása.....	57
2.4.4. A hazai fajok számának alakulása az időben és a jelenlegi fajkészlet.....	59
2.5. Hozzájárulások egyes földközi-tengeri szigetek vízi makrogerinctelen faunájának ismeretéhez.....	63
2.5.1. Adatszámok, fajsztípusok, szekvenciák.....	63
2.5.2. Faunisztikai és biogeográfiai szempontból kiemelendő fajok.....	64
2.6. Vízibogarak és vízpoloskák DNS vonalkód lefedettsége Európában.....	68

2.6.1. Fajok, vonalkódok, lefedettség	68
2.6.2. Országokhoz rendelt vonalkódok és a vonalkódolási aktivitás Európában	70
2.6.3. Ritka fajok lefedettsége és aránya az egyes országokban	72
2.6.4. Az európai országok faunájának hasonlósága és a vonalkódforrás országok lefedő hatása	74
2.6.5. Mitől függ a lefedettség és hogyan lehet hathatósan fokozni?	77
2.6.6. Az időbeli trendek, avagy hogyan tovább?.....	79
2.6.7. Szűkítés a Pannon biogeográfiai régióra és kitekintés a teljes makrogerinctelen élőlényegyüttesre	80
2.7. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek.....	81
3. Szétterjedés – Vízipogarak és vízipoloskák diszperziós repülésének napszakos és évszakos ütemezése és az azt befolyásoló hatások megértésének egységes keretrendszere	82
3.1. Bevezetés.....	82
3.1.1. Célkitűzések.....	84
3.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások	85
3.3. Az évszakos repülési mintázatok	88
3.4. A napszakos repülési mintázatok.....	90
3.5. A diszperziós repülést befolyásoló hatótényezők új keretrendszere	93
3.5.1. A Képesség szűrők – Mi tud repülni és mi nem?	96
3.5.2. Az Aktiváló szűrők – A szárnyra kelés oka.....	97
3.5.3. Az Időzítő szűrők – Mikor érdemes és mikor lehet repülni?	101
3.5.4. A Tájékozódási szűrők – Veszélyek út közben	104
3.5.5. A Kolonizációs szűrők – Megérkeztünk. Maradunk?	111
3.6. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek.....	112
4. Életmenet – a Balkáni hegyiszitakötő életmenetének, igényeinek és túlélési stratégiáinak feltárása	114
4.1 Bevezetés.....	114
4.1.1. Célkitűzések.....	119
4.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások	119
4.3. A Balkáni hegyiszitakötő fejlődési, előfordulási és mikroélőhely-választási sajátosságai mecseki patakokban	124
4.3.1. A lárvastádiumok tér- és időbeli eloszlása	125
4.3.2. A lárvális fejlődés jellemzői	127
4.3.3. A multihabitat struktúra hatása a faj térbeli mennyiségi eloszlására	129

4.4. A Balkáni hegyiszitakötő kirepülési periódusa, kibújási viselkedése és az azt befolyásoló tényezők	139
4.4.1. A kirepülési időzítése.....	140
4.4.2. Utolsó lépések a kibújás előtt	144
4.2.3. Kirepülési aljzatválasztás	145
4.5. A Balkáni hegyiszitakötő kiszáradás-toleranciája	148
4.6. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek.....	152
5. Köszönetnyilvánítás	153
6. Felhasznált irodalom	155

1. Bevezetés

"In nature, nothing exists alone."

- Rachel Carlson -

1.1. A krízisek kora

Köztudott, hogy a biológiai sokféleségre irányuló legnagyobb fenyegetéseket az emberiség és annak fenntarthatatlan erőforráshasználata jelenti (Dudgeon et al. 2006). Ugyanakkor a biodiverzitás alapvető hatással van mindannyiunk életére az ökoszisztéma-szolgáltatások biztosításával, az ökoszisztémák működésének fenntartásával, az idegenhonos fajok inváziójának korlátozásával, valamint kiemelkedő gazdasági jelentőségével (Díaz et al. 2006). Az elmúlt évtizedekben a globális édesvízi biodiverzitás drámai csökkenésen ment keresztül (Maasri et al. 2022), és bár folyóinkban bizonyos védelmi, szabályozási, helyreállítási és vízminőségjavító törekvések hatására tapasztaltunk némi javulást, mára ez is megtorpant (Haase et al. 2023), jelenleg az édesvízi fauna negyede közvetlenül kihalással fenyegetett (Sayer et al. 2025). Ezért elengedhetetlen a kutatások és a biodiverzitás védelmére koncentráló további intézkedések fokozása annak érdekében, hogy a még fennmaradt élővilágot és annak esszenciális funkcióit – a szükséges dinamikus változás és átalakulás biztosítása mellett – megőrizhessük (Maasri et al. 2022, Lynch et al. 2023). Mindez az érintett tudományágak és megközelítési módok szorosabb együttműködésével (Darwall et al. 2018, Thackeray és Hampton 2020, Vári et al. 2022) és az alapos, minden érintettet bevonó tervezés mellett jöhet létre (Erős et al. 2023).

Megvédeni azonban csak azt lehet, amit ismerünk, magában foglalva, hogy képesek vagyunk azonosítani, továbbá ismerjük többek között az előfordulási területét, a terjedési mechanizmusait, a különféle jellegeit, az életmenetét és az ökológiai igényeit is. A biodiverzitás védelme és értékelése megfelelő taxonómiai azonosítást igényel, azonban a körülöttünk élő fajokkal kapcsolatos ismereteinkben jelentős hiányosságok tapasztalhatók, amit egyre inkább elmélyít a taxonómiai tudás csökkenése ('Systematics Agenda 2000' 1994, Wheeler 2004, Engel et al. 2021) és az identifikációs krízis (Páll-Gergely et al. 2024). Az új technológiák és innovatív megközelítések, mint például a DNS-alapú módszerek, tovább hangsúlyozták ezeket a hiányokat (DeSalle és Goldstein 2019, Weigand et al. 2019, Gostel és Kress 2022, Csabai et al. 2023), egyben részleges megoldást is kínálva (Hebert et al. 2003, Leese et al. 2016, 2018).

Ugyanakkor, még ha megfelelő módon azonosítani is tudjuk az édesvízi élőlényeket, számos édesvízi élőlénycsoport esetében akkor sem áll rendelkezésünkre elegendő információ ahhoz, hogy hatékony védelmi vagy kezelési programokat dolgozzunk ki (Dudgeon és Strayer 2025). Bizonyos taxonómiai csoportok, a veszélyeztetett fajok igen nagy százaléka nem kellően ismert ahhoz, hogy egyáltalán értékelni tudjuk a veszélyeztetettségük mértékét és annak változásait, és a rendelkezésre álló információ is nagyon egyenetlen földrajzi eloszlású (Dudgeon 2010, Dudgeon és Strayer 2025).

Alapvetően a tudomány feladata lenne a krízis kezelése kapcsán a vízi biodiverzitás minél részletesebb megismerése és monitorozása, különös tekintettel a kevésbé ismert mikrobiális

és gerinctelen csoportok esetében, a hatások értékelése, a fenntartható menedzsment stratégiák és restaurációs programok tudományos alapjainak kimunkálása, valamint a döntéshozók és a társadalom tájékoztatása és támogatása. Minden új ismeret, technológia, módszer és eljárás kiemelten fontos lehet, ugyanakkor azt is látnunk kell, hogy fogytán az időnk és a lehetőségünk arra, hogy a biodiverzitás hanyatlását sikerrel mérsékelni tudjuk, vagy hogy annak következményeihez sikerrel alkalmazkodhassuk (Lynch et al. 2024). Legtöbb területen a már elvileg rendelkezésre álló adatok sem hozzáférhetők (Smits et al. 2025), a rendelkezésre álló technológiák, a már ismert természetközeli módszerek tesztelése sem történt meg teljeskörűen, konkrét helyzetekre adaptálásuk elvétve valósult meg, tényleges befolyásuk, mérséklő vagy javító hatásuk és hatékonyságuk – különösen nagyobb térléptékekben – nem pontosan ismert (Ruangpan et al. 2020, Lalonde et al. 2024). Ezért az új ismeretek felhalmozása mellett legalább ennyire fontos feladatunk a már meglévő információk rendszerezése, elérhetővé tétele, tesztelése, alkalmazása, kiválasztva azokat az irányokat, amelyekkel még talán sikerrel mérsékelhetjük a biodiverzitás emberiség túlélését számos módon veszélyeztető hanyatlását.

1.2. A vízi makrogerinctelenekről röviden

A vízi ökörendszerek felépítésében építőkövekként és működési pilléreként számos élőlénycsoport tagjai megjelennek. Ezek egyikét, a vízi makrogerinctelenek csoportját rendszertanilag, jellegeikben és funkcióikban is nagyon változatos élőlények alkotják. 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). Képviselőik az összes klimatikus övben és biogeográfiai régióban elterjedtek, a magashegységektől az alföldekig, az esőerdőktől a félsivatagos élőhelyekig, a sarkvidékektől a trópusokig mindenhol megtalálhatók. Gyakorlatilag az összes vízi élőhelyen előfordulnak a legkisebb telmáktól a legnagyobb tavakig, a kiszáradó efemer patakoktól a nagy folyókig, a szikesektől a lápokig, a forrásoktól a tengerparti kevert vizekig, a nyílt vizektől a növényzettel borított litorális zónáig, valamint a felszín alatti vizek mindegyikében is (Stubbington et al. 2017). Természetesen mennyiségi viszonyaik és az együttes összetétele az élőhely jellegétől és a környezeti jellemzőitől függ (Koroiva és Pepinelli 2019). Fajaik között a széles elterjedésű holarktikus vagy kozmopolita, abundanciáját tekintve is nagyon gyakori fajoktól az erősen specializált, szűk, gyakran akár csak egyetlen völgyre vagy egyetlen víztérre korlátozott elterjedésű, limitált diszperziós képességű, akár csak kis egyedszámban tenyésző endemizmusokig terjed a skála (Collier et al. 2016). Változatosságuk nemcsak kivételes forma és fajgazdagságukban mérhető, – ami világszerte százezer és százötvenezer közé tehető (Strayer 2006) és Magyarországon is kb. hármezer fajra becsülhető, – de a funkcióik sokféleségében is tetten érhető, ami révén kulcsszerepet játszanak a vizekben lezajló folyamatok szinte mindegyikében. Mint oly sok csoport esetében, a biológiai sokféleségük szorosan összefügg az ökoszisztéma egészségével és integritásával, a faji változatosságuk csökkenése általában az alapvető funkciók működésének csökkenését eredményezi (Schmid et al. 2009). A makrogerinctelenek számos változatos funkciót töltenek be a vízi ökoszisztémákban, tagjaikat megtaláljuk a tápanyagkörforgás és az energiaátadás különböző szintjein, az összes táplálkozási csoportban, az átépítő és a lebontó folyamatokban és a

közösségszervező és szabályozó mechanizmusok mozgatórugóiként is. Élőhelytípusonként változó mértékben és sorrendben együtteseik legnépesebb tagjai a kétszárnyúak, bogarak, kérészek, álkérészek, puhatestűek és rákok, amelyek közül előbbiek inkább a fajgazdagság, utóbbiak pedig inkább a gyakoriság és a biomassa tekintetében domináns alkotói a vízi faunának (Strong et al. 2007, Powell et al. 2022, **Boóz et al. 2024b**). Egy adott víztérben vagy vízrendszerben az időbeli és térbeli eloszlásuk a fenológiai viszonyokon túl a környezeti változatosságot és az elérhető források mennyiségét tükrözi, hatással van erre többek között a vízmennyiség és annak változása, a fiziko-kémiai jellemzők alakulása, a különböző források mennyisége és hozzáférhetősége, ahogyan az adott élőhely élőlényegyütteseinek összetétele és a biotikus kapcsolatok is (Stubbington et al. 2017).

A makrogerinctelenek bizonyos fajai, csoportjai különösen érzékenyek a környezeti változásokra, ami értékes és gyakran alkalmazott bioindikátorokká teszi az együtteseiket (pl. Rosenberg és Resh 1993, López-López és Sedeño-Díaz 2015, Masese et al. 2025, Byeon és Kim 2025), az Európai Víz-Keretirányelv előírásai szerint végzett nemzeti monitorozási programok egyik kiemelten vizsgált élőlénycsoportjaként funkcionálnak (Vitecek et al. 2021).

1.3. A fő kérdéskörök és célkitűzések

Szokták mondani, hogy az ördög a részletekben rejlik. Véleményem szerint a legtöbb esetben a megoldás kulcsa is ott lelhető fel. A sok-sok korábban még nem ismert részlet felderítésében, amelyek értő kezek alatt végül összeállnak egy nagyobb egésszé, a sok kisebb eredmény és ismeret, amely mind elősegíti a természet rendjének, szerkezetének és működésének megértését, ezáltal egyre hatékonyabb eszközöket adva a kezünkbe ahhoz, hogy meg is tudjuk védeni saját magunk számára a bolygónkat és annak élővilágát. Szeretném hinni, hogy nem veszett még el a remény erre, és valóban minden apró vagy nagyobb erőfeszítés, amit a tudomány a korábban ismeretlen tudásmorzsák megszerzése érdekében kifejt, ide sorolva az általunk tucatnyi kutatási irányban végzett kisebb-nagyobb vizsgálatok mindegyikét is, az ezt a célt szolgálja.

A disszertáció témaköreinek kiválasztása komoly kihívást jelentett, mivel az elmúlt közel 30 évben számos kutatási területen és témakörben indítottunk saját kutatást vagy csatlakoztunk mások által indított kutatási projektekhez, amelyek között látszólag az egyetlen kapcsolódási pontot a „vízi makrogerinctelen szervezetek”, mint a kutatás alanyai, biztosították. A teljesség igénye nélkül, végeztünk bizonyos élőlénycsoportokra vagy a teljes vízi makrogerinctelen együttes megismerésére irányuló faunisztikai feltárásokat, természetvédelmi célú monitorozási feladatokat, embert próbáló nagymintaszámú mennyiségi mintavételekkel megvalósított közösségökológiai vizsgálatokat, az életmenet és környezeti tolerancia felderítését célzó laborkísérleteket és terepi választásos kísérletet is, mindezeket a Kárpát-medencében és azon túl, változatos helyszíneken, eszközökkel és módszerekkel. Ezek teljes körű összefoglalása egyetlen keretbe mind tematikai, mind terjedelmi szempontból lehetetlen feladat, ugyanakkor szerettem volna legalább ízelítőt adni az értekezésben az elvégzett munka sokrétűségéről. Emiatt három látszólag távol álló, teljesen más megközelítést igénylő, mégis valahol egymáshoz kapcsolódó témakört dolgoztam fel e munkában, amelyekről azt sem titkolhatom el, hogy a szívemhez is a legközelebb álló kutatási témákról van szó.

Az első témakör, amely az „elterjedés” címet kapta (2. fejezet) összefoglalja mindazt a sokrétű erőfeszítést, ami révén igyekeztünk minél több terület feltárásával, minél több új előfordulási adat közreadásával hozzájárulni a vízi makrogerinctelen fajok elterjedésének és előfordulási jellemzőinek minél teljesebb megismeréséhez. Ismertetjük a faunisztikai gyűjtéseink legfontosabb eredményeit a Kárpát-medencében és a Földközi-tenger keleti medencéjét érintve, kiemelt csoportként bemutatjuk a vízibogarak hazai kutatásának történetét, trendjeit, jelenlegi állapotát, valamint európai szinten értékeljük a vízibogarak és vízipoloskák genetikai azonosíthatóságát lehetővé tévő referenciaadatbázisok lefedettségét és az ebben rejlő különbségek okait, a fejlesztés lehetőségeit. Minden e fejezetbe foglalt témakör fő vizsgálati kérdése a szünbiológia deviációs alapkérdésének egy-egy alesete, avagy túlegyszerűsítve a „Mi hol él?”, amin felül igyekszünk némiképp arra is választ keresni, hogy mennyire vagyunk képesek megválaszolni ezt a kérdést Európa különböző vidékein.

A „szétterjedés” című második témakör (3. fejezet) a vízibogarak és vízipoloskák repülés révén történő szétszóródásának (diszperziójának) már régóta jól ismert és korábban ismeretlen elemeit igyekszik rendszerezni, azzal a nem titkolt céllal, hogy segítsen új megvilágításba helyezni ezt a metaközösségek formálásában kiemelten fontos szerepet játszó folyamatot. A diszperzió „eredményét” több ezer közlemény vizsgálta már, de mi ehelyütt magával a repülés folyamatával és az ebben szerepet játszó belső és külső tényezőkkel foglalkozunk. Elsőként részletesen leírjuk és kategorizáljuk az évszakos és napszakos repülési mintázatokat, majd egy egységes keretrendszer megalkotásával, saját kutatásainkból származó és mások által publikált ismeretek integrálásával szűrőrendszerekbe soroljuk a repülési folyamatot kiváltó, szabályozó és befolyásoló tényezőket a mozgási inger megszületésétől az elinduláson és repülésen át az új élőhelyen történő beilleszkedésig, ezzel segítve e komplex folyamat megértését.

A harmadik, „életmenet” fejezet egyetlen, korábban kevésbé ismert, fokozottan védett, karizmatikus megjelenésű fajra, a balkáni hegyiszitakötőre (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) koncentrál, ami az élőhelyének sérülékenysége és a globális változások kapcsán a közeljövőben várhatóan komoly kihívásokkal néz szembe. Feltárjuk az életmenetének, lárvális fejlődésének jellemzőit, meghatározzuk a mikro- és mezoélőhely preferenciáját, bemutatjuk a kirepülésének évtized léptékű változásait és a kirepülési aljzatválasztását, mindezekkel is elősegítve a faj és élőhelyeinek tudásalapú védelmét és kezelését.

A három fejezet információit, konklúzióit az értekezésben közvetlenül nem kapcsoljuk össze egymással, hiszen más és más a vizsgálatok tárgya az egyes fejezetekben, de mindenképpen szeretnénk hangsúlyozni azt a könnyen belátható tény, hogy megfelelő kontextusba helyezve, azonos élőlényre vonatkoztatva bizony ezek egyértelműen és szorosan kapcsolódnak egymáshoz és hatással vannak egymásra. A három vizsgált témakör – az elterjedés a szétterjedés és az életmenet – összekapcsoltságának kiváló példáját nyújtja egy utóbbi időben a terjedése kapcsán kiemelt figyelmet kapó vízibogárfaj, az *Eretes sticticus* (Linnaeus, 1758). Ez Európában csak a Földközi-tenger vidékén volt ismert egészen a közelmúltig, amikor – valószínűsíthetően a klímaváltozás hatására – elkezdett észak felé terjedni (Hajek et al. 2014). Rohamosan nyomul előre Közép-Európa alföldi tájain, amit a környező országok faunisztikai eredményei rendre megerősítenek (Hájek 2017a, Nitzu 2022). Mindezt kiváló szétterjedési potenciálja, repülési képessége és életmenetének sajátosságai

együttesen teszik lehetővé. A faj szaporodása a nagyon könnyen felmelegedő, sekély kisvizekben történik, különösen előnyben részesíti a nagyobb sótartalommal, ily módon magasabb hőkapacitással bíró szikes jellegű víztereket. Szaporodási stratégiája és egyedfejlődése is az erőteljes terjedési képesség szolgálatában áll: a lárvális fejlődése mindössze két hetet vesz igénybe (Kingsley 1985), a bábállapotban is mindössze néhány napot tölt, és a friss egyedek néhány nap akklimatizáció után már szárnyra is kelnek. Repülésük során nagyobb távolságokat tesznek meg, érkezésükkor már képesek is a szaporodásra. Így míg más vízibogárfajok általában évi egy, kivételesen két generációt képesek létrehozni, addig az *Eretes* fajoknál korai tavasz és megfelelő élőhelyek rendelkezésre állása esetén akár három-négy generáció is követi egymást. Legtöbbször ezek nem azonos vízterekben fejlődnek, hanem mintegy lépőkövekként használva az egyes víztereket, igen nagy távolságokat tehetnek meg, évente újabb és újabb alkalmassá vált területeket meghódítva. Mindez csak egyetlen, de igen szemléletes példája annak, hogy látszólag egymástól távolabb álló témák és információk mennyire meghatározóak tudnak lenni a „nagy egész” megértésében. Természetesen a többféle térléptékben értelmezhető elterjedés kialakításában, leginkább fenntartásában, annak időbeli változásaiban minden vízi gerinctelen taxon esetében szerepe van a diszperzióknak, a röpképeseknél a repülésnek, míg a diszperziós kapacitás és az alkalmazott stratégiák kialakításában kulcsszerepet játszik az életmenet számos vonatkozása is.

1.4. A disszertáció szerkezete

Az értekezésbe foglalt három témakör kifejtése esetén nem láttam célszerűnek az elsőfajú tudományos közlemények esetében alapkövetelmény „Bevezetés, Anyag és módszer, Eredmények és Diskusszió” (IMRaD) szerkezet követését, mert ez indokolatlanul megtörte volna a dolgozat eredeti szándékának megfelelő vonalvezetést, jelentősen csökkentette volna annak olvashatóságát és az értelmezhetőségét. Emellett terjedelmi szempontból sem lett volna előnyös számos olyan módszertani részlet vagy apróbb eredmény befoglalása, amely a fő mondanivalóhoz nem igazán járul hozzá és a vonatkozó szakcikkekben részleteiben is megtalálható. Emiatt a disszertációban inkább az összefoglaló (review) közlemények szabadabb szerkezetét követem: minden témakör esetében egy tömör, az adott témakört megalapozó bevezető és a célkitűzés után egy többé-kevésbé rövid, de a legszükségesebb elemeket nagy vonalakban tartalmazó módszertani rész következik, szándékosan nem Anyag és módszer címmel. Hasonló megfontolásból nem szerepeltetem az egyes egyedi eredmények említésekor a konkrét statisztikai tesztek megnevezését és ezek kapcsán a konkrét próbastatisztika és szignifikancia értékeket (ezek a publikációkban természetesen részletesen megtalálhatók), ugyanakkor amennyiben a szignifikáns szót használtam az eredmények bemutatásánál, úgy ezt minden esetben statisztikai szempontból szignifikánsként értem. Amennyiben egyes sorozatos elemzések eredményeinek megértéséhez elengedhetetlennek ítéltam a statisztikai eredmények befoglalását is, úgy ezt nem a szövegben, hanem nagyobb táblázatok formájában tettem meg. A módszertani rész utáni (al)fejezetek már részben az irodalmi áttekintés és szintézis, részben a fontosabb saját eredmények bemutatásának, ezek értékelésének, illetve a konklúzió levonásának egyvelegeként jelennek meg. Ezt a szerkezetet sokkal izgalmasabbnak és hasznosabbnak ítéltam meg a témakörök, azokon belül a korábbi ismeretek és a saját hozzájárulások bemutatására, és őszintén bízom benne, hogy ezzel majd a disszertáció olvasói is egyetértenek.

A disszertáció három szakmai fejezete elsősorban az alább felsorolt 17 saját közleményen alapul:

Elterjedés fejezet

- Boda P, Móra A, **Csabai Z** 2023: AMI-KMNP dataset: Occurrence records of aquatic macroinvertebrate species from a 10-year-long biodiversity survey in SE Hungary. *Journal of Limnology* 82(S1): 2118, DOI: [10.4081/jlimnol.2023.2118](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2023.2118)
- Boda P, Móra A, **Csabai Z** 2019: Aquatic macroinvertebrates from soda pans and adjacent wetland habitats of the Hungarian Pusztas region with first records of four species from Hungary. *Spixiana* 42(2): 263–282.
- Csabai Z**, Borza P, Rewicz T, Perneckner B, Berta JB, Móra A 2020: Mass appearance of the Ponto-Caspian invader *Pontogammarus robustoides* in the River Tisza catchment: bypass in the southern invasion corridor? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 421: 9, DOI: [10.1051/kmae/2020003](https://doi.org/10.1051/kmae/2020003)
- Csabai Z**, Čiamporová-Zaťovičová Z, Boda P, Čiampor F 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**, Soós N, Berchi GM, Cianferoni F, Boda P, Móra A 2017: Aquatic and semiaquatic Heteroptera (Nepomorpha and Gerromorpha) fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) with first records of three species from Europe and Greece. *Zootaxa* 4231(1): 51–69, DOI: [10.11646/zootaxa.4231.1.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4231.1.3)
- Csabai Z**, Lőkkös A, Pap Z, Móra A. 2017: Aquatic beetle fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea, Hydraenidae). *Spixiana* 40(1): 41–60.
- Dettner K, Kovács Z, Rewicz T, **Csabai Z** 2024: Age-dependant variation of aedeagal morphology in *Agabus uliginosus* and the status of *A. lotti* (Coleoptera: Dytiscidae). *ZooKeys* 1212: 153–177, DOI: [10.3897/zookeys.1212.130039](https://doi.org/10.3897/zookeys.1212.130039)
- Hájek J, Hendrich L, Vyhňálek V, **Csabai Z** 2014(2015): *Eretes* diving beetles in Central Europe – witnesses of climate change? *Aquatic Insects* 36(3-4): 267–271, DOI: [10.1080/01650424.2015.1079639](https://doi.org/10.1080/01650424.2015.1079639)
- Rewicz T, Móra A, Tończyk G, Szymczak A, Grabowski M, Calleja E, Perneckner B, **Csabai Z** 2021: First records raise questions: Odonata DNA barcoding in the middle of the Mediterranean. *Genome* 64(3): 196–206., DOI: [10.1139/gen-2019-0226](https://doi.org/10.1139/gen-2019-0226)

Szétterjedés fejezet

- 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)
- 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)

Életmenet fejezet

- Boda R, Bereczki C, Perneckner B, Mauchart P, **Csabai Z** 2015a: Life history and multiscale habitat preferences of the red-listed Balkan Goldenring, *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 (Insecta, Odonata), in South-Hungarian headwaters: does the species have mesohabitat-mediated microdistribution? *Hydrobiologia* 760: 121–132, DOI: [10.1007/s10750-015-2317-y](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2317-y)

Boda R, Bereczki C, Ortmann-Ajkai A, Mauchart P, Pernecker B, **Csabai Z** 2015b: Emergence behaviour of the red listed Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) in Hungarian upstreams: vegetation structure affects the last steps of the larvae. *Journal of Insect Conservation* 19(3): 547–557, DOI: [10.1007/s10841-015-9776-3](https://doi.org/10.1007/s10841-015-9776-3)

Pernecker B, Mauchart P, **Csabai Z** 2020: What to do if streams go dry? Behaviour of Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros*, Odonata) larvae in a simulated drought experiment in SW Hungary. *Ecological Entomology* 45(6): 1457–1465, DOI: [10.1111/een.12931](https://doi.org/10.1111/een.12931)

A megadott cikkek közül egy Dr. Kriska György akadémiai doktori értekezése esetében is említve van a meghatározó közlemények sorában (**Boda et al. 2014**). A munka során az alapötlet Dr. Kriska Györgytől és Dr. Horváth Gábortól származik, a koncepció kialakítása, a kísérleti elrendezés kidolgozása, az eredmények értékelése és a kézirat megírása Boda Pál korábbi PHD hallgatóm és jómagam vezetésével, de már közös munkában történt, míg a vizsgálatok biológiai oldaláért, a terepi kísérlet elvégzéséért, a begyűjtött egyedek azonosításáért mi feleltünk, addig a fizikai jellegű méréseket Dr. Kriska György, Dr. Horváth Gábor és munkacsoportjuk biztosította. Úgy vélem, az egyedi hozzájárulások mind szakmai, mind technikai szempontból egyértelműen elkülöníthetők, és mindkét oldalon jelentősek.

A 2. fejezetben, a faunisztikai eredmények ismertetése során vázolt sokrétű, hosszú időn keresztül tartó, nagy számú mintavételi helyen végzett gyűjtőmunka anyagának rendszerezése és kezelése időigényes feladat, miközben a feldolgozási technikák, az archiválási módszerek és a háttérben támogató információtechnológiai kapacitások is folyamatosan változtak és változnak. Az adatok jelentős része adatbázisokban már rögzítve van, de szép számmal vannak olyan régebbi tételek, amelyek adatai még „csak” a tradicionális adatközlő cikkekben és különálló táblázatokban, vagy éppen csak határozási jegyzőkönyvekben találhatók meg. Mivel emiatt nagyon nehéz teljesen egzakt számokat megadni mind a lelőhelyek, mind a faj- és adatszámok vonatkozásában, így a továbbiakban gyakran csak körülbelüli (mintegy, több mint, kb.) mérőszámokat alkalmazunk. Bízunk benne, hogy ez bár csak ténylegesen meglévő alsó határokat jelez (azaz a megadott mennyiségnél kisebb soha nem lehet, de nagyobb igen), a számok nagyságrendje kellőképpen fényre hozza majd a munka és a hozzájárulás mértékét. Egy ekkora adathalmaz teljeskörű faunisztikai értékelésére ehelyütt terjedelmi okokból nem vállalkozhatunk, és nem is szeretnénk kétszáznál több faj érdekes eseteinek taglalásával untatni az olvasót, ugyanakkor bizonyos szempontok szerinti összegzéssel és néhány faj példaként szolgáló említésével igyekszünk megvilágítani a faunisztikai adatsorok értékét és leginkább kiemelendő részleteit az alábbi fejezetekben. Az egyes fajok 2.2.5. alfejezetben említett adatlapjait azok részben még nem publikált mivolta és az anyag nagy terjedelme miatt – egyetlen illusztratív példa kivételével – nem áll módunkban e munkában közreadni, a 2.4. fejezetben azonban a teljes anyag eszenciájaként a fajok, adatok, cikkek számának változásait összesítő formában bemutatjuk.

A fajnevek említésekor törekedtem a magyar elnevezések használatára is (kivéve a sok fajból álló szövegek közötti felsorolásoknál, illetve olyan esetekben, amikor az adott fajnak nincsen magyar neve), de az egyértelműség kedvéért minden esetben megadom zárójelben a latin nevet. A leíró auctor nevét és a leírás évszámát minden esetben a fejezetenkénti első szövegek közötti említésnél és a táblázatokban kapcsolom a latin névhez, a további szövegek közötti említéseknél ezeket már nem tüntetem fel.

A disszertációban a saját kutatási eredményeken alapuló, szerzőként jegyzett közlemények szövegközi hivatkozásait **félkövér kiemeléssel** jelölöm, ezzel is segítve a saját hozzájárulások minél egyértelműbb megjelenítését. Ez a fent felsorolt, a disszertáció gerincét képező közleményekre és az egyéb idézett saját közleményekre egyaránt vonatkozik.

A szakmai fejezetekben mindvégig többszám első személyben említem a saját kutatásokat. Azokban az esetekben is így teszek, ha a kutatócsoportom által, a vezetésemmel elért eredményekről van szó, de jelen alfejezettől és néhány, általában saját személyes megjegyzést vagy véleményt tartalmazó kivételtől eltekintve akkor is, ha esetleg kifejezetten a saját szerepemről beszélek. Úgy gondolom, az általunk művelt tudományágban minden kutatási feladat, projekt, szakcikk olyan mérvű idő és energiabefektetést igényel és olyan munkaterhelést jelent a feladatok sokrétűségéből fakadóan, hogy egyszemélyben kutatásokat végezni gyakorlatilag lehetetlen. Minden jelentősebb eredmény vagy egy kutatócsoport tagjainak szoros együttműködésével vagy széles körű nemzetközi együttműködésnek köszönhetően érhető el, így ezek egyes szám első személyben emlegetése véleményem szerint nem lenne sem helyes, sem valós, még egy disszertációban sem. A többes szám első személyben fogalmazott mondatokkal egyúttal szeretném kifejezni köszönetemet mindazoknak a hazai és külföldi kollégáknak, a kutatócsoportom volt és jelenlegi tagjainak, a PhD és MSc hallgatóinknak és a kutatási asszisztenseknek, akikkel az elmúlt közel 30 évben volt alkalmam közös kutatásokat végezni, hiszen az ilyen együttműködések nélkül többek között ez az értekezés sem készülhetett volna el.

2. Elterjedés – a vízi makrogerinctelenek a Kárpát-medencében és azon túl, különös tekintettel a vízbogarakra

“Each species is a masterpiece, a creation assembled with extreme care and genius.”

- E.O. Wilson –

Az értekezés e fejezete főképp a következő közleményeken alapul:

- Boda P, Móra A, **Csabai Z** 2019: Aquatic macroinvertebrates from soda pans and adjacent wetland habitats of the Hungarian Pusztas region with first records of four species from Hungary. *Spixiana* 42(2): 263–282.
- Boda P, Móra A, **Csabai Z** 2023: AMI-KMNP dataset: Occurrence records of aquatic macroinvertebrate species from a 10-year-long biodiversity survey in SE Hungary. *Journal of Limnology* 82(S1): 2118, DOI: [10.4081/jlimnol.2023.2118](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2023.2118)
- Csabai Z**, Borza P, Rewicz T, Pernecker B, Berta JB, Móra A 2020: Mass appearance of the Ponto-Caspian invader *Pontogammarus robustoides* in the River Tisza catchment: bypass in the southern invasion corridor? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 421: 9, DOI: [10.1051/kmae/2020003](https://doi.org/10.1051/kmae/2020003)
- Csabai Z**, Čiamporová-Zaťovičová Z, Boda P, Čiampor F 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**, Soós N, Berchi GM, Cianferoni F, Boda P, Móra A 2017: Aquatic and semiaquatic Heteroptera (Nepomorpha and Gerromorpha) fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) with first records of three species from Europe and Greece. *Zootaxa* 4231(1): 51–69, DOI: [10.11646/zootaxa.4231.1.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4231.1.3)
- Csabai Z**, Lőkkös A, Pap Z, Móra A. 2017: Aquatic beetle fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea, Hydraenidae). *Spixiana* 40(1): 41–60.
- Dettner K, Kovács Z, Rewicz T, **Csabai Z** 2024: Age-dependant variation of aedeagal morphology in *Agabus uliginosus* and the status of *A. lotti* (Coleoptera: Dytiscidae). *ZooKeys* 1212: 153–177, DOI: [10.3897/zookeys.1212.130039](https://doi.org/10.3897/zookeys.1212.130039)
- Hájek J, Hendrich L, Vyhnálek V, **Csabai Z** 2014(2015): *Eretes* diving beetles in Central Europe – witnesses of climate change? *Aquatic Insects* 36(3-4): 267–271, DOI: [10.1080/01650424.2015.1079639](https://doi.org/10.1080/01650424.2015.1079639)
- Rewicz T, Móra A, Tończyk G, Szymczak A, Grabowski M, Calleja E, Pernecker B, **Csabai Z** 2021: First records raise questions: Odonata DNA barcoding in the middle of the Mediterranean. *Genome* 64(3): 196–206., DOI: [10.1139/gen-2019-0226](https://doi.org/10.1139/gen-2019-0226)

2.1. Bevezetés

Nem kérdéses, hogy az információ és a „big data” korát éljük (Hampton et al. 2013, Wüest et al. 2020), a technológiai fejlődés mára gyakorlatilag bármilyen mennyiségű adat tárolását, kezelését és feldolgozását lehetővé tette. Akár a globális, akár a lokális problémákat helyezük a fókuszpontba, a gyors és hatékony megoldásához releváns adatokra van szükség, a lehető legnagyobb mennyiségben, széles időbeli és térbeli skálát lefedve (Proença et al. 2017, Xia et al. 2020), szabad hozzáféréssel, a FAIR alapelveknek megfelelően (Wilkinson et al. 2016). A biodiverzitással kapcsolatos kutatások, a természetvédelmi kezelési és hatósági feladatok, a monitorozási tevékenység hatékony elvégzése egyre inkább megköveteli a nagy mennyiségben, számos élőlénycsoportra kiterjedő előfordulási adatok előzetes meglétét (Heberling et al. 2021). A legtöbb esetben természetesen nem elegendőek pusztán az előfordulási és/vagy abundancia adatok, hanem ezeken felül a jellegadatbázisok (pl. Schmidt-Kloiber és Hering 2015, **Sarremejane et al. 2020**) és a környezeti adatbázisok (pl. Boldrini et al. 2023) adatai, az ökoszisztéma szerkezetét és funkcióit leíró adatok megléte, lefedettsége és felbontása is meghatározó lehet (v.ö. Essential Biodiversity Variables (EBVs), Pereira et al. 2013, Kissling et al. 2018). Bár a legfontosabb és nélkülözhetetlen alapszolgáltatást az egyes élőlények előfordulási adatai adnák, sok esetben fordul elő, hogy nincs vagy nem megfelelő a

rendelkezésre álló információ (Donaldson et al. 2017). A feltett kérdések egyre komplexebb jellege, a korábbi állapotok ismeretének egyre fokozódó szükségessége, a globális változások nyomán egyre felgyorsuló és egyre hektikusabban változó világunkban a gyorsan eszkalálódó problémák miatt az azonnali válaszok, azonnali cselekvés és korábban nem ismert és szokatlan megoldások igénye (v.ö. Buxton et al. 2021, Schlaepfer és Lawler 2023), valamint részben a megbízható biodiverzitási adatok előállításához megfelelő taxonómiai ismeretekkel és gyakorlattal rendelkező szakemberek egyre fogyatkozó száma (Páll-Gergely et al. 2024) miatt egyre kevésbé lehetséges, hogy egy-egy konkrét problémára a nulláról kezdett rövidebb-hosszabb távú adatgyűjtések elindításával próbáljunk válaszokat adni.

A sokféle elérhető adatbázisból a fajsztintú előfordulási adatok mára talán legfontosabbá vált globális gyűjtőhelye a Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org/>, GBIF 2025), egy kormányközi adatportál, amely a múzeumi példányok adatainak digitalizálásával indult, de mára – hitelesség ellenőrzést követően – lehetőséget ad bármely intézmény, labor, kutatói közösség számára, hogy regisztrált adatközlővé válva a saját adatait a megadott formátumban [GBIF-adathalmazként (dataset)], hivatkozható formában elhelyezze a portálon. Továbbá szinte bármilyen elérhető forrásból, közöttük nagy globális adatbázisokból [pl. Barcode of Life Data System (BOLD, The International Barcode of Life Consortium 2024, Ratnasingham és Hebert 2007), ZOBODAT (Biologiezentrum Linz Oberoesterreich 2024, v.ö. Kotov és Gololobova 2019)], helyi adatgyűjtő vagy adat digitalizáló projektekből [pl. Caddisfly (Trichoptera records from Britain (Biological Records Centre 2024), Water bug (Heteroptera) data for Britain (Biological Records Centre 2023), Finnish Insect Database (Finnish Biodiversity Information Facility 2025)] globális és helyi, illetve általánosabb vagy specifikus célú közösségi tudományos adatgyűjtő oldalokról [pl. iNaturalist (iNaturalist 2025), Artportalen (SLU Artdatabanken 2025), Izeltlabuak.hu (Izeltlabuak.hu 2025), MosquitoAlert (MosquitoAlert et al. 2025), Observation.org (Observation.org 2025) projektekből], közleményekből, PHD értekezésekből, „XML taxonomic treatment” állományokból (v.ö. Penev et al. 2011) is gyűjti az élővilág teljes spektrumára vonatkozóan az előfordulási adatokat. Természetesen grafikus megjelenítő és lekérdező funkciói segítségével a térképi vizualizációt és a kereshetőséget is biztosítja, valamint a többféle adatforrásból összegyűjtött adathalmaz hivatkozására is egyszerű lehetőséget kínál. Nem véletlen tehát, hogy a hamar népszerűvé váló GBIF és az együttműködő portálok a faunisztikai adatgyűjtés és adatközlés egyfajta reneszánszát indították el, megreformálva a biodiverzitás adatok közlésének formáját és egyben jelentősen megkönnyítve a hozzáférést és a felhasználást. Ezzel párhuzamosan és ennek hatására a biotikai adatok közlése a helyi múzeumi akták világából a tudománymetriai mutatókkal is mérhető nemzetközi folyóiratokba helyeződik át, leginkább online adathalmazokat ismertető adatscikkek formájában (v.ö. Costello et al. 2013, pl. Scientific Data, Data in Brief, Biodiversity Data Journal, de egyéb vezető folyóiratok is alkalmanként helyet adnak az adatscikkeknek).

Ahogy az minden nagy mennyiségű adatot magába foglaló adatbázisnál és minden olyan törekvésnél, ami a legtöbb elérhető adatot igyekszik a lehető leggyorsabban befogadni és feldolgozni, néha tekintet nélkül arra, hogy annak milyen az eredete és milyen korábbi validáláson esett át és ezáltal milyen minőséggel bír, a GBIF sem mentes a hibáktól. Jelenleg több mint 111.000 adathalmazban elérhető hárommilliárdnál (!) is több előfordulási adat esetében is nagyon komoly hiányosságok és egyenlőtlenségek vannak. Az adatok minőségét, felhasználhatóságát több irányból fakadó problémák befolyásolják. Egyrészt maga az adat

bármennyire is pontos, helyesen határozott, valóban az adott fajra vonatkozik, jelentős eltérések mutatkoznak a rendelkezésre álló adatok mennyiségében a különböző taxonómiai csoportok között (taxonomic bias): a gerincesek, azok belül is a madarak nagyon erősen felülreprezentáltak (Hughes et al. 2021), de természetesen a rovarok között is óriási egyenlőtlenségek vannak, például a szitakötők, a bogarak vagy a lepkék javára. Ugyanígy nem egyenletes a térbeli lefedettség (spatial bias): bizonyos területekről kiemelkedően sok, máshonnan elenyészően kevés adat áll rendelkezésre (Beck et al. 2014, Hughes et al. 2021). Míg az afrikai kontinens szinte mindig alulreprezentált, addig Európa és Észak-Amerika 'birtokolja' az adatok legnagyobb részét. De Európán belül is az adatok jelentős része Nyugat- és Észak-Európából származik, szemben a még mindig jelentősen alulreprezentált Dél- és Kelet-Európával, ráadásul ez is élőlénycsoportonként változó mértékű. Hasonlóan nagy eltérések vannak az adatok időbeliségében akár évtizedek között, akár csak évszakos megközelítésben is (temporal bias, Hughes et al. 2021, Bloom et al. 2022). Nagyon aránytalan a megfigyelések, adatok mennyiségének eloszlása egy-egy adott csoporton belül is. 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). További kiemelten fontos probléma az adatok hiányos ellenőrzéséből, a nem megfelelő identifikációból, a validálás hiányából fakad (Freitas et al. 2020). Egyes esetekben van előzetes szűrés, az iNaturalist portálról például csak az ún. „research-grade” (közösségi határozók egyetértésén alapuló) adatok kerülnek át a GBIF rendszerébe (iNaturalis 2025), de ugyanez például a Barcode of Life Data System (BOLD) importált adatai esetében már nem áll fenn, így ott a hibásan azonosított/besorolt fajok adatai is átemelésre kerülnek. A fentiekből fakadóan továbbra is úgy tűnik, hogy még az ekkora méretű elterjedési adatbázisok sem képesek jelen formájukban jelentősen enyhíteni a biodiverzitás-kutatás Wallace-i hiányosságát, vagyis ezek alapján sem vagyunk képesek teljesen pontos képet alkotni a fajok nagy (vagy akár kisebb) léptékű földrajzi elterjedéséről (v.ö. Hortal et al. 2015, Maldonado et al. 2015, Oliveira et al. 2016). A problémás rekordok szűrésére ugyan vannak félautomatizált módszerek (Zizka et al. 2020, Boyd et al. 2021, Serra-Diaz et al. 2024), de ezek leginkább csak a nyilvánvalóan hibás adatokat szűrhetik és ott sem nyújtanak tökéletes megoldást, a téves határozások és a térbeli egyenlőtlenségek kezelésében pedig szinte hatástalanok. Ennek ellenére nagyon széles körben használják fel tudományos szakcikk a GBIF adatbázis adatait, öt évvel az indulás után már évi 200 cikk jelent meg ezeken alapulva (Hobern et al. 2014), mára a GBIF adatokat felhasználó cikkek száma 12.000 fölé emelkedett. Az említett torzítások kiküszöbölésének hiánya miatt azonban számos kiváló tanulmányban is találunk nem megfelelően figyelembe vett elterjedési információkat, ebből fakadóan hibás vagy minimum megkérdőjelezhető következtetéseket (v.ö. Hughes et al. 2024).

Az egy-egy országot, kisebb területeket érintő, finomabb felbontású vizsgálatok esetében, taxonómiai vonatkozású munkákban, vagy éppen természetvédelmi beavatkozások tervezése, prioritások felállítása során kiemelten fontos, hogy a bekerülő adatok minősége és megbízhatósága nagyon magas legyen (El-Gabbas et al. 2020). Ilyen esetben még inkább felértékelődnek a teljes adatállományból azok az adathalmazok, amelyek igazolhatóan megbízható forrásból, taxonómiai jártassággal rendelkező szerzőktől, ebből a szempontból elismert adatszolgáltatóktól származnak. Ezért is lenne fontos az ilyen ellenőrzött adatok arányának növelése, ami az új adatok közlésén túl magába kell, hogy foglalja a régi 'eltemetett'

irodalomból és gyűjteményekből az értékes és megbízható identifikáción alapuló előfordulási adatok 'digitalizálását' és közreadását a GBIF adatbázisban.

Magyarország vonatkozásában a GBIF lefedettsége és feltöltöttsége élőlénycsoportonként változó, de mindenképpen nagyon alacsony értéket mutat a nyugateurópai viszonyokhoz képest. A teljes rendszert tekintve hazai adatszolgáltatóként feltöltött adat egészen a közelmúltig csak a PTE Hidrobiológiai tanszékéhez kötődött (29.415 adat). A Magyar Természettudományi Múzeum (MTTM) is adatközlőként regisztrált intézmény, de hazai adatközlésük nincs. Egy éve regisztrált az OpenBioMaps project, de elérhető előfordulási adat még e vonatkozásban sincs. 2024 közepén csatlakozott az Izeltlábuak.hu project, amelynek közösségi tudományos adatgyűjtései révén számos faj megfigyelési adatai is helyet kaptak és elérhetők az oldalon (360.945 adat). Ezeken felül nagyobb mennyiségben vannak Magyarországról származó adatok közlései az eBird (Cornell Lab of Ornithology, 797.244 adat) iNaturalis (213.335 adat), az Observation.org (113.253 adat), a Pl@ntnet (83.299 adat), a BirdMap (PlutoF, 62.310 adat), a Zobodat (Biologiezentrum Linz, 48.926 adat), a TheCropWildRelatives (Centro International de Agricultura Tropical, 27.267 adat) és az EuroSCO (Biodiversity International, 25.115 adat) projektekből. Számos további projektnek (pl. a BOLD, ZENODO), intézménynek és labornak van általában néhány tucat vagy néhány száz rekordja Magyarországról. Az összesen közel kétmillió Magyarországról származó rekord fele a gerincesekre (leginkább madarakra), negyede szárazföldi rovarokra, 15%-a növényekre vonatkozik. Ezekhez képest elenyésző részét, a teljes adatsor ~4,5%-át adják a vízi makrogerinctelenekre vonatkozó adatok (~91.500 adat). Ez utóbbinak felét (46.086 adat) a tegzesek rekordjai teszik ki, melynek gerincét (97%-át: 44.678 adat) Nógrádi Sára és Uherkovich Ákos imágógyűjtéseken alapuló, a ZOBODAT projekt keretében digitalizált adatai adják. Másik felén osztoznak a szitakötők [15.301 adat, nagy hányadában közösségi megfigyelési adatok (Izeltlabuak.hu – 8149, iNaturalis – 2259, Observation.org – 1445), valamint saját adataink (3021) révén], a vízibogarak [12.835 adat, amelynek legnagyobb része saját adatunk (10.251), további ~2100 adat származik a közösségi tudományos oldalakról (Izeltlabuak.hu ~1600, iNaturalis ~500) és néhány tucat kisebb projektekből], és a kétszárnyúak [~9500 adat, amelyet 90%-ban az általunk közölt árvaszúnyog (6198) és valamint a MosquitoAlert project csípőszúnyog (2307) adatai adnak].

A morfológiai azonosítás során keletkezett előfordulási adatokon túl a DNS technikák fejlődésével egyre inkább előtérbe került a morfológiai és genetikai információkat is ötvöző integratív taxonómia (Dayrat 2005, Padial et al. 2010, Riedel et al. 2013, Pante et al. 2015). Ez amellet, hogy egy új, gyors és hatékony eszközt adott a tágabb értelemben vett környezetbiológia és az ökológia különböző részterületeinek, különösen a közösségökológiának és a biomonitorozásnak, részben forradalmasította, újjászervezte a taxonómiai munkát (v.ö. 'reverse taxonomy', Markmann és Tautz 2005), és az új típusú faunisztikai adatközléssel karöltve szintén jelentősen hozzájárult a faunisztikai adatközlés, avagy a „biodiversity study”-k egyre inkább érezhető reneszánszához (Páll-Gergely et al. 2024). Egyre több olyan tanulmány jelenik meg, amelyben a biotikai adatok létrejöttéhez a morfológiai azonosítás mellett molekuláris módszerek is támogatást nyújtanak (pl. Csabai et al. 2020, Rewicz et al. 2021, Brasseur et al. 2023, Boóz et al. 2024a, Novosad et al. 2024, Stasiukynas et al. 2024).

A DNS-vonalkódolás vitathatatlanul hatékony eszköz a biológiai sokféleség felderítésére és dokumentálására (Hebert et al. 2003), alkalmazása a biodiverzitás kutatás számos területén jól dokumentált (Grant et al. 2021). Nemcsak az alap kutatásban játszik egyre nagyobb szerepet, hanem a faunafeltárás és a rutinszerű biodiverzitás-monitorozás terén is (Pawlowski et al. 2022, Chua et al. 2023, Laamanen et al. 2025), amely különböző környezeti problémákat kezelő döntéshozók érdeklődésére is számot tart (Leese et al. 2018), és egyre szélesebb körben válik elérhetővé a laikus közösségek számára is, beleértve az közösségi tudományos kezdeményezéseket (Marizzi et al. 2018, Chiovitti et al. 2019, Srivathsan et al. 2021, Woodcock et al. 2022). Ezek az alkalmazások rutin molekuláris alapú fajazonosításon nyugszanak, amelynek hivatkozási alapját a DNS-vonalkód referencia-adatbázisok képezik. A legjelentősebb szekvencia referencia adatbázisok a GenBank (Benson et al. 2005) és a Barcode of Life Data System (BOLD, Ratnasingham és Hebert 2007). Az utóbbi 2025 januárjában több mint 20 millió vonalkód szekvenciát tartalmaz, amelyek több mint 1.200.000 molekuláris taxonómiai egységet (MOTU-kat vagy BIN-eket, amelyek a biológiai fajok ekvivalensének tekinthetők, Ratnasingham és Hebert 2013) képviselnek. Ezek körülbelül 360.000 ismert és névvel ellátott linnéi fajhoz tartoznak. Annak ellenére, hogy ezek az adatszámok lenyűgözőek, a rendelkezésre álló információk a globális biodiverzitás ismert vagy becsült részének még mindig csupán kis hányadát fedik le (Mora et al. 2011).

Ideális esetben a DNS-vonalkód referencia-adatbázisok hibamentesek lennének és teljes körű lefedettséget biztosítanának minden élőlénycsoport számára. Sajnos az édesvízi élővilág vonatkozásában még nagyon messze vagyunk ettől az ideális állapottól, a vonalkóddal ellátott fajok száma és aránya továbbra is alacsony, és csak néhány taxon esetében tekinthető kielégítőnek. Meglepő módon ezek az alacsony arányok nemcsak a kevésbé ismert csoportokban figyelhetők meg (**Weigand et al. 2019**, Múrria et al. 2020, Geiger et al. 2021, Jazdzewska et al. 2021, Salmaso et al. 2022, **Csabai et al. 2023**). Emellett a meglévő referencia-szekvenciák alapjául vett példányok hibás taxonómiai identifikációja egy gyakran előforduló hibaforrás (Paz és Rinkevich 2021, Collins és Cruickshank 2013, Cheng et al. 2023), és a mindössze egy vagy néhány szekvenciával lefedett taxonok esetében ezek a hibák hosszú időn keresztül fennmaradhatnak a rendszerben, hibás felhasználásokhoz vezetve (Pettinsaari et al. 2020). A pontos taxonómiai validálás, a referencia példányok megfelelő fajszerű azonosítása, a jó gyakorlati irányelvek (pl. Rimet et al. 2019, 2021) követése kulcsfontosságú a DNS-vonalkód referencia-adatbázisok építése esetében. Mindez csak magasan képzett taxonómusok segítségével valósítható meg maradéktalanul. Csak így érhető el, hogy a biodiverzitás adatok előállításában, legyen azok felhasználása biogeográfiai, ökológiai vagy természetvédelmi célú, a molekuláris módszer rutinszerűen alkalmazhatóvá váljon, megsokszorozva az adatgyűjtési hatékonyságot és potenciált.

A fentiek alapján kiemelten fontos globális cél a biodiverzitás kutatásban, hogy mind az archív adatok, mind az új gyűjtési adatok, amelyek jó esetben megfelelő taxonómiai tudással felvértezett kutatóktól származnak és/vagy DNS alapú módszerekkel megerősítettek, gazdagítsák a hozzáférhető globális adatkészletet. Ebből a szempontból Kelet-Közép- és Dél-Európa esetén az adatigény még nagyobb, mint Európa más területein, az e régiókból származó, megbízható adatok közlése így nagyban csökkentheti a területi eltéréseket, és felzárkóztathatja a régiókat e tekintetben Európa északnyugati feléhez.

2.1.1. Célkitűzések

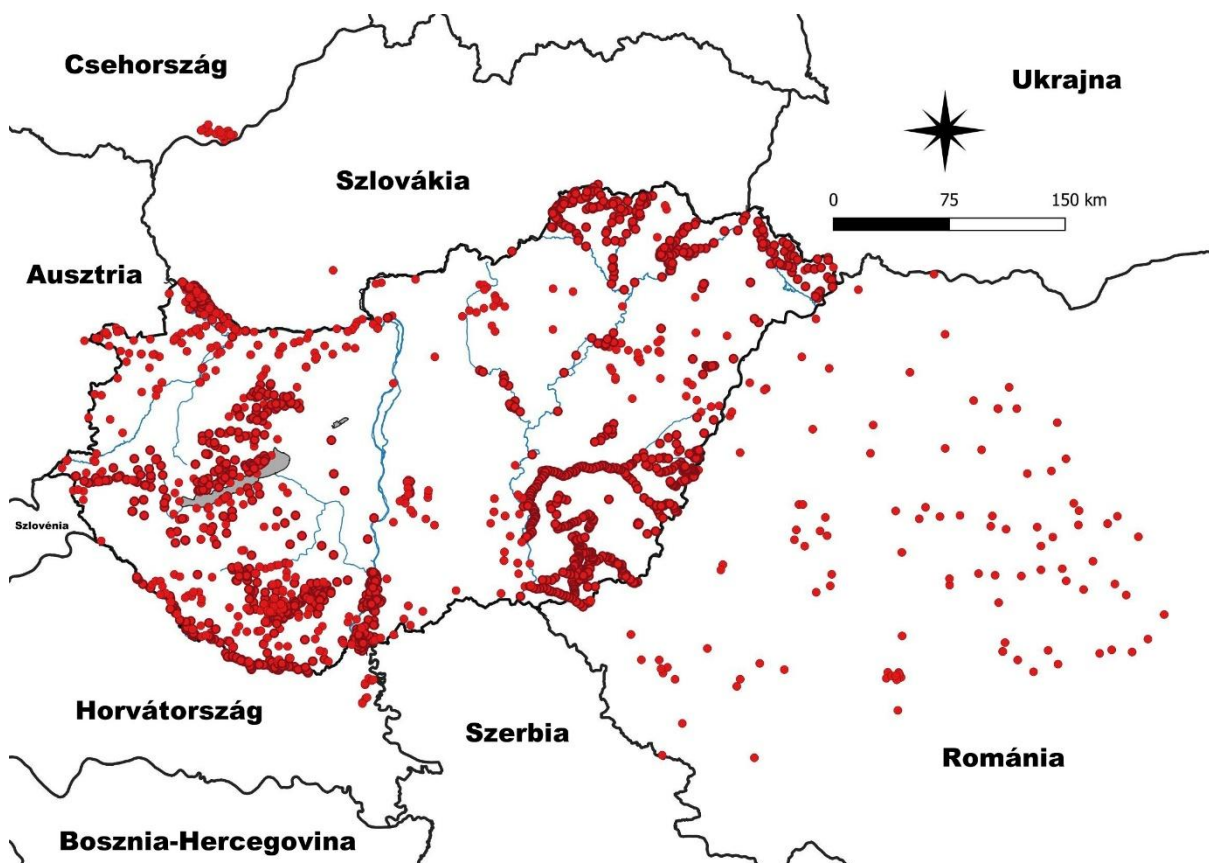
A biodiverzitás feltáró munkánk során, legyen is szó bármely térléptékről, elsődleges célunk nem lehetett más, mint a legfrissebb ismeretekre támaszkodó taxonómiai alapokon nyugvó, az élőlényeket érintő bármilyen célú kutatás alapját képező faunisztikai feltárás, azaz minél több információ alapján a lehető legrészletesebb válasz adása a szünfenobiológia egyik alapkérdésére, hogy „mi él az adott helyen?”. Kutatásaink során Európa két nagyon eltérő, ugyanakkor több szempontból is nagyon érdekes, és vízi makrogerinctelenek szempontjából nagyon kevésbé ismert, biogeográfiai szempontból azonban kuriózum területére koncentráltunk. Minél teljesebb, egyre bővülő, időbeli változásokra is részben rálátó képet szerettünk volna kapni és közreadni a Kárpát-medence (≈Pannon biogeográfiai régió), ezen belül is hangsúlyosan Magyarország vízi makrogerinctelen faunájáról a minél szélesebb lefedettséggel, minél több tájegység, terület és víztértípus bevonásával végzett gyűjtőmunka alapján, külön koncentrálni a faunisztikai, biogeográfiai, taxonómiai, természetvédelmi szempontból érdekes és értékes taxonokra. A Földközi tenger keleti medencéjének szigetein végzett gyűjtőmunkáink kapcsán pedig az elsődleges cél, hogy a korábban e szempontból szinte teljesen feltáratlan görög és máltai szigetek esetében elkészítsük az első teljeskörű pillanatfelvételt a vízi makrogerinctelen faunáról, egyúttal, immár a jobban ismert Ciprust is, összeállítsuk a szigetek vízi makrofaunájának DNS referenciakönyvtárát, külön figyelmet szentelve az eddig rejtett diverzitásnak, a kriptikus fajoknak, illetve a taxonómiai szempontból további vizsgálatokra érdemes taxonoknak. A feltáró munka nem csak az új adatok gyűjtésére korlátozódik, hanem magában foglalja a korábbi adatok összegyűjtését és a referencia-adatbázisok állapotának ellenőrzését is. E vonatkozásokban a teljeskörű hazai faunisztikai adatösszegzés és értékelés a vízibogarak, míg a DNS referencia-adatbázisok európai szintű állapotának értékelése a vízibogarak és a vízipoloskák csoportja esetében lett a kitűzött célunk.

2.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások

Egy 30 éve tartó faunisztikai gyűjtéssorozat kapcsán, amelynek intenzitása, céljai és célterületei, a ráfordítások mértéke, az alkalmazott módszerek és a vizsgálatokba bevont élőlénycsoportok összetétele folyamatosan változtak, nagyon nehéz lenne tökéletes és minden részletre kiterjedő áttekintést adni a módszertani vonatkozásokról. Főképpen, hogy a nagyon különböző célú ökológiai vizsgálatainkból származó, faunisztikai adattá transzformált eredmények miatt azok módszertani vonatkozásait is át kellene tekinteni. Mivel minden adatközlő és ökológiai témájú cikkben kimerítő részletességgel megadtuk a módszertani elemeket, itt most nem törekszünk a teljességre. Ehelyett az alábbi alfejezetekben egy általános képet szeretnénk adni a mintavételi és adatközlési pontokról (2.2.1. alfejezet), az általunk használt gyűjtőmódszerekről (2.2.2.), a vizsgált élőlénycsoportokról (2.2.3.) és a laboratóriumi feldolgozásról, utóbbi esetében érintve mind a morfológiai, mind a molekuláris taxonómiai és értékelési módszereket (2.2.4.). A (szemi)kvantitatív mintavételi eljárások közül csak azokat említjük röviden, amelyek az értekezés 3. és 4. fejezetében nem szerepelnek, hiszen azok áttekintése ott megtalálható. Szintén áttekintjük az vízibogarak hazai irodalmának feldolgozása során alkalmazott módszereket (2.2.5.), és a DNS vonalkód referencia-adatbázisok európai vízibogarakra és vízipoloskákra vonatkozó lefedettségét vizsgáló kutatásunk módszertani vonatkozásait is (2.2.6.).

2.2.1. Mintavételi helyek és adatközlési pontok

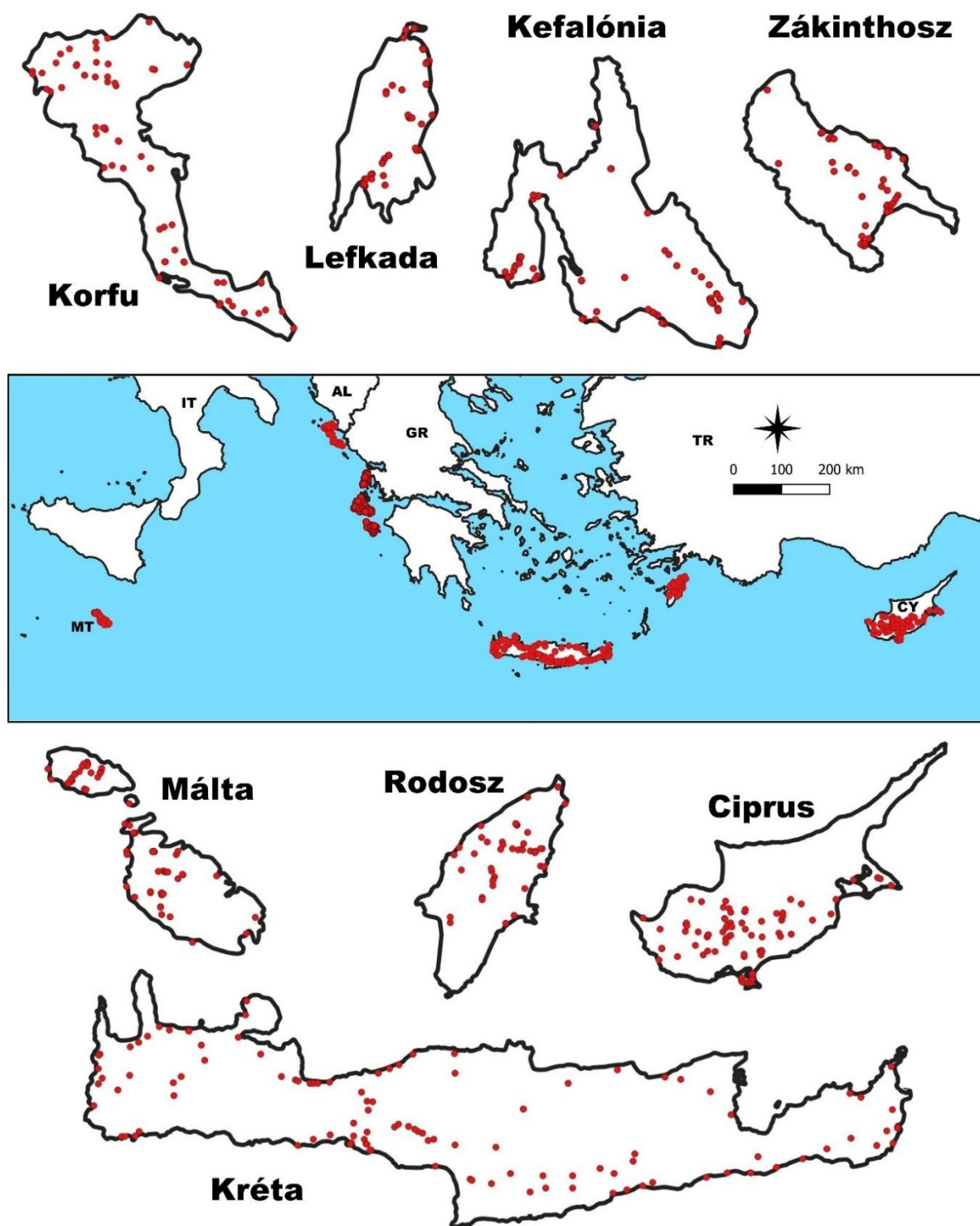
Az első vízbogár-gyűjtéseimet 1995-ben, még egyetemi hallgatóként végeztem a nyíregyházi Igrice-mocsár területén. Ha ettől az időponttól datáljuk a Kárpát-medence vízi makrogerinctelen biodiverzitásának feltárását célzó munkánk kezdetét, akkor a harmincéves gyűjtőmunka során több mint 3000 mintavételi pontról (2.1. ábra) közzeltünk adatokat eleinte a vízbogarak, később a tegzesek, majd 2003-tól a teljes vízi makrogerinctelen spektrum vonatkozásában.



2.1. ábra. Mintegy 3000 adatközlési pont a Kárpát-Medencében. A saját gyűjtések adatai, a mások által gyűjtött, közösen publikált eredmények, és az általunk revideált és közreadott múzeumi anyagok összesített gyűjtőhelyjegyzéke alapján. A térkép nem tartalmazza a nem publikált revideált múzeumi példányok lelőhelyeit. A környező országok esetében a térképen megjelenített területekre eső mintavételi pontok közül csak azokat jelenítettük meg, amelyek a Kárpát-medence (≈Pannon biogeográfiai régió) területére esnek. (eredeti)

A 3000-nél több pont körülbelül kétharmada saját mintavételeink során személyesen felkeresett helyeket takar, míg kb. egyharmada a más, tudományos, kutatási és államigazgatási feladatokat ellátó laborok és gyűjtemények munkatársai által végzett mintavételekből származó, de általunk meghatározott élőlények közösen publikált előfordulási adatainak pontjait tartalmazza. Ez utóbbiba soroljuk egyes élőlénycsoportok (elsősorban vízbogarak és vízipoloskák) esetében az általunk revideált és publikált múzeumi gyűjteményi adatokat és azok lelőhelyeit is. Bár szinte teljes egészében vagy jelentős részben feldolgoztuk korábban például az MTTM (Budapest), a Bakonyi Természettudományi Múzeum (Zirc), a Déri Múzeum (Debrecen), a Kazinczy Ferenc Múzeum (Sátoraljaújhely), a Mátra Múzeum (Gyöngyös), a Rippl-Rónay Múzeum (Kaposvár) és a Móra Ferenc Múzeum (Szeged) vízbogár gyűjteményét, ezekből az adatokból csak töredékük került előfordulási adatként publikálásra, és az

adatközlési pontokat bemutató térképen csak ezek a helyek kerültek feltüntetésre. Természetesen a pontok között nem csak a faunisztikai feltérési célú, leginkább minőségi alapú mintavételeink gyűjtőpontjait tüntettük fel, hanem az ökológiai vonatkozású, különböző mennyiségi alapú (legyen az teljesen kvantitatív vagy „csak” szemikvantitatív) módszereket alkalmazó mintavételeink előfordulási adattá transzformált helyinformációit is, ahogyan ezek előfordulási adatként történő publikációja is megtörtént (pl. Boda et al. 2023, Boóz et al. 2024a, Hárságyi et al. 2025).



2.2. ábra. 554 mintavételi pont a Földközi tenger keleti medencéjének szigetein. (eredeti)

2007-től kezdődően szerveztünk gyűjtőutakat a Földközi tenger keleti medencéjének szigeteire, azok szinte egyáltalán nem vagy kevéssé ismert vízi makrogerinctelen faunájának feltárása céljából. 2007-ben Rodoszon 57, 2008-ban Krétán 115, 2010-ben Korfun 65, 2018-ban Máltán (beleértve Málta, Comino, Gozo szigeteket) 80, 2019-ben és 2020-ban Cipruson 85, 2024-ben Lefkadán 49, Kefalónián 64, és Zákinthoszon 39, azaz mindösszesen 554 mintavételi ponton végeztünk gyűjtéseket (2.2. ábra). A gyűjtőutak általában két hétig, 2010-ben és 2024-ben három hétig tartottak. Igyekeztünk a lehető legtöbb elérhető víztértípust befoglalni a mintavételbe, Málta esetében gyakorlatilag az adott szigetekre elérhető összes felszíni természetes és a legtöbb mesterséges vízből gyűjtöttünk, de a többi szigeten is lefedtük az elérhető felszíni vizek jelentős részét. Máltán és Cipruson a helyi kollégák (Eman Calleja és Quinn Sant, illetve Athina Papatheodoulou és Marlen I. Vasquez) tartottak velünk a mintavételeken, míg a görög szigetekre a mintavételeket önállóan, de a görög kollégák (Stefanos Kalogirou, Ioannis Karaouzas) hathatós útmutatásai és térképei alapján végeztük.

2.2.2. Mintavételi módszerek

A vízi makrogerinctelen fauna célirányosan faunisztikai szempontú feltárását, egy-egy adott terület fajkészletének megismerését célzó mintavételek esetében olyan módszerek használata a célszerű, amelyek relatíve gyors, olcsó, egyszerűen alkalmazható, számos mikroélőhelyen használható megoldást kínálnak. Ezek között vannak a teljes makrogerinctelen spektrum vizsgálatára alkalmas (pl. a kézhálózás, kotróhálózás), illetve speciálisan egy vagy néhány élőlénycsoport vizsgálatára kifejlesztett, abban ugyanakkor megkérdőjelezhetetlenül a legnagyobb hatékonyságot adó módszerek (pl. az uszadékhálózás különböző módoszatai az árvaszúnyogok, vagy a varsacsapdázás a ragadozó vízbogarak és poloskák vizsgálatára). Minden publikációban részletesen megadtuk, hogy a közölt adatok milyen mintavételi módszer alkalmazásával gyűjtött minták feldolgozásának eredményei, de egy rövid áttekintést ehelyütt is érdemes adni az általunk leggyakrabban alkalmazott módszerekről.

Biotikai adatok mind a faunisztikai célú, azaz kvalitatív, egyedszámok rögzítését és egységnyi térfogat vagy felület mintavételezését nem igénylő, a fajkészlet minél teljesebb feltárását célzó mintavételek során, mind az ökológiai kérdésekre választ kereső, az előbbi feltételeket részben vagy egészben teljesítő (szemi)kvantitatív vizsgálatunk során keletkeztek.

A legtöbb faunisztikai mintavétel esetén a vízhálózás módszerét alkalmaztuk, amely során a gyűjtéshez 0,2 mm lyukbőségű kútszövetből és 0,5 mm és 1 mm lyukbőségű szítaszövetből készített, 1,5 méter hosszú nyéllal ellátott, 25×25 cm oldalhosszúságú ötszög és 25 cm átmérőjű kerek kézhálókat (standard pond net) használtunk, melyek mélysége is 25–40 cm volt. A hálózás során a vízben lábalva, az adott szakaszon az összes jellegzetes víztestet, különböző élőhelyfoltot felkeresve a vízfelszín, a növényzet és az üledék felső rétegének átvizsgálása is megtörtént. Nagyobb, nem lábalható folyók és tavak esetében a csónakból történő alkalmazás során a vízfelszín, a növényzet, a vízbe lógó ágak felülete, és a partvonal került mintázásra. A hálók tartalmát ez esetben egy különálló, lezárható vödörbe ürítettük, a parton vagy a csónakban, válogatótálcan történt meg a szortírozás és az egyedek begyűjtése. A vízhálózást kiegészítendő szinte minden esetben a vízbe lógó faágak és egyéb tereptárgyak felszínéről kézi gyűléssel is gyűjtöttünk.

A víz felszínén sodródó, vagy az egyes akadályokon, vagy lelassuló áramlással jellemezhető helyeken felgyülemelő uszadék különleges lelőhelyét adja számos a vízi élőlénynek. Számos faj passzív, sodródással történő terjedésében fontos szerepet játszik, lehetőséget ad a megkapaszkodásra és a rejtőzésre. Több állatcsoport (kétszárnyúak, kérészek, szitakötők, bogarak, poloskák) képviselőit is megtalálhatjuk az uszadékban (Móra és Dévai 2004). Mi a vizsgálataink során elsősorban az árvaszerűség-bábbőrök gyűjtésére használtunk kézi uszadékhalózást, de az előkerülő többi élőlényt is begyűjtöttük. Esetenként egy szitászövetből készített hálóval óvatosan hálóztuk az összegyűlő uszadékot, majd ezt kisméretű tálcába belemosva vizsgáltuk át bábbőrök után kutatva, de gyakrabban közvetlenül a kis tálcába merítettünk az uszadék felszínéről.

Alkalomszerűen, amikor a mintavételi hely és a projekt célja szükségesé tette, a nagyméretű ragadozó csíkbogarak befogására, amelyek esetében a hálózás nem elég hatékony, párizsival vagy májjal felcsalizott palackcsapda- és/vagy varsacsapda-sorokat is kihelyeztünk az állóvízi mintavételi helyekre egy éjszakára (v.ö. **Kálmán et al. 2007a**).

A faunisztikai gyűjtések alkalmával a terepen is könnyen azonosítható, nagyméretű fajoknál (pl. nagy testű csíkbogarak, csiborok, csigák, szitakötő imágók, búvárpók, piócák) megfigyelési adatokat is figyelembe vettünk, ezek megfogott példányait határozás után szabadon engedték, az adatokat terepen diktafonon, illetve telefonos jegyzet formájában rögzítettük.

Kisebb vízfolyások esetében egy szimpla kézihálóval, annak keretére alkalmanként egy mélyebb (legalább 50–70 cm mély) zsákot erősítve a legcélravezetőbb gyűjtési módszer a folyásiránynak háttal állva az üledék felrugdosása és ezzel egy időben a hálóval körkörös mozdulatokkal a felkavarodott, sodrásnak induló üledék áthálózása (kick and sweep módszer). Mindez szimpla faunisztikai mintavételre, de az üledék rugdosását egységnyi területen végezve akár szemikvantitatív minták vételére is alkalmas. Utóbbi pontosabbá tételére alkalmas a háló kiegészítése egy 25×25cm-es leghajtható kerettel és egy oldalhálóval, ami így a Surber mintavevőt és mintavételi technikát eredményezi, amit szintén gyakran alkalmaztunk a hegy és dombvidéki patakokban az ökológiai alapkérdéseket vizsgáló kutatásaink során. Utóbbi minták esetében az élőlények elkülönítése az üledéktől vagy még terepen, nagyméretű válogatótálcákra szétterítve megtörtént, vagy a teljes minta konzerválásra került és a válogatásra a laboratóriumi munkafázisban került sor.

Kisebb mélységű vízterekben (alföldi mocsarak, két méternél nem mélyebb holtmedrek) az ezredforduló környékén jelentős mennyiségű kvantitatív mintát vettünk a különböző növényállományok vízi makrogerinctelen élőlényegyütteseiből az *Aqualux* névre keresztelt mintavételi eszközzel is (Nagy et al. 1998, **Csabai et al. 2001c**). Ez egy 0,5 négyzetméter alapterületű, egy méter magas, szükség esetén egy toldalékkal két méter magasra bővíthető, alumínium lemezből készült hengerpalást. Alsó pereme kiélezett, így sűrű állományok mintázására is alkalmas, mikor a mintavevő a növényzetet súlyánál fogva (toldalékkal együtt 63 kg) elvágja, és az üledékbe hatol, így a belső térből a növényzet és a víz az élőlényekkel együtt egészen az üledék felszínéig eltávolítható.

A nagyobb folyókban az üledékfauna vizsgálatának egyik legjobb eszköze a kotróháló (dredge), amely kiválóan alkalmas a nem lábalható vízfolyások vízi makroszkopikus gerinctelen szervezeteinek szemikvantitatív mintavételezésére (Csányi et al. 2012a, 2012b, Liska et al.

2015). Az általunk alkalmazott egyedileg elkészítettetett kotróháló kerete 350 mm élhosszúságú, egyenlő oldalú háromszög, amely 5 mm vastagságú 100 mm szélességű laposvasból készült. A belső oldala a „harapás” mélységét és erősségét biztosítandó 30 mm mélységben fogazott, a helyes fogak enyhén kifelé hajlanak. A keret külső oldalán az élhez erősítve egy 50 cm hosszú, 0,5 mm lyukbőségű szitaszövetből készített, hátrafelé nyitott zsák található. Ennek nyílását gyorskötözővel zárjuk a mintavételek előtt. A zsák épségét egy 20 cm széles erős vászon „szoknya” biztosítja, mely kívülről a keretre erősítve védi hálót a nagy erőbehatásnak kitett részeken. A háromszög sarokpontjaira a belső oldal irányában három darab 80 cm hosszúságú vasrúd csatlakozik, melyeket másik végükön egy vaskarika fog össze. A karikához csatlakozik egy 1 m hosszú, 18 mm anyagvastagságú nehéz acéllánc, amely a mintavétel közben a kotróháló vízszintes helyzetét biztosítja. A lánchoz csatlakozik egy statikus hegymászó kötél (10–15 mm vastag, 100 méter hosszú) egy kábeldobra tekercselve. A kotróhálóval végzett gyűjtés felületre vonatkoztatva szemikvantitatívnak tekinthető (kb. 0,4 m x vontatási hossz m). A kotróhálós mintavétel során a minták kimosását, mozgatását segítő vödörket és egy válogató tálcát is alkalmaztunk, melybe a háló tartalma az átmosást követően kiborítható volt. A mintavétel során egy 4,65 m hosszúságú, katamarán szerkezetű, üvegszálás műanyagból készült, 9,9LE motorral ellátott csónakot vettünk igénybe, amely kellő helyet biztosított a mintavételt végző három személy részére és kellően stabilnak bizonyult a mintavétel megvalósításához. A mintavételi helyet alvízi irányból megközelítve a csónak orrából a lánccal és kötéllal szerelt kotróhálót a hálós külső résszel előre egy dinamikus mozdulattal a vízbe dobtuk, majd a csónakot hátramenetben mozgatva az érezhető „harapási ponttól” számítva kb. 8–10 méteren keresztül vontattuk. Ezután a hálót felhúзва, a tartalmát a folyóban alaposan átöblítve, kiemeltük és a vödörbe ürítettük. A mintákat a parton, tálcákon szétterítve válogattuk.

A kifejezetten faunisztikai célzatú mintavételekből származó adatok közlése mellett, sokszor azokkal azonos közleményekben az ökológiai vizsgálatok szemikvantitatív és kvantitatív mintái anyagának jelentős részét faunisztikai adattá transzformálva szintén közreadtuk.

2.2.3. A vizsgált állatcsoportok

Felméréseink során igyekeztünk a teljes vízi makrogerinctelen spektrum átfogó vizsgálatát megvalósítani, általában az alábbi állatcsoportok esetében végeztünk faji szintű meghatározást és adatközlést: szivacsok (Porifera, csak a tavi szivacs), piócák (Annelida: Clitellata), vízicsigák és kagylók (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia), makroszkopikus rákok (Crustacea: Malacostraca: Decapoda, Amphipoda, Isopoda, Mysida; Branchiopoda: Anostraca, Notostraca), pókok (Araneae: csak az egyetlen teljesen vízi életmódú bűvárpók), kérészek (Ephemeroptera), álkérészek (Plecoptera), szitakötők (Odonata), vízi- és vízfelszíni poloskák (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha), vízibogarak (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea, Dryopoidea, Hydraenidae), tegzesek (Trichoptera), vízi recésszárnyúak (Megaloptera), igazi recésszárnyúak (Neuroptera), illetve a kétszárnyúak közül az árvaszúnyogok, csípőszúnyogok, púposzúnyogok és íbiszlégyfélék (Diptera: Chironomidae, Culicidae, Simuliidae, Athericidae).

2.2.4. Morfotaxonomiai és molekuláris módszerek a fajsztintú azonosításban

A kérészek, álkérészek, tegzesek, recésszárnnyúak, csípő- és púpossszúnyogok, valamint az íbiszlégyfélék esetében kizárólag lárvákat dolgoztunk fel. A szitakötők esetében lárvát, lárvabőrét és imágót, az árvaszúnyogok esetében lárvát és bábbőrét vizsgáltunk. A bogarak és poloskák esetében az adatközlések elsősorban a vízi életmódú imágók meghatározásán alapultak, de a nagyobb méretű, könnyebben azonosítható lárvák is feldolgozásra kerültek. Az élőlények pontos, faji szintű azonosításában a következő csoportspecialisták vettek részt. Én magam „bogaras” lévén a vízbogarak identifikációját végeztem el, a tócsabogarak (Hydraenidae) vonatkozásában Lőkkös Andor, a karmosbogarak (Elmidae) és a vésettcsiborok (Helophoridae) egy részénél 2014-ig Kálmán Zoltán volt segítségemre. Az elmúlt két évben bizonyos mennyiségi minták kezelésében Kovács Zsolt vett részt. A földközi tengeri szigetéről származó minták esetében hathatós segítséget kaptam Hans Fery (Berlin), Robert Angus (London) és Elio Gentili (Varese-Rasa) csoportspecialistáktól. A vízi- és vízfelszíni poloskákat Boda Pál és Soós Nándor azonosította, bizonyos fajok és minták esetében Gavril Marius Berchi (Kolozsvár) volt segítségünkre. A tegzslárvák határozását Móra Arnold, kisebb részben Hárságyi Dorottya és Szivák Ildikó végezte. A szitakötők azonosítását eleinte Müller Zoltán, majd Móra Arnold és kisebb mértékben Farkas Anna és Fekete Judit végezte, a rodoszi és krétai szitakötőket Jürgen Ruddek (Lilienthal) azonosította. A kérészek, álkérészek, csípő- és púpossszúnyogok azonosításában Deák Csaba játszott kulcsszerepet. A görög álkérészeket Ignac Sivec (Ljubljana), a görög, máltai és ciprusi kérészlárvák jelentős részét Roman Godunko (České Budějovice) határozta meg. Az árvaszúnyogok határozása nagyrészt Móra Arnold és bizonyos mintasorozatok esetében Boóz Bernadett, Bartalovics Bea és Simon Anna Boglárka munkáját dicséri, akik a preparálási műveletekben is hathatós segítséget nyújtottak. A recésszárnnyúak határozását Móra Arnold és kisebb mértékben Boda Réka végezte. A puhatestűek azonosításában Bódis Erika, majd Pernecker Bálint játszott kulcsszerepet, a piócákat Málnás Kristóf, Fekete Judit és Móra Arnold azonosította. A rákok határozása Borza Péter és Berta József Balázs nevéhez köthetik, a földközi tengeri szigetek rákjai esetében Tomasz Rewicz és Michal Grabowski (Łódź) szakértelmére támaszkodtunk. A terepmunka során a könnyen felismerhető fajok adatainak rögzítésében az éppen jelen lévő kollégák vettek részt.

A begyűjtött vízi gerinctelen egyedeket nagyrészt Olympus SC50 digitális kamerákkal felszerelt fény- és sztereomikroszkópok (Nikon Eclipse E200, Nikon SMZ-800, Leica Wild M3Z, Leica Wild M420, Olympus MVX10, Olympus CX43) segítségével, hidegfényforrások (Zeiss KL1500LCD, Intralux 6000-I, PhotonicsLED) segítségével azonosítottuk. A fajsztintú 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. Ezen szakirodalmak jegyzéke megtalálható az adatközlő cikkekben, így ennek közreadásától ehelyütt – annak extenzív mivolta miatt – eltekintünk. A preparáláshoz minden esetben az adott élőlénycsoport esetében megszokott eljárásokat alkalmaztuk, a bogarak és poloskák esetében bizonyos génuszoknál elengedhetetlen volt az ivarszervek preparálása, míg az árvaszúnyogoknál a maratás, öblítés és a festési eljárásokkal készített preparátumok elkészítése a legtöbbször szükséges lépés a lárvák határozásához. A bábbőrök esetében is tartós preparátumok készültek. Az ezzel kapcsolatos információk is részletesen megtalálhatók a vonatkozó közleményekben.

A legtöbb Kárpát-medencében végzett vizsgálat során, valamint a földközi-tengeri szigeteken végzett mintavételek esetében 2007–2017 között a minták tartósítására még csak 70%-os etanolt alkalmaztunk, így ezek a későbbiekben néhány elenyésző számú kivételtől eltekintve molekuláris azonosításra alkalmatlannak bizonyultak. Ezek esetében csak morfortaxonómiai módszereket használtunk (lásd előző bekezdések). A 2018–2024 közötti mintavételek során a szigeteken minden esetben, a hazai terepmunkák során pedig részben már 96%-os nagy tisztaságú etanolban tartósítottuk a begyűjtött élőlényeket, így a morfológiai vizsgálatokon felül a molekuláris azonosítást [DNS vonalkódolás, a citokróm-c-oxidáz I alegységet (COI) célozva] is el lehetett végezni. Ennek során a DNS kivonása leginkább a begyűjtött élőlények egy-egy (kis méret esetén több) lábából vagy a potrohából származó szövetből történt Chelex eljárással (Casquet et al. 2012). A COI 650 bázispár hosszúságú fragmentumát különböző primerekkel amplifikáltuk, leggyakrabban a klasszikus általános primereket használva: LCO1490 és HCO2198 (Folmer et al. 1994), LCO1490-JJ és HCO2198-JJ (Astrin és Stüben 2008), vagy utóbbiak és LEPR1 (Hebert et al. 2004) keveréke. Az amplifikálást Hou és munkatársai (2007) és Hebert és munkatársai (2004) által közölt ciklusbeosztások és protokollok alapján végeztük, 12 µl térfogatban, amely 1,1 µl DNS-templátot, 1 µl primert, 6 µl DreamTaq PCR Master Mix-et (Thermo Scientific) és 2,9 µl nukleázmentes vizet tartalmazott. Ezután minden reakciótermékből 2 µl-t ellenőriztünk 1%-os agaróz gélelektroforézissel az amplifikáció megerősítésére. 5 µl PCR-terméket Exonukleáz I-gyel (2U, EURx) és alkalikus foszfatáz Fast Polar-BAP-vel (1U, EURx) tisztítottunk a gyártó utasításai szerint. A fenti labormunkákat szigetekről származó bogarak és poloskák esetén a Szlovák Tudományos Akadémia Növénytan és Biodiverzitás Központjában (Bratislava, Szlovákia, Fedor Čiampor, Zuzana Čiamporová-Zaťovičová), míg a többi élőlénycsoport esetében a Łódźi Egyetem Gerinctelen Állattani és Hidrobiológiai Tanszékén (Łódź, Lengyelország, Tomasz Rewicz, Tomasz Mamos és Michal Grabowski) végezték. A ciprusi minták csiga, szitakötő és tegzes anyagának egy része esetében a Naturalis Biodiverzitás Központban (Leiden, Hollandia, Jan N. Macher), valamint egyes kérész, álkérész, kétszárnyú és féregminták esetén a Ciprusi Műszaki Egyetem Vegyészmérnöki tanszékén (Limassol, Ciprus, Marlen I. Vasquez) zajlottak a labormunkák. A Kárpát-medencei minták előkészítése minden esetben a lódi laboratóriumban történt. Az egyirányú Sanger-szekvenálást a Macrogen Europe (Amszterdam, Hollandia) végezte szolgáltatásként. A nyers szekvenciákat a Geneious szoftvercsomag különböző verzióival (10.2.6–11.1.5, Kearse et al. 2012) szerkesztettük, trimmeltük és illesztettük. A már ismert szekvenciák beazonosítására, fajnevekkel kapcsolására BLAST kereséseket használtuk (Altschul et al. 1990). A számos hazai minta és a 2024-ben a jón szigeteken gyűjtött minták még laboratóriumi feldolgozás alatt vannak. A szekvenciákat a Barcode of Life Data System (BOLD, Ratnasingham és Hebert 2007) adatbázisban és exporttal a GenBank adatbázisban (Benson et al. 2013) helyeztük el. Egyelőre csak azok a szekvenciák publikusak, amelyeket már megjelent publikációkban használtunk fel (pl. **Csabai et al. 2020**, **Rewicz et al. 2021**, **Dettner et al. 2024**, **Boóz et al. 2024a**), de a publikálásukkal párhuzamosan reményeink szerint még idén az összes új szekvenciát publikusan is hozzáférhetővé tesszük.

Bizonyos esetekben a BLAST párosításokon túlmenően további összevetéseket is végeztünk már meglévő szekvenciákkal, különösen akkor, ha taxonómiai vonatkozásokat szerettünk volna feltárni. Ez történt a máltai szitakötők [*Anax imperator* Leach, 1815 és *A. parthenope* (Selys, 1839), illetve *Ischnura* spp., **Rewicz et al. 2020**] valamint az *Agabus*

uliginosus (Linnaeus, 1761) (Dettner et al. 2024) vizsgálata esetében. A kapott DNS-szekvenciákat összehasonlítottuk nyilvánosan elérhető szekvenciákkal, amelyeket a Barcode of Life Data Systems (BOLD; Ratnasingham és Hebert 2007) nyilvános adattárából töltöttünk le. Az intra- és interspecifikus genetikai távolságokat a Kimura 2-paraméteres modell (K2P; Kimura 1980) alapján számítottuk a BOLD munkafelület analitikai eszközeivel (Distance Summary és Cluster Sequences). A fenogramokat a MEGA X (Kumar et al. 2018) szoftverrel, neighbor-joining módszer segítségével (Saitou és Nei 1987), a K2P távolság alapján, 1000 bootstrap ismételéssel hoztuk létre. A genetikai diverzitást, azaz a haplotípus-diverzitást (h) és a nukleotid-diverzitást (π) (Nei 1987) a DnaSP v5 szoftverrel (Librado és Rozas 2009) becsültük meg. A kapcsolatokat medián-joining hálózat ábrázolásával vizualizáltuk, melyhez a PopART programot használtuk (Leigh és Bryant 2015). Három különböző fajhatárolási módszert alkalmaztunk, amelyek két különböző megközelítést képviselnek. Ezek közül kettő távolságalapú módszer. A BOLD adatbázisába integrált Barcode Index Numbers (BIN) lehatároláson alapuló módszer (Ratnasingham és Hebert 2013) a COI DNS-szekvenciákat genetikai távolságuk alapján sorolja klaszterekbe. Az Assemble Species by Automatic Partitioning (ASAP) módszert (Puillandre et al. 2021) egy hierarchikus osztályozási algoritmus, ami a páronkénti távolságeloszlás alapján végzi a fajok elkülönítését. Az ASAP elemzést az iTaxoTools v.0.1 szoftverrel futtattuk (Vences et al. 2021). Ezen felül alkalmaztunk a Bayes-féle multi-rate PTP (mPTP) módszert (Kapli et al. 2017) a filogenetikai alapú fajhatárolás céljából.

2.2.5. Az irodalmi áttekintés és az adatgyűjtés módszerei

A 2.4. fejezetben röviden bemutatjuk a vízbogarak magyarországi alapvetése frissítésének egyes elemeit, amely munkának a fajok aktuális jegyzékének és jellemzésének elkészítésén felül igen hangsúlyos része a teljes hazai vízbogaras irodalom felkutatása, feldolgozása, a fajok előfordulási adatainak kigyűjtése, a hazai publikációs és adatközlési trendek felvázolása, a hazai vízbogárkutatás történetének ismertetése, szakaszolása, és a fontosabb mérföldkövek, kutatási programok és kutatók bemutatása. A 2.4.2. fejezetben ennek az igen extenzív, publikálásra előkészítés alatt álló munkának egy rövidített, más fejezetekben bemutatott saját hozzájárulásaink nélküli verziója olvasható. A teljeskörű irodalmi feldolgozás legfontosabb kulcsmozzanata az egyes cikkek megtalálásában rejlik. E munka kezdetekor már alapvetően tisztában voltunk a hazai vízbogaras irodalom fontosabb elemeivel, több mint húsz éve követtük nyomon a vízbogarakkal kapcsolatos publikációkat, így a feldolgozás alapját a már eleve ismert kb. 300 közlemény adta. Azonban ez közel sem volt teljes, így többféle keresési módszert alkalmaztunk a még nem ismert publikációk felkutatására. Első és legfontosabb forrásunk az internetes keresés volt, ennek is több szintjét alkalmaztuk. Egyszerű „Google” és „Google Scholar” kereséseket alkalmaztunk a [„vízbogarak” site:.hu filetype:pdf], valamint az összes vízbogár génusz esetében a [„(génusz)” site:.hu filetype:pdf] kombinációkkal. Ugyanezt megismételtük a [„(génusz)” + „Hungary” filetype:pdf] keresésekkel is. Ezen felül nagyon hasznosnak bizonyultak a hazai digitális irodalmi adatbázisok [Arcanum, <https://www.arcanum.com/hu/>; az Országos Széchenyi Könyvtár (OSZK) Elektronikus Periodika Adatbázisa, <https://epa.oszk.hu/> és szintén az OSZK Magyar Elektronikus Könyvtár szolgáltatása, <https://mek.oszk.hu/>; a Pécsi Tudományegyetem (PTE) könyvtárának Digitalia szolgáltatása, <https://www.lib.pte.hu/hu/digitalia>; a MATARKA, <https://matarka.hu/>; az MTA könyvtárának repozitóriuma (REAL), <https://real.mtak.hu/>],

valamint a ZOBODAT cikkadatbázisa (<https://www.zobodat.at/>) és a ResearchGate (<https://www.researchgate.net/>) szakmai 'social media' oldal is. Ezen felül a feldolgozás során átnéztük a cikkek irodalomjegyzékét még nem ismert közlemény után kutatva, találat esetén erre célirányos keresést indítottunk. Szintén sok vonatkozó közleményt találtunk múzeumi folyóiratok saját oldalain (SMMI: Natura Somogyiensis, Mátra Múzeum: Folia Historico-naturalis Musei Matraensis, MTTM: Folia Entomologica Hungarica, stb.). Amennyiben valamely hivatkozás alapján ismertté vált cikk digitális változatát nem sikerült megtalálnunk, úgy könyvtári katalógusokban kerestük meg a nyomtatott verzió lelőhelyét, és vagy személyesen vagy könyvtárközi digitalizálás útján szereztük meg. Több esetben felvettük a kapcsolatot a szerzővel és tőle igyekeztünk digitális másolatot kérni.

Az összegyűjtött irodalmakat előzetesen szelektáltuk. Az első szűrőn csak olyan cikkek jutottak át, amelyek konkrét fajnevet említenek, a vízbogarakat csak család vagy génusz említő közleményeket nem vizsgáltuk. A fajneveket tartalmazó cikkeket ezután öt különböző kategóriába soroltuk. „Data” kategóriába soroltuk azt a közleményt, amely Magyarország jelenlegi területéről említ konkrét 'előfordulási adatot'. Előfordulási adatként értékeltünk minden olyan említést, amely 1920 utáni közlemények esetében legalább településhez, 1920 előtti közlemények esetében legalább megyéhez vagy kistájhoz köthető. „Data-exHungary” kategória besorolást kaptak azok a közlemények, amelyek ugyan tartalmazznak előfordulási adatot, de ezek Magyarország jelenlegi határain kívül esnek. „Catalogue” címkével jelöltük azokat a közleményeket, amelyekben egyértelmű jelölés van a faj(ok) magyarországi előfordulására, de konkrét adatot nem közölnek. Ide sorolódott több taxonómiai revíziós munka. E cikkeket kiegészítettük az egyes csoportok aktuális palearktikus vagy világ katalógusainak megfelelő fejezeteivel, amennyiben rendelkezésre áll ilyen. „Ecology” címkét kaptak azok a cikkek, amelyekben van ugyan fajnév, de a konkrét hely nem azonosítható be, mert céljuk nem faunisztikai adatközlés, hanem ökológiai kérdéseket igyekeznek megválaszolni. Számos ökológiai vonatkozású cikkben vannak beazonosítható előfordulási adatok/lelőhelyek, ezek ebben az esetben természetesen a „Data” kategóriába sorolódtak. „Popular” kategóriába kerültek azok a közlemények, amelyek tartalmazznak ugyan fajneveket, de céljuk az ismeretterjesztés vagy egy-egy érdekes jelenség leírása. A feldolgozásba minden olyan cikket bevontunk, ami 2024. május 31. előtt jelent meg.

Minden egyes hazai irodalomban említett, taxonómiai szempontból jelenleg is valid faj esetében létrehoztunk egy adatlapot, amely tartalmazta a faj 1) hazai irodalomban releváns szinonimáit, 2) első hazai említését, 3) utolsó hazai említését, amennyiben az tíz évnél régebbi, 4) hazai előfordulásának említését a nemzetközi katalógusokban, 5) említését hazai monográfiákban, 6) az irodalmi hivatkozásait, 7) példányai ismert hozzáférhetőségét hazai gyűjteményekben, 8) az összes rendelkezésre álló saját és irodalmi adat alapján a faj adatszám alapú, valamint ETRS alapú előfordulási gyakoriságát, 9) hazai előfordulásának trendjét, ha megadható (csökkenő/növekvő/stabil/adathiányos), 10) előfordulásának státuszát (megerősített, megerősítésre szoruló, törölt, várható, kérdéses), valamint 11) nem kötelező jelleggel megjegyzéseket és további információkat, esetleg új, még nem publikált adatokat.

A „DATA” kategóriába került cikkek esetében kigyűjtöttük az adattal említett fajok számát, a közölt adatok számát, az adatközlésben szereplő vízbogár családokat, a szerzők hazai vagy külföldi mivoltát, a megjelenési hely/kiadó hazai vagy külföldi mivoltát, valamint a közölt

fajok esetében a hivatkozást hozzáadtuk az adott faj irodalmi hivatkozásainak jegyzékéhez. A „Catalogue” kategória közleményei esetében külön hozzáadtuk a kategória hivatkozást az adott faj(ok) adatlapjához.

A cikkekben közölt, elemzésbe bevont adatok esetében igyekeztünk azokat harmonizálni, az ismétlődő adatokat szűrni (pl. **Boda et al. 2023** összes adatszámából levontuk a **Csabai et al. 2015a** és **Boda et al. 2009** által már más formában közölt adatokat), a revideált adatokat összekapcsolni és a helyes fajnévvel figyelembe venni. Minden igyekezetünk ellenére természetesen maradhattak ismétlődő, többször beszámított adatok az adatsorunkban, ezek relatíve elenyésző mennyisége azonban a bemutatott trendeket meggyőződésünk szerint nem befolyásolhatja jelentősen.

2.2.6. A DNS vonalkód lefedettség vizsgálatának módszerei

A pán-európai szintű vonalkód lefedettség vizsgálatához – az e csoportokkal kapcsolatos taxonómiai tudásunkon és gyakorlatunkon, valamint a közösségekben betöltött jelentős ökológiai szerepükön túl – azért választottuk a vízibogarakat és a vízi- és vízfelszíni poloskákat, mert rendszertani és faunisztikai szempontból is viszonylag jól feltárt és alaposan dokumentált, jól ismert csoportoknak számítanak Európában, különösen más rovarcsoportokhoz képest, ahol az adathiány sokkal nagyobb (Polhemus és Polhemus 2008, Short 2018). Az elemzések során összesen 33 család előfordulási adataival dolgoztunk, az eddigiektől eltérően az összes Európában ismert vízibogárcsaládot bevontuk, beleértve a Limnichidae és Heteroceridae családokat is, amelyek a korábbi fejezetek faunisztikai összesítéseiben nem szerepeltek. Úgy ítéltük meg, hogy az Európában látható regionális egyenlőtlenségeik ellenére jelenlegi tudásunk alapján mind a bogarak, mind a poloskák esetében képesek vagyunk általános képet alkotni és azonosítani a főbb trendeket.

Első lépésként elkészítettük az eddigi legátfogóbb pán-európai fajlistákat a bevont bogár és poloska családok vonatkozásában, és minden egyes fajhoz hozzárendeltük az országos szintű előfordulásait (a továbbiakban az országon belüli előfordulás = országrekord = CR). A Gyrinidae, Dytiscidae és Hydrophiloidea családsorozat családjai esetében a palearktikus katalógusok (általában) évenként frissített online verzióra támaszkodtunk elsősorban (legfrissebb verziók Hájek és Fery 2022, Nilsson és Hájek 2025, Prevožný 2022, az elemzésekhez még ezek 2019, 2021 és 2021 évi verzióit is használtuk). A kisebb bogárcsaládok és a vízi poloskák esetében nyomtatott katalógusokat és azok frissítéseit vettük alapul (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).

A földrajzi kategorizálás során a katalógusokban szereplő egységekre (a továbbiakban: országok) támaszkodtunk. Ezek többsége független állam volt, de szerepelt néhány távolabbi, nem független szigetcsoport, nagyobb országok kisebb régiói, illetve a régebbi adatokban olyan területek is, amelyek több országon is átnyúlnak. Végül 53 Európához sorolt egység („ország”) került be az elemzésbe. Az Európa és Ázsia határán fekvő országok (Oroszország, Kazahsztán, Törökország) esetében csak a bizonyítottan európai területekről származó előfordulásokat vettük figyelembe. Az oroszországi régiókat, a katalógusok bontásának is

megfelelően három részre osztottuk: északi, középső és déli területekre. A Dél-Kaukázus államai (Örményország, Azerbajdzsán és Grúzia) szintén Európa és Nyugat-Ázsia határán helyezkednek el, de a teljes területüket Európa részének tekintettük. A távoli szigeteket (pl. Feröer-szigetek, Azori-szigetek, Madeira, Kanári-szigetek) különálló egységként szerepeltettük, míg az olyan kisebb, nem független szigeteket, mint Baleárok, Korzika, Szicília vagy Kréta, az adminisztratív országukhoz rendeltük hozzá. Az Európán kívüli, de európai államokhoz tartozó területeket (pl. Francia Guyana, Mayotte, Réunion) kizártuk, mivel teljesen eltérő ökorégiókhoz tartoznak. Ciprust és Máltát, bár biogeográfiai inkább Nyugat-Ázsiához és Észak-Afrikához tartoznak, közelségük és európai uniós tagságuk miatt bevontuk az elemzésbe.

Ezután az adathalmazt tovább, a katalógusokban nem szereplő rekordokkal egészítettük ki, amelyeket átfogó irodalomkutatás során azonosítottunk. Összesen közel 300 országrekordotadtunk hozzá az adatsorhoz 76 tudományos közleményből. A kevésbé kutatott területekre (pl. Szerbia és más balkáni országok) vonatkozóan megbízható, de nem publikált adatokat is figyelembe vettünk (konferenciák összefoglalói, nyílt hozzáférésű adatbázisok adatai stb.). Az adatok kritikai áttekintését követően elvégeztük a taxonómiai/nevezéktani ellenőrzéseket, a szinonimákat aktualizáltunk, valamint szakértői vélemény vagy publikációk új információi alapján módosítottunk egyes országrekordokat. Azok az országrekordok, amelyek esetében az előfordulási hely nem volt egyértelműen meghatározható, törlésre kerültek (pl. volt „Jugoszlávia”, vagy „Kaukázus”). A volt Jugoszlávia területéről származó fajok mindegyike továbbra is szerepelt a listában, mert legalább egy utódállamban volt biztos adatuk, azonban a Kaukázus területéről hét fajt töröltünk az adathalmazból, mivel nem volt hitelesen besorolható előfordulási adatunk róluk (Jäch 1990, 1991, Schödl 1993, Fery és Brancucci 1997, Angus et al. 2017, Nilsson és Hájek 2025).

A végső fajlistákat ezután feltöltöttük a BOLD adatbázisba és hiányelemzést (gap analysis) végeztünk. Ennek első lépéseként ellenőriztük az esetleges taxonómiai/nevezéktani eltéréseket (szinonimák, elírások), elvégeztük a szinkronizálást a BOLD nevezéktani bázisával (taxonomic backbone). Majd a BOLD felhasználói felületen elérhető „Progress report” opciót használtuk, hogy információt generáljunk az ellenőrző listákban szereplő egyes fajokhoz a BOLD-ban elérhető vonalkódjaik számáról. Ezután a progress report és a BOLD-ban nyilvánosan elérhető adatok alapján kiszámítottuk a fajonkénti nyilvános és nem nyilvános vonalkódok számát. Mindkét ellenőrző listához létrehoztunk találati listákat („hit list”), azaz kimutatásokat arról, hogy mely fajok esetében elérhető legalább 5 (továbbiakban e fajok száma BC5-ként szerepel), vagy legalább 1 (BC1) referencia vonalkód a BOLD adatbázisban (a küszöbértékek **Weigand et al. 2019** szerint kerültek meghatározásra). Az ezt követő elemzésekhez és vizualizációhoz kiszámítottuk az ötnél kevesebb, de legalább egy vonalkóddal rendelkező fajok számát is (BC1-4), valamint az összesített és országos vonalkódlefedettségeket is meghatároztuk az adott ország faunájának (fajszámának) százalékában megadva [nincs vonalkód (BC0%), ≥ 1 vonalkód (BC1%), < 5 vonalkód (BC1-4%) és ≥ 5 vonalkód (BC5%) a BOLD adatbázisban].

Következő lépésként, ahol csak lehetséges volt, a BOLD-ban elérhető vonalkódokat manuális adatbányászattal, egyenkénti keresésekkel a példányok megadott gyűjtőhelye alapján szintén az egyes országokhoz rendeltük. A nem nyilvános vonalkódok pontos országokhoz rendelése csak akkor volt lehetséges, ha az adott BIN-ben legalább három

nyilvános vonalkóddal együtt szerepeltek, ami már lehetővé tette a fa gráf létrehozását, és ez alapján a nem nyilvános vonalkódok országokhoz rendelése is elvégezhetővé vált. A továbbiakban azokat a vonalkódokat, amelyeket egy adott országhoz tudtunk rendelni országhoz rendelt vonalkódként [country-assigned barcode (CaBC)] említjük. A nagy mennyiségű vonalkódot szolgáltató országokat vonalkód forrásországgként [barcode source country (BCSC)] azonosítottuk.

Az alapszintű leíró és egyváltozós statisztikai számításokat PAST 4.01 verziójú statisztikai szoftverrel (Hammer et al. 2001) végeztük, a térképeket Bing támogatású MS Excel Map Charts eszközzel generáltuk. A további statisztikai modellezést R szoftverkörnyezetben (R Core Team, 2025) végeztük. A vonalkód-lefedettség, az egyes országokban elérhető vonalkódok száma, valamint a vizsgált rovarcsoportok közötti összefüggések feltárására különböző kombinációkban és különböző adatkészlet-részhalmazok (BC1, BC5, BC1%, BC5%, CR, CaBC) felhasználásával Spearman rangkorreláció elemzéseket futtattunk. Az egyes országok vonalkód-lefedettségének (BC1%) lehetséges magyarázó tényezőit és azok kapcsolatát vizsgálva generalizált additív modelleket (GAM) építettünk az „mgcv” csomag segítségével R környezetben, korlátozott maximális valószínűségű (REML) simítási paraméterrel (Wood et al. 2016). Az előzetes elemzések alapján öt paramétert használtunk kovariánsként, mindegyiket százalékos formában kifejezve: 1) Hasonlóság (BCSC-S%): az adott ország faunájának a vonalkód forrásországok faunaösszetételéhez viszonyított súlyozott átlagos Jaccard-hasonlósága. 2) CaBC%-arány: az adott országból származó vonalkódok százalékos aránya a faunájukhoz viszonyítva. 3) SPnum%: az adott országban előforduló fajok számának aránya a páneurópai faunához. 4) Area%: az adott ország területének aránya képviselt Európa teljes területéhez viszonyítva. 5) R1-4%: az adott ország faunájában ritka fajok aránya, ahol ritka fajként azokat a fajokat értelmezzük, amelyek öt vagy kevesebb európai országból ismertek. A tesztelt formula a következő volt: $BC1\% \sim BCSC-S\% + CaBC\% + SPnum\% + Area\% + R1-4\%$. A végső modell kiválasztása az Akaike-információs kritérium (AIC) alapján történt. Az egyes országok faunájának az európai vonalkód lefedettség növelésében rejlő relatív fontosságának, potenciáljának becsléséhez egy iteratív algoritmust alkalmaztunk, amely a potenciális hozzájárulásuk szerint rangsorolta az országokat az európai vonalkódolási lefedettség teljes eléréséhez. Minden lépésben megkerestük azt az egy országot, amely teljes faunájának vonalkódolása a legnagyobb mértékben növelné a páneurópai vonalkód-lefedettséget. Az elemzéseket a jelenlegi állapotból, csak a hiányzó fajkészletre, vagyis BC1 fajok nélkül, és a nullpontról, azaz a teljes fajlista alapján egyaránt elvégeztük.

2.3. Hozzájárulások a Kárpát-medence vízi makrogerinctelen faunájának ismeretéhez

A PhD munkám egyik fejezetét a vízbogarak faunisztikai alapvetésének megalkotása adta, amelyben a hazai fauna jegyzékének (Csabai és Szél 1999, Csabai 2000b) és határozókönyveinek (Csabai 2000a, Csabai et al. 2002a) összeállítása és a kisebb és nagyobb hazai gyűjtemények (MTTM, Bakonyi Természettudományi Múzeum (Csabai et al. 2005e), Déri Múzeum (Csabai et al. 2001a), Kazinczy Ferenc Múzeum, Mátra Múzeum (Csabai et al. 2001b), Rippl-Rónay Múzeum) vízbogár anyagának teljes vagy részleges feldolgozása mellett több ezer új bogáradatot közöltünk elsősorban leginkább az Aggteleki Karszt és a Cserehát (Csabai és Huber 2001, Csabai és Móra 2002, Csabai et al. 2002b), az Észak-Alföld és a Felső-Tisza-vidék

(Csabai 2001a, 2001b), valamint a Dél-Tiszántúl vidékéről (Csabai et al. 1999, Móra et al. 2002b), de bizonyos fajokhoz kapcsolódó szórvány adatokat adtunk közre az ország más területeiről is (Csabai 2000a, 2002, Csabai et al. 2002a). A bogáradatok mellett e területekről és mintavételekből közöltünk tegzeslárva (Móra és Csabai 2002a, 2002b, 2002c, Móra et al. 2002a, 2002b) és szitakötő (Móra et al. 2002a) adatokat is.

2003-tól a kutatások tárgyát kiterjesztettük a teljes vízi makrogerinctelen élőlényegyüttes vizsgálatára és a Kárpát-medence területéről, de a jelenlegi országhatárainkon belüli fókusz megtartásával, 2025 januárjáig több mint 3.000 pontról (mintavételi pont, lelőhely, észlelési/gyűjtési hely – a megnevezés változhat attól függően, hogy saját gyűjtés vagy megfigyelés, más munkacsoportok általunk feldolgozott gyűjtése, vagy éppen múzeumi példány revideálása-e az adat eredete, 2.1. ábra), több mint 100.000 előfordulási adatot adtunk közre. A közölt adatok legnagyobb része (kb. 98%-a) Magyarországról a származik, 12 nagyobb élőlénycsoport (szivacsok, férgek, puhatestűek, rákok, pókok, kérészek, álkérészek, szitakötők, poloskák, bogarak, tegzesek, kétszárnyúak, fátyolkák) több mint 700 vízi életmódú fajának előfordulását jeleztük az ország mintegy 2850 pontjáról, amelyek kb. 60%-a saját mintavétel és gyűjtés eredménye. A fennmaradó rész háromnegyedét felügyelőségi /kormányhivatali laborok és más hazai tudományos műhelyek projektjeinek általunk feldolgozott anyagainak eredményeképpen keletkezett, leginkább bogarakra és poloskákra vonatkozó adatok adják, negyede múzeumi gyűjteményi anyagok feldolgozásából származik.

Gyűjtéseink és mintafeldolgozásaink kiterjedtek az összes hazai nemzeti park illetékességi területére, így az Aggteleki Nemzeti Park (Csabai 2006, Csabai és Móra 2003b, Csabai et al. 2003c, 2004a, Kálmán et al. 2009, Móra és Csabai 2003a, 2003b, Móra et al. 2004b, 2005a, Soós et al. 2008a), a Balatonfelvidéki Nemzeti Park (Csabai 2006, Csabai et al. 2005e, 2009, Kálmán et al. 2006, 2007a, 2009, Móra et al. 2007, 2008, 2010a, 2011, Soós et al. 2008a, 2009a, 2009b), a Bükk Nemzeti Park (Csabai 2006), a Duna–Dráva Nemzeti Park (Berchi et al. 2018, Boda et al. 2011, Boóz et al. 2024a, Csabai és Nosek 2006a, Csabai és Sár 2007, Csabai et al. 2003b, 2005c, 2005d, 2007, 2009, 2010b, 2015c, Hájek et al. 2014(15), Hárságyi et al. 2025, Kálmán et al. 2007a, 2009, 2010, 2011a, 2011b, Mauchart et al. 2010, Méhes et al. 2012, Móra és Csabai 2019, Móra et al. 2019, Soós et al. 2009b), a Duna-Ipoly Nemzeti Park (Csabai és Kovács 2007, Csabai et al. 2005e, 2007, 2010a, Erős et al. 2005, Kálmán et al. 2009, Móra et al. 2010b), a Fertő-Hanság Nemzeti Park (Csabai és Kovács 2007, Csabai és Nosek 2006b, Csabai et al. 2007, 2010a), a Hortobágyi Nemzeti Park (Boda et al. 2004, Csabai 2003b, 2006, Csabai et al. 2003a, 2004c, Földesi et al. 2003, Hájek és Csabai 2009, Kálmán et al. 2007b, 2008, Móra et al. 2004a, 2004c, 2005a, 2005b, Soós és Csabai 2008), a Kiskunsági Nemzeti Park (Csabai 2003c, 2006, Csabai et al. 2010b, Hájek és Csabai 2009, Soós et al. 2010), a Körös-Maros Nemzeti Park (Berchi et al. 2018, Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai 2003c, 2006, Csabai és Móra 2003a, Csabai et al. 2010b, 2015a, 2015b, 2020, Dettner et al. 2024, Hájek et al. 2014(15), Móra et al. 2005a, 2018, Szivák et al. 2010a) és az Őrségi Nemzeti park (Csabai 2006, Csabai et al. 2010a, Kálmán et al. 2009, Móra et al. 2008, Soós et al. 2008a, 2009a, 2009b) illetékességi területéről is közöltünk adatokat.

A Kárpát-medence országhatáron kívül első területeire nézve számszakilag sokkal kevesebb, de faunisztikai szempontból sokszor figyelemreméltó adatokat közöltünk Csehországból (Bóóz et al. 2024, Hárságyi et al. 2025), Horvátországból (Merdić et al. 2005, Turić et al. 2008, 2012, 2021), Romániából (Berchi et al. 2018, Csabai 2002, 2003c) és Szlovákiából (Csabai 2002).

2.3.1. Faunisztikai és biogeográfiai szempontból kiemelésre érdemes fajok

Több élőlénycsoport vonatkozásában közöltük bizonyos fajok első hazai (vagy adott országbeli) előfordulását. Magyarországról, a PHD értekezésben már szereplő 8, és az azóta elsőként közölt 18 további vízibogárfajon túl (melyek felsorolását és hivatkozását lásd a 2.4.2. fejezetben), 33 árvaszúnyog (Boda et al. 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, Móra et al. 2004a, 2007, 2008, 2010a, 2010b, 2011, Méhes et al. 2012), 3 vízipoloska (Soós et al. 2009a, 2010), és egy felemáslábú rákfaj (Csabai et al. 2020) első hazai előfordulásának közreadása is köthető a biodiverzitás feltáró munkáinkhoz. Csehországból két árvaszúnyogfaj első előfordulási adatait közöltük (Boóz et al. 2024a), Horvátországban két vízibogárfajt találtunk meg első ízben (Turić et al. 2008), míg Romániából két (Csabai 2002, 2003c) és Szlovákiából egy vízibogárfaj (Csabai 2002) ottani első példányai kerültek elő az MTTM gyűjteményének revideálásakor.

Munkánk során – részben bizonyos élőlénycsoportok nagyon alacsony korábbi feldolgozottsági szintje (pl. árvaszúnyogok), részben az általunk alkalmazott módszerek, a lefedett területek, a korábban nem igazán mintázott víztértípusok és az egész évre kiterjedő mintavételek miatt – kétszáznál több ritka (értsd korábban mindössze egy vagy néhány ismert adattal igazolt) faj újabb előfordulási adatát közöltük. Ezek között szép számmal voltak olyanok, amelyek hazai előfordulását 70–80 évvel korábbi információk után sikerült újra megerősíteni. Ilyen volt például az egyetlen fokozottan védett, Natura 2000 jelölőfaj csikbogarunk, a széles tavicsikbogár [*Graphoderus bilineatus* (DeGeer, 1774)] „újrafelfedezése” a Bodroglókörben és a Felső-Tisza vidékén (Csabai 2001a, 2014a, Csabai et al. 2003a, Kálmán et al. 2007b, 2008, Soós et al. 2008a), a Dráva-síkon (Csabai 2014a, Csabai et al. 2015c, Kálmán et al. 2011b), valamint a Duna-menti árterek magyar (Csabai 2014a, 2016, 2017) és horvát részein (Turić et al. 2012, 2021). Bár első recens adatukat nem mi közöltük, de ugyanígy mindössze néhány régi ismert előfordulásukat követő „újrafelfedezésük” óta nagy folyóink mentén váltak szinte gyakorinak mondhatóvá a védett nagy és négyppúpú karmosbogaraink is [*Potamophilus acuminatus* Fabricius, 1792 és *Macronychus quadrituberculatus* P.J.W.Müller, 1806 (Boda et al. 2023, Csabai 2013, 2015a, 2015b, Csabai és Móra 2003a, Csabai és Sár 2007, Csabai et al. 2010a, 2010b, Csercsa et al. 2015, Kálmán et al. 2009, Kovács et al. 1999, 2002, Kovács és Hegyessy 1993, Kovács és Merkl 2005, Móra et al. 2005a, 2008)]. Mindkettő, de különösen a nagy karmosbogár stabil hazai populációi európai viszonylatban is kiemelten értékesek. A faj a 20. század első feléig 26 országból volt ismert a nyugati palearktikus régióban (Jäch et al. 2016), a legtöbb helyen kipusztult vagy nagyon erősen visszaszorult és kritikusan veszélyeztetett fajként tartják számon (v.ö. Boukal 2005, Kodada 1991, Kodada et al. 2022, Ribera 2000). Nagyobb számú újabb adatát, népes és stabil populációit Magyarországon felül mindössze Ausztria (Jäch et al. 2001, 2013) és Szerbia (Novaković et al. 2016, 2020) területéről jelezték, de ismerünk új adatokat Albániából (Graf et al. 2018), Bulgáriából (Novaković et al. 2020), Romániából (Novaković et al. 2020), Szlovákiából (Kodada et al. 2022), Lengyelországból

(Buczyński et al. 2011, Przewoźny et al. 2011), Fehéroroszországból (Moroz 2018), Oroszország Kalinyingrádi régiójából (Aleksiev et al. 2021), illetve egyet-egyet Svájcban (Oester et al. 2021) és Franciaországból (Gerend 2011), valamint Türkmenisztánból (Palatov és Rajabov 2017) és Marokkóból (Kodada et al. 2022) is. Az említett védett fajokon felül az újrafelfedezések közé sorolható többtucatnyi továbbra is ritka előfordulású bogár [pl. *Berosus fulvus* Kuwert, 1888; *B. geminus* Reiche et Saulcy, 1856, *Dytiscus circumcinctus* Ahrens, 1811; *Halipilus maculatus* Motschulsky, 1860; *Laccornis kocae* (Ganglbauer, 1904); *Hydroporus ferrugineus* Stephens, 1829; *H. dobrogeanus* Ienistea, 1962; *H. discretus* Fairmaire et Brisout, 1859; *H. neglectus* Schaum, 1845; *H. scalesianus* Stephens, 1828; *H. transgrediens* Gschwendtner, 1923, *Ilybius neglectus* (Erichson, 1837), *Hydrochus megaphallus* Berge Henegouwen, 1988 stb.], néhány poloska (pl. *Notonecta meridionalis* Poisson, 1926, *Notonecta obliqua* Thunberg, 1787) és számos árvaszúnyog faj is [pl. *Cladotanytarsus conversus* (Johannsen, 1932); *Xenopelopia falcigera* (Kieffer, 1911), *Trissocladius brevipalpis* Kieffer et Thienemann, 1908], melyeknek faunánkban megerősítettük recens előfordulását.

Több esetben nagy számú és tömeges előfordulásokról, stabil, szaporodó populációkról közöltünk „első” információkat olyan fajok esetében, amelyek korábban alig néhány példány alapján voltak ismertek. Ezek egy része a korábbi hiányos, nem megfelelő időben vagy módon végzett vizsgálatok miatt volt rejtve a hazai szakemberek előtt. Ilyen például korábban igen ritkának tartott Hebauer-kiscsíkibogár (*Hydroporus hebaueri* Hendrich, 1990), amely kora tavaszi fajként a pusztákon és a dombvidékek szárazabb, felemelegedő lankáin mondhatni igen gyakori, majd április végétől szinte teljesen eltűnik az élőhelyeiről (v.ö. **Boda et al. 2019, 2023, Móra et al. 2018, Szivák et al. 2010**), vagy a Szőrös keringőibogár [*Orectochilus villosus* (O.F. Müller, 1776)], amely inkább az éjszakai órákra tehető aktivitása miatt a kis és közepes méretű folyóvizeink direkt, az üledék rugdosásával járó vizsgálatának megindulásig extrém ritkának számított (v.ö. Ádám 1992), azóta azonban tudjuk, hogy szinte minden hegy és dombvidékünk vízfolyásaiban előfordul, helyenként a leggyakoribb keringőibogarunk (v.ö. **Csabai 2001b, 2006, Csabai és Huber 2001, Csabai és Nosek 2006b, Csabai és Móra 2002b, Csabai et al. 2001b, 2002b, 2003c, 2004a, 2007, 2009, 2010a, Erős et al. 2005, Hárságyi et al. 2025, Kálmán et al. 2011a, Kovács és Kovács 2006, Kovács és Merkl 2005, Kovács et al. 2000, Ködöböcz et al. 2006, Móra et al. 2005a, 2007, 2008**). Szintén jó példa az *Ilybius neglectus* (Erichson, 1837), aminek korábban mindössze néhány példányát ismerték hazánkban (Horvatovich 1979, Ádám 1992), de mára tudjuk, hogy dombvidéki erdei kisvizekben és a folyóinkat kísérő ártereken egyáltalán nem ritka (Ádám és Hegyessy 2004, **Csabai és Hájek 2009, Csabai és Nosek 2006a, Csabai et al. 2001b, 2003a, 2007, Móra et al. 2007, Szivák et al. 2010, Soós et al. 2008a**). Az ilyen fajok másik része a hiányos taxonómiai ismeretek, bizonyos figyelembe nem vett revíziók és/vagy fajleírások miatt egyszerűen nem került a kutatók látókörébe, vagy egyszerűen csak nem szerepelt az aktuálisnak tartott határozókönyvben. Több ilyen korábban valamiért elfelejtett, nem észlelt, és így elsőként csak nemrégiben regisztrált fajról derült ki, hogy tulajdonképpen nem is ritka. Ilyen volt például a Keleti csibor [*Hydrochara dichroma* (Fairmaire, 1892)], amelynek Smetana (1980) közölte első adatát Magyarországról egy régi múzeumi példány alapján, majd egészen az ezredfordulóig a haza bogarászati irodalom teljesen figyelmen kívül hagyta, miközben az alföldi és hegylábi felemelegedő élőhelyeken mérsékelten gyakorinak tekinthető és revideált múzeumi példányok alapján ez nem volt másképpen régen sem (v.ö. **Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai 2002, Csabai és Móra 2003a, Csabai et al. 2006, 2015a,**

Móra et al. 2018). Nagy meglepetésnek számított felfedezésekor (Kiss 1999) a *Mesovelis thermalis* Horváth, 1915 vízfelszíni poloska faj megtalálása egy Körös-menti szentély jellegű holtmederben. A fajt a püspökfürdői hévíz termofil endemizmusaként írták le, majd előkerült Ukrajnából, Moldáviából és Délnyugat Oroszországból is. Ennek ellenére előkerülésére hazánkban nem számítottak, és a magyar példányt esetében a 'lesodródás', mint eredet is felmerült lehetőségként. Mindez a második hazai példány előkerülésével dőlt meg, amely a Bakonyból származott (**Csabai et al. 2005c**), és számos új követte országszerte (**Boda et al. 2023, Csabai et al. 2005c, 2015a, 2015b, Kálmán et al. 2011b, Kiss et al. 2008, Móra et al. 2019, Soós et al. 2008a**), a Dráva mentén és a Kis-Sárrét területén kifejezetten gyakorinak tűnik. Azóta kiderült, hogy széles körben elterjedt Romániában, előkerült Bulgáriából, Horvátországból, Szerbiából, de kimutatták Azerbajdzsánból, Kazahsztánból, Tádzsikisztánból, Türkmenisztánból, Üzbegisztánból, Iránból, Kínából és Japánból is (Berchi et al. 2016, Vinokurov 2006). A fenékjáró poloska [*Aphelocheirus aesivalis* (Fabricius 1794)] szintén a folyók aktív hálózason alapuló kutatásának megindulásával vált nagy ritkaságból szinte gyakori fajjává (v.ö. Ambrus et al. 1995, Kovács et al. 2005), aminek tekintetében az általunk közölt adatok nem is annyira számosságuknál fogva értékesek, hanem inkább azért, mert több esetben is közöltük a kis és közepes folyók jellegzetes élőlényének tartott faj előkerülését kisebb patakokból is (**Boda et al. 2023, Csabai 2013, Hárságyi et al. 2025, Móra et al. 2002a, 2005a, 2007, 2008, Soós et al. 2009b**).

2.3.2. Természetvédelmi szempontból kiemelésre érdemes fajok

Egy különleges szeletét képezi az érdekes és értékes adatoknak, hogy egyre növekvő számú előfordulásokat regisztráltunk a legalább részben a klímaváltozás nyomán terjedő és megtelepedő fajok esetében. Tipikus példája ennek például az *Eretes sticticus* és az *Ilybius pseudoneglectus* mediterrán elterjedésközpontú, egyre inkább az alföldet „előzönlő” csíkbogárfajok (**Boda et al. 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, Hájek és Csabai 2009, Hájek et al. 2014/2015, Móra et al. 2018**). Részben más vonatkozásban, de ugyancsak a klímaváltozással együtt járó hatások állhatnak a fokozottan védett Balkáni hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979, v.ö. 4. fejezet, **Boda et al. 2011, 2015a, 2015b, Hárságyi et al. 2025, Kálmán et al. 2011a, Pernecker et al. 2020, Szivák et al. 2010**) Kárpát-medencei areaexpánziója, a vándor katonaszitakötő [*Sympetrum fonscolombi* (Selys, 1840), v.ö. **Boda et al. 2019, 2023, <https://www.izeltlabuak.hu/>**] egyre gyakoribbá válása, és valószínűsíthetően a kékszemű légivadász [*Erythromma lindenii* (Selys, 1840)] magyarországi „betörése” (v.ö. **Boda et al. 2023, Csabai et al. 2015a, Farkas et al. 2016, Móra és Farkas 2015**), és egyre szélesebb elterjedése mögött is.

A természetvédelem és a kapcsolt közigazgatási szervezetek számára mindig fontos és nélkülözhetetlen információt képeznek a védett fajok előfordulási adatai. A fentebb már említett három védett és fokozottan védett bogárfajon és egy fokozottan védett szitakötőfajon felül is számos védett faj újabb előfordulásairól közzeltünk adatokat (2.1. táblázat).

2.1. táblázat. A különböző szintű védelem vagy természetvédelmi egyezmények hatálya alatt álló vagy vörös listákon szereplő fajok, amelyekről előfordulási adatokat közöltünk a közlések hivatkozásával (Védettségi adatok: <https://termeszetvedelem.hu/kereso/vedett-fajok/>, Global Red list: <https://www.iucnredlist.org/>, EU Red list (Odonata): de Knijf et al. 2024 és <https://www.iucnredlist.org/>, HU Red list (Odonata): Kovács et al. 2017, Ambrus et al. 2018).

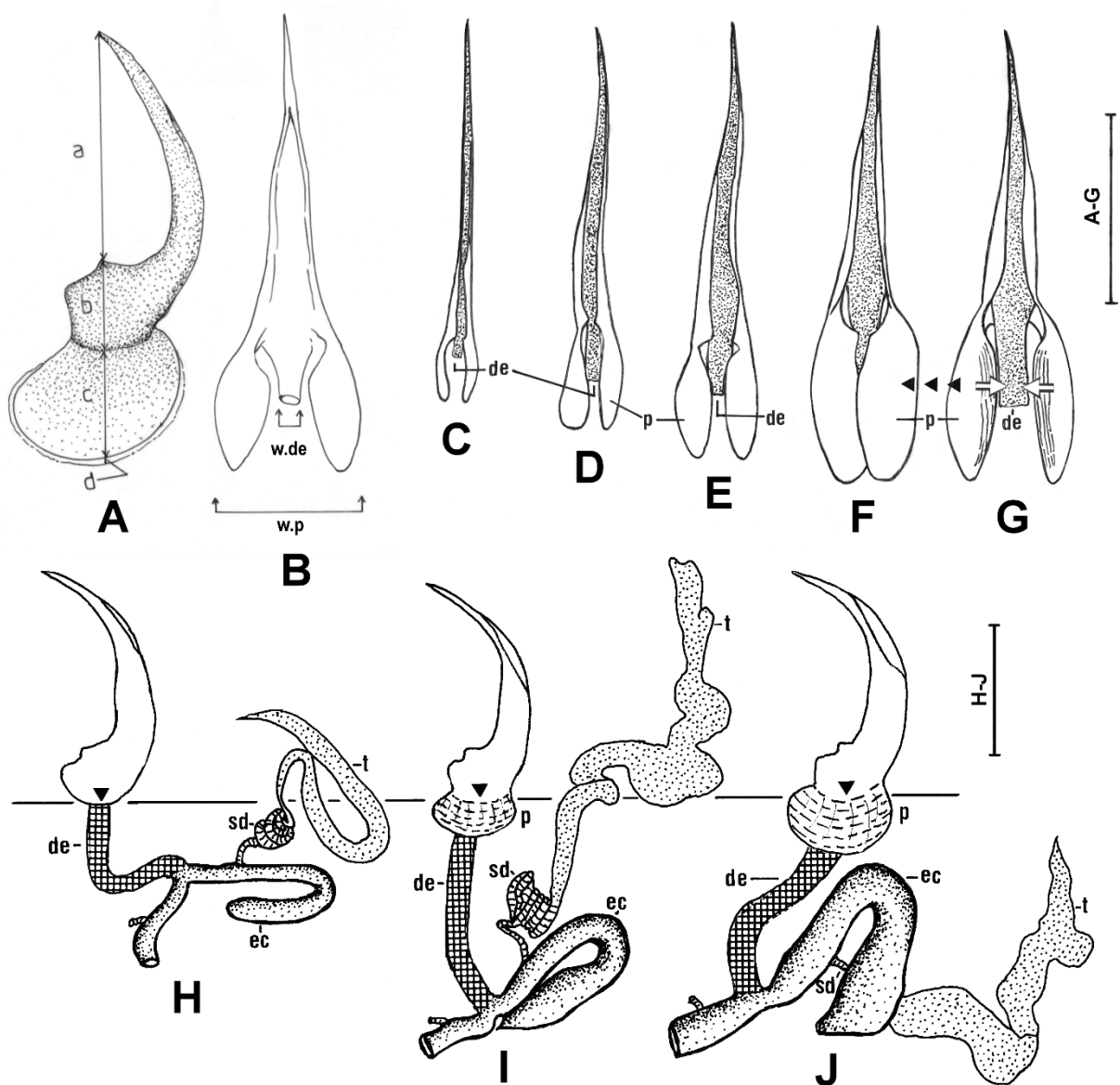
Csoport	Magyar név	Tudományos név	Védettség jellege	Saját közlések
Mollusca	Apró fillércsiga	<i>Anisus vorticulus</i> (Troschel, 1832)	Védett (5.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II. és IV.	Csabai et al. 2015a, Kálmán et al. 2006, Móra et al. 2019
Mollusca	Kúpos kerekcsigafaj	<i>Borysthenia naticina</i> (Menke, 1845)	Védett (5.000Ft)	Boda et al. 2023
Mollusca	Lapos tavikagyló	<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmässler, 1835)	Védett (5.000Ft)	Boda et al. 2023
Mollusca	Tompa folyamkagyló	<i>Unio crassus</i> (Philipsson, 1788)	Védett (10.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II. és IV.	Boda et al. 2023, Csabai 2013
Annelida	Magyar nadály	<i>Hirudo verbana</i> Carena, 1820	védett (25.000Ft), EU CITES B, CITES II.	Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, 2015b
Aranea	Búvárpók	<i>Argyroneta aquatica</i> (Clerk, 1757)	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2016, 2023, Csabai et al. 2015a, 2015b, Móra et al. 2019
Crustacea	-	<i>Niphargus hrabei</i> S.Karaman, 1932	Global Red List: VU	Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, 2015b
Crustacea	-	<i>Niphargus valachicus</i> Dobreanu et Manolache, 1933	Global Red List VU	Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, 2015b, Móra et al. 2018, 2019
Crustacea	Folyami rák	<i>Astacus astacus</i> (Linnaeus, 1758)	védett (50.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv V., Global Red list: VU	Móra et al. 2002a, 2007, 2008, Szivák et al. 2010
Ephemeroptera	Vágotthasú kérész	<i>Ametropus fragilis</i> Albarda, 1878	védett (5.000Ft)	Móra et al. 2005a
Ephemeroptera	Dunavirág	<i>Ephoron virgo</i> (Olivier, 1791)	védett (10.000Ft)	Boda et al. 2023
Ephemeroptera	Tiszavirág	<i>Palingenia longicauda</i> (Olivier, 1791)	védett (10.000Ft)	Boda et al. 2023, Móra et al. 2005a
Odonata	Zöldszemű karcsúacsa	<i>Aeschna isoceles</i> Müller, 1767	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai 2013, Csabai et al. 2003a, 2015a, Móra et al. 2002a, 2004c, 2007, 2018
Odonata	Kisasszony-szitakötő	<i>Calopteryx virgo</i> (Linnaeus, 1758)	védett (5.000Ft)	Erős et al. 2005, Hárságyi et al. 2025, Kálmán et al. 2011a, Móra et al. 2007, 2008, Szivák et al. 2010
Odonata	Díszes légivadász	<i>Coenagrion ornatum</i> (Selys, 1850)	védett (10.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II., HU Red list: VU	Hárságyi et al. 2025, Móra et al. 2007, 2008
Odonata	Balkáni hegyiszitakötő	<i>Cordulegaster heros</i> Theischinger, 1979	fokozottan védett (100.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II. és IV., HU Red list: VU	Boda et al. 2011, Hárságyi et al. 2025, Szivák et al. 2010
Odonata	Kétfoltos sárkányszitakötő	<i>Epithea bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	védett (5.000Ft), HU Red list: EN	Boda et al. 2023, Csabai et al. 2003a, Móra et al. 2002a
Odonata	Feketalábú folyami-szitakötő	<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2023, Erős et al. 2005, Hárságyi et al. 2025, Móra et al. 2002a, 2004c, 2007, 2008
Odonata	Sárgalábú folyami-szitakötő	<i>Gomphus flavipes</i> (Charpentier, 1825)	védett (50.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv IV., Bern II.	Boda et al. 2023, Csabai 2013, Móra et al. 2002a

Csoport	Magyar név	Tudományos név	Védettség jellege	Saját közlések
Odonata	Lomha rablószitakötő	Lestes sponsa (Hansemann, 1823)	EU Red List: NT	Boda et al. 2016, 2023, Csabai et al. 2003a, 2003b, 2015a, Kálmán 2011a, Móra et al. 2010b, 2019
Odonata	Réti rablószitakötő	Lestes dryas Kirby, 1890	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2019, 2023, Csabai et al. 2015b, Móra et al. 2018
Odonata	Nagyfoltos rablószitakötő	Lestes macrostigma (Eversmann, 1836)	védett (10.000Ft), EU Red List: NT/VU, HU Red list: EN	Boda et al. 2019, 2023, Móra et al. 2018
Odonata	Lápi álarcos-szitakötő	Leucorrhinia pectoralis (Charpentier, 1825)	fokozottan védett (100.000Ft), Bern II., HU Red list: EN	Boda et al. 2016, 2023, Csabai et al. 2015a
Odonata	Kisfoltos, laposacsa	Libellula fulva Müller, 1764	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, Hárságyi et al. 2025, Móra et al. 2007, 2008, 2019
Odonata	Gyűrűs folyami-szitakötő	Onychogomphus forcipatus (Linnaeus, 1758)	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2023, Erős et al. 2005, Hárságyi et al. 2025, Móra et al. 2002a, 2007, 2008
Odonata	Zöld folyami-szitakötő	Ophiogomphus cecilia (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	védett (50.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II. és IV., Bern II., HU Red list: VU	Boda et al. 2023, Csabai 2013
Odonata	Pataki pástorszitakötő	Orthetrum brunneum (Fonscolombe, 1837)	védett (5.000Ft), HU Red list: NT	Csabai et al. 2015b, Móra et al. 2007, 2008, 2019
Odonata	Ékfoltos katona-szitakötő	Sympetrum depressiusculum (Selys, 1841)	védett (5.000Ft), EU Red List: VU, HU Red list: VU	Boda et al. 2023
Odonata	Barkós katona-szitakötő	Sympetrum vulgatum (Linnaeus, 1758)	EU Red List: VU	Boda et al. 2023, Csabai et al. 2003a, 2003b, 2015a, Móra et al. 2002a, 2019
Heteroptera	Sárgapajzsú hanyattúszó-poloska	Notonecta lutea O.F. Müller, 1776	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2016, 2023, Csabai et al. 2003c, 2015a, Kálmán et al. 2011b, Soós et al. 2009a
Heteroptera	Nagy molnárpoloska	Aquarius najas (DeGeer, 1773)	védett (5.000Ft)	Boda et al. 2023, Csabai et al. 2005c, 2015a, Hárságyi et al. 2025, Kálmán et al. 2010, 2011a, Móra et al. 2005a, 2007, 2008, 2017, Soós et al. 2009b, Szivák et al. 2010
Coleoptera	Széles tavicsíkbogár	Graphoderus bilineatus (DeGeer, 1774)	fokozottan védett (100.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv II. és IV. Bern II., Global Red list: VU	Csabai 2001a, 2014a, 2016, 2017, Csabai et al. 2003a, Kálmán et al. 2007b, 2008, 2011b, Soós et al. 2008a
Coleoptera	Óriás csíkbogár	Dytiscus latissimus Linnaeus, 1758	védett (50.000Ft), Élőhelyvéd. irányelv IV., Bern II., Global Red list: VU	Csabai és Móra 2002, 2003b, Csabai et al. 2005e – revideált és múzeumi adat
Coleoptera	Négyűpű karmosbogár	Macronychus quadrituberculatus P.J.W. Müller, 1806	védett (50.000Ft)	Csabai 2013, 2015b, Csabai és Móra 2003, Csabai et al. 2010a, 2010b, Kálmán et al. 2009, Móra et al. 2002a, 2008, Sár és Csabai 2007, Soós et al. 2008b
Coleoptera	Nagy karmosbogár	Potamophilus acuminatus (Fabricius, 1782)	védett (50.000Ft)	Csabai 2010a, 2015a, Kálmán et al. 2009, Móra et al. 2005a, 2008, Sár és Csabai 2007, Soós 2008b
Trichoptera	Nyugati őszitegzes	Chaetopteryx rugulosa komplex (mecsekensis Nógrádi 1986)	fokozottan védett (100.000Ft)	Szivák et al. 2010
Trichoptera	Elegáns mocsáritegzes	Limnephilus elegans Curtis, 1834	védett (10.000Ft)	Móra et al. 2007
Trichoptera	Lomha lápipozdorján	Oligotricha striata (Linnaeus, 1758)	védett (50.000Ft)	Móra és Csabai 2002b
Neuroptera	Foltösszárnyú partifátyolka	Osmylus fulvicephalus (Scopoli, 1763)	védett (10.000Ft)	Kálmán et al. 2011a

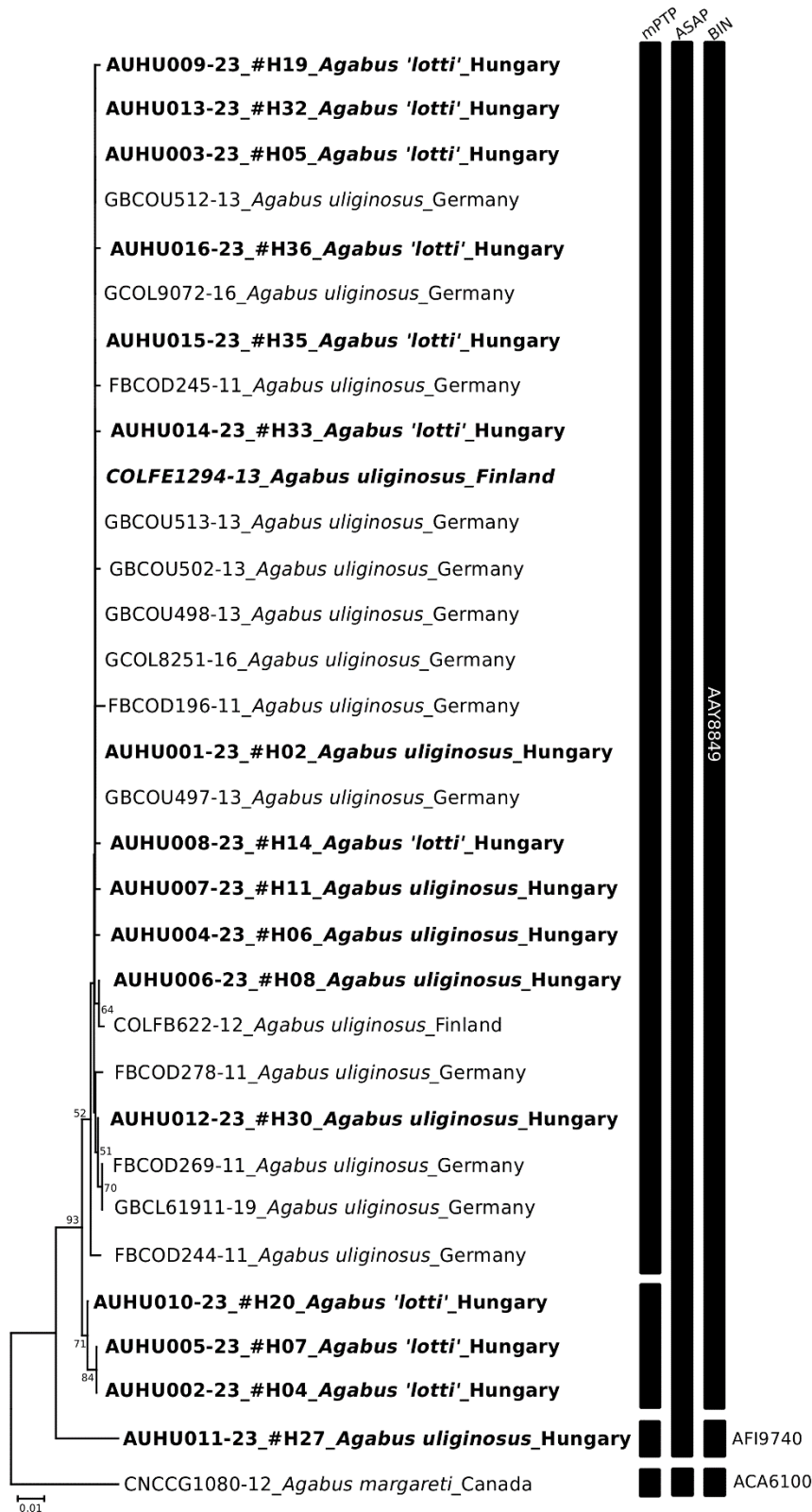
Sajnálatos módon nem nagyon volt olyan munkánk, ahol ne találkoztunk volna az idegenhonos fajok térhódításával vizeinkben. Ezek közül elsőként közöltük Magyarországról – ráadásul rögtön egy a Maroson felvízi irányból zajló tömeges invázióról beszámolva, – a *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) felemáslábúrák-faj előfordulását (Csabai et al. 2020). Szintén elsőként találtunk rá Magyarországon az *Anisops sardeus* (Herrich-Schäffer, 1850) hanyattúszó poloskafajra, amely Dél-Afrikától a Földközi tenger vidékéig volt gyakori (Soós et al. 2010), és amelynek mérsékelten gyakorivá válása mögött is a klímaváltozás hatásai sejlenek fel (v.ö. Boda et al. 2012, 2016, 2019, 2023, Csabai et al. 2015a, 2015b, Ludányi et al. 2020, Móra et al. 2018, Petri et al. 2012a, 2012b). Igazoltuk a Nagy kosárkagyló [*Corbicula fluminea* (Müller, 1774)] felváz irányba történő gyors terjedését egy dél-dunántúli kisvízfolyásban (Pernecker et al. 2021), és részletesen dokumentáltuk az idegenhonos rák [*Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895), *C. sowinskyi* (Martynov, 1924), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882)] és puhatestű [*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774)] fajok abszolút dominanciáját a Körösökön és a Drávában (Boda et al. 2023, Csabai 2013, Móra és Csabai 2019). A már említetteken felül a legtöbb adatot (előfordulást) valószínűleg a tömzsi hólyagcsiga [*Physella acuta* (Draparnaud, 1805)] és a kínai tavikagyló [*Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834)] esetében közöltük (Boda et al. 2016, 2019, 2023, Csabai 2013, Csabai et al. 2015a, Kálmán et al. 2006, Hárságyi et al. 2023). Talán ez egyik legizgalmasabb idegenhonos faj előfordulás a *Barbronia weberi* (Blanchard, 1897) piócafajhoz köthető, melynek felfedezése után (Ludányi et al. 2019) nem kellett sokat várni újabb adatokra, Paks és Szombathely után a Sebes- és a Hármaskörösből is előkerült (Boda et al. 2023).

2.3.3. Taxonómiai szempontból kiemelésre érdemes fajok

Bizonyos esetekben a biodiverzitás feltáró mintavételek során begyűjtött egyedek nem csak adatszolgáltatási tételként hasznosultak, hanem taxonómiai és nevezéktani változásokat megalapozó vizsgálatok alanyaiként is szolgáltak. Turner és munkatársai (2015) nagyrészt az ivarszervek morfológiai jellemzői alapján elválasztották a réti gyászcsíkbogártól [*Agabus uliginosus* (Linnaeus, 1761)] az *Agabus lotti* Turner, Toledo et Mazzoldi, 2015 fajt, amelynek elterjedési területeként Közép-Európát (Ausztria, Csehország, Szlovákia, Magyarország, Olaszország) jelölték meg. A hazai példányok vizsgálata alapján gyanússá vált, hogy fokozatos átmenet jelentkezik a frissen kibújt, sok esetben még nem teljesen kiszíneződött és kitinizálódott fiatalabb egyedek esetében a „lotti” és az „uliginosus” péniszalakok között. Ezért, integrálva a morfológiai és a molekuláris biológiai megközelítést, alapos vizsgálatnak vetettük alá a fajpárt (Dettner et al. 2024). Ennek során egyértelműen igazoltuk, hogy az *A. lotti* egyedei tulajdonképpen az *A. uliginosus* fiatal példányai, ugyanis a pénisz alakja ebben a fajcsoportban (ahogy arra Nilsson és Petrov 2006 utalt is) a kibújás után is változik. Az alapi rész erőteljesen megnagyobbodik, a csúcsi rész hajlottsága megváltozik, miközben a kitinizálódás teljessé válik (2.3. ábra). Bár egyetlen egyed esetében a vártnál nagyobb genetikai eltérést találtunk, ami akár még nem ismert rejtett diverzitást is takarhatnak a fajcsoportban, a *lotti* és *uliginosus* egyedek citokróm-c-oxidáz-I (COI) marker bázissorrendje a legtöbb esetben nagyfokú, többször teljes azonosságot mutatott (2.4. ábra).



2.3. ábra. Az *Agabus uliginosus* sensu lato (s.l.) ivarszervének morfológiája és annak változásai fiatal és idős példányok esetében. **A, B:** Egy idős példány aedeagusának morfológiája oldal- (**A**) és felülnézetben (**B**), a mért hosszparaméterekkel (a-d). **C-G:** Az aedeagusok felülnézeti rajza az *A. uliginosus* s.l. különböző korcsoportjaiból; **C:** fiatal „*A. lotti*”, **D-G:** az *A. uliginosus* s.str. növekvő életkor szerint; **C-E:** magyarországi populáció; **F-G:** idős példány Lengyelországból; **F és G** ugyanannak az aedeagus-nak a képét mutatja, etanolból kivéve 5 perc szárítás után (**F**), illetve 15 perc szárítás után (**G**). A **G** ábrán látható nyilak a phallobasis mozgásait jelölik a fejlődés során. **H-J:** Az aedeagusok (oldalnézetben) és a belső nemi szervek morfológiája egy éretlen (**H**, „*A. lotti*” típusú), egy idősebb (**I**) és egy öreg (**J**) *A. uliginosus* s.l. példány esetében a magyarországi populációból. Rövidítések: de: ductus ejaculatorius (**H-J**: négyzettrácsos), ec: ectadenies (**H-J**: ritkásan pontozott), sd: spermavezeték (**H-J**: keresztcsíkozott), p: phallobasis, t: here (**H-J**: sűrűn pontozott), w.p: a phallobasis szélessége, w.de: a ductus ejaculatorius szélessége. A **H-J** ábrákon látható háromszögek és a szaggatott vízszintes vonal a phallobasis eredetét illusztrálják. Méretarány: 1 mm, **A-G** és **H-J** esetében az arányok különböznek. (Dettner et al. 2024 nyomán)



2.4. ábra. Az *Agabus uliginosus* fajcsoport BOLD adatbázisban elérhető COI szekvenciái páronkénti K2P távolságok alapján, neighbour joining módszerrel végrehajtott elemzéséből készült filogram. Az *A. margareti* outgroup-ként szerepel. A félkövérrel jelölt nevek a saját vizsgálatunkban morfológiai alapon is vizsgált egyedek szekvenciái. Minden szekvencianév alsó vonással elválasztva tartalmazza a „BOLD process ID”-t, a magyar példányok esetében a saját egyedi mintakódunkat, a fajnevet (ivarszerv alapján „lotti” egyedeket is), illetve a származási országot. A három fajhatárolási módszer eredményeit függőleges vonalak jelölik. (Dettner et al. 2024 nyomán)

Beszédes tény az is, hogy míg a GBIF teljes adatállománya alapján az *Agabus uliginosus* egyedek az év minden szakában megtalálhatók, addig *A. lotti* adatokat csak a szaporodási és kibújási időszakban és az azt követő hónapokban, március – június között találunk.

A faj élőhelyét és fejlődésmenetét is figyelembe véve az ivarszervek sajátos fejlődésének a szerepe az egyedfejlődés felgyorsításában, a kibújás időpontjának minél előbbre hozásában lehet, hiszen az *A. uliginosus* tipikusan a kiszáradó alföldi és dombvidéki kisvizek és mocsárfoltok jellegzetes faja, legalábbis szaporodása egyértelműen e vizekhez köthető. Figyelembe véve, hogy a lárvák időszakos vizekben fejlődnek, és a diszperziós repülés jelentős befektetés az imágók számára, elképzelhető, hogy az ebből adódó időstressz az oka annak, hogy ezt a különleges nemi fejlődést alakították ki. 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.

A fentiek alapján az *A. lotti* nem önálló faj, az *A. uliginosus* elsődleges szinonimájának kell tekintenünk (**Dettner et al. 2024**). Vizsgálataink azonban jelentősen túlmutatnak azon, hogy e fajpár, helyesebben faj esetében mi a pontos taxonómiai státusz és elnevezés. A vizsgálat ráirányítja a figyelmet arra, hogy egy figyelmen kívül hagyott fejlődésbiológiai jellemző téves fajleíráshoz vezethet, valamint felértékeli a fiatal, már kiszíneződött, de nem teljesen kitinizálódott egyedek belső morfológiai vizsgálatának jelentőségét. Ez a jelenség nem csak ezt a fajcsoportot, hanem számos további csíkbogarat, más bogárcsoportokat és akár más rovarokat is érinthet. Az ivarmirigyek állapotára vonatkozó, jelenleg még a legtöbb csoportban gyéren rendelkezésre álló információk kulcsfontosságúak lehetnek az egyes fajok életciklus-típusának meghatározásához, elkerülhetővé téve akár téves fajleírásokat is.

2.3.4. Új típusú faunisztikai adatközlések

Mint a bevezetőben említettük a faunisztikai adatközlés a technológiai fejlődés nyomán abba a fázisba jutott, hogy a múzeumi aktákban közölt hosszú nyomtatott adatlisták helyét az adatokat a legtöbbször „long format”, vagy néha „mátrix” formátumban tartalmazó, online repozitóriumokba feltöltött, hivatkozható, DOI azonosítóval ellátott adatállományok, és az ezeket bemutató, a célkitűzést, az adathalmaz jellegét és a metaadatokat bemutató adatcikk vették át. Ezek általában nem hosszabbak néhány oldalnál, még akkor sem, ha óriási adathalmazokat mutatnak be és alkalmasak arra is, hogy a fentieken felül a legfontosabb, kiemelendő eredményeket és alapelemzéseket is közreadjanak. Az adatkikk forma a hivatkozható adathalmaznál tradicionálisabb, tudománymetriai mutatókban kifejezhető értékű, cikk formátumú megjelenést is biztosít a szerzőknek, egyben szélesebb körben is könnyen fellelhetővé és megérthetővé teszi az adatokat bemutató azok legfontosabb mutatóit. A faunisztikai adatok közlése esetében nagyon nagy előny, ha nem csak önálló fájlként jelenik meg az adat, hanem a feltöltéssel bár megőrzi egyedi jellegét, mégis beintegrálódik, egy nagyobb egész részévé válik, mintegy azonnal hozzájárulva a globális tudásunk növeléséhez. Ilyen megoldásokat kínál többek között a bevezetőben már említett GBIF, amely nemcsak tárol és összesít, de adatvizualizációban és keresésben is egyedülálló. Ezért döntöttünk úgy az elmúlt időszakban, hogy adatközléseinket területi és bizonyos esetekben projektenkénti csoportosításban a későbbiekben e portálon keresztül közöljük. És

mindez nem csak az új adatokra, hanem az elmúlt 30 év gyűjtési és múzeumi anyag revideálási tevékenységünk adatai hozzáférhetőségének biztosítására is igaz. Az első nagyobb adathalmazt a Körös-Maros Nemzeti Park Illetékességi területén 2010-2022 között végzett adatgyűjtés eredményeiről 2023-ban tettük közzé (**Boda et al. 2023**). Ez 625 lelőhelyről 644 vízi makrogerinctelen taxon 25.935 előfordulási adatát tartalmazza. A GBIF adathalmazok sajátja a könnyű frissíthetőség, ami ebben az esetben is hamarosan megvalósul a területen az elmúlt években gyűjtött adatok hozzáadásával. Mindezt hamarosan követte 207 árvaszúnyog taxon 5.481 előfordulási adattá konvertált információinak közzétevése egy cseh, egy magyar és egy horvát vízgyűjtő 78 mintavételi ponton végzett mennyiségi alapú vizsgálatának eredményeképpen (**Boóz et al. 2024a**), taxonómiai problémákat is boncolgatva. Majd közreadtuk ugyanezen vízgyűjtőkről további 164 makrogerinctelen taxon 60 mintavételi helyről származó 1827 előfordulási adatát is (**Hársági et al. 2025**). Reményeink szerint mindezek csak az első lépései egy hosszabb folyamatnak, amely révén az összes saját, irodalmi és általunk revideált gyűjteményi adat könnyen hozzáférhetővé válik a közeljövőben.

2.4. A vízbogarak magyarországi alapvetésének aktualizálása, kutatásuk irodalmi áttekintése és a hazai trendek

2002-ben a PHD értekezésem egyik fő témakörét és legfontosabb eredményeit adta, hogy elkészítettük a hazai vízbogarak két legnagyobb csoportjának, a vízi ragadozó bogaraknak (Hydradephaga: Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae és Gyrinidae) és a csiborféléknek (Hydrophiloidea: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae és Hydrophilidae) a magyarországi határozókulcsait (**Csabai 2000a, Csabai et al. 2002a**), feldolgoztuk a jelentősebb hazai gyűjtemények anyagait, és mindezt saját adatokkal kiegészítve összefoglaltuk az akkori tudásunkat e csoportok előfordulási jellemzőiről a Kárpát-medencében, majd több mint 200 faj esetében az akkor ismert magyarországi elterjedésüket térképeken is közreadtuk (**Csabai 2003a**). A PHD fokozat megszerzését követően, mint az előző fejezetből is kiviláglik, mind a mai napig folyamatosan bővítjük e tudásanyagot, bár egyéb kutatási feladatoktól, rendelkezésre álló időtől és energiától függően változó intenzitással. A munkában részt vevők köre is folyamatosan változik, de a cél azonos maradt: minél pontosabb képet alkotni a hazai vízbogárfauna összetételéről és az egyes fajok elterjedési sajátosságairól. Ez a munka azonban soha nem zárulhat le, hiszen egyrészt még számos olyan, még mindig fehér foltnak számító terület található az országban, illetve a Kárpát-medencében, ahonnan egyáltalán nem, vagy csak szórványosan rendelkezünk adatokkal, ezáltal ezek esetleges feltárása minden bizonnyal új ismeretekkel gazdagítja tudásunkat, másrészt pedig az élővilág egészével együtt az emberi beavatkozások, a globális folyamatok és a klímaváltozás hatására a vízbogárfauna is folyamatosan változik. Ez utóbbi igaz mind a fajsáma, ahol az idegenhonos és az északabbra húzódó fajok, valamint az integratív taxonómiai módszerek fejlődésének köszönhetően az eddig rejtett diverzitás feltárása növeli, míg bizonyos őshonos fajok eltűnése csökkenti azt, mind pedig a mennyiségi viszonyokra és az elterjedésre, ahol nagyon látványos átalakulásoknak lehetünk, és a közeljövőben még inkább leszünk szemtanúi.

A disszertáció e fejezetének célja, hogy – nem ismételve ugyan a PHD értekezésben közre adottakat, és nem foglalkozva ehelyütt részletekbe menően az egyes fajok elterjedési adataival, de részben mindezekre építve, azokkal összehasonlítva – beszámoljon a 2003 óta

eltelt kicsit több mint 20 év vízbogárfaunánk ismeretét érintő változásairól, valamint első ízben a teljes vonatkozó irodalom feldolgozásával egy részletes áttekintést is adjon a tudásunk fejlődéséről, annak mérföldköveiről, a jelenlegi trendekről, rámutatva arra, hogy mennyire messze vagyunk még a kielégítő szintű ismeretekről még ennek a jól ismert csoportnak a vonatkozásában is.

Hamarosan egy extenzív munkában tervezzük közreadni az aktuális fajjegyzéket, a részletes elemzéseket és az összes faj előfordulási és gyakorisági jellemzését és irodalmi feldolgozását. Terjedelmi korlátok és az anyag még nem publikált mivolta miatt ehelyütt ennek mindössze egy rövid összefoglalását, mintegy esszenciáját ismertetjük az alábbi alfejezetekben.

2.4.1. A vízi- és vízhez kötődő bogarokról

A makrogerinctelenek nagyon fontos, gyakran domináns alkotóelemei az édesvízi közösségeknek, ezeken belül a vízbogarak mind fajsza-muk, abundanciájuk, biomasszájuk, mind változatos életmódjuk és szerepeik alapján meghatározóak. Számos fajuk él a litorális régióban, a növényállományokban, néhányuk a nyíltabb vizeket is meghódítja. Mind az álló, mind a nagyon gyorsan áramló vizekben vannak képviselőik, szinte minden vízi élőhelyen megtalálhatók a legkisebb fito- vagy litotelmáktól a forrásmedencéken és patakokon át a nagy folyókig, az apró tócsáktól vagy kis tavaktól a nagy tavak part menti zónájáig. Még szélsőségesen savas vagy lúgos élőhelyeken és a tengerparti kevert vizekben is jelen vannak. A szélességi és hosszúsági fokok teljes tartományában előfordulnak, az Antarktisz kivételével minden kontinensen elterjedtek, ugyanígy az alföldektől a magas hegyekig mindenhol találkozhatunk vízbogarakkal (Bilton et al. 2019). Kulcsfontosságú szerepet játszanak a közösségszerveződésben, aktív szerepük van a táplálékhálózat különböző szintjein, a növényevőktől és a törmeléket fogyasztókon át a csúcsragadozóig mindenhol megtaláljuk fajukat (Mendes et al. 2019). Legtöbbjük nagyon könnyedén képes leküzdeni a víztestek közötti nagyobb távolságokat is, diszperziós aktivitásuk magas (Bilton et al. 2001), így különleges szerepük van a béta diverzitás alakításában és a metaközösségek strukturálásában is (Datry et al. 2016, May 2019).

A vízbogarak fajsza-ma magas Európában és azon túl is: kontinensünkön kb. 1400, világszerte több mint 13.000 fajjal a vízi rovarok egyik globálisan legfajgazdagabb csoportja (Jäch és Balke 2007, Short 2018). Bár leggyakrabban látott képviselői igen gyakoriak és széles elterjedésűek, nagy számban találunk közöttük nagyon speciális élőhelyekhez ragaszkodó, nagyon ritka és endemikus bogárfajokat (különösen a Hydraenidae családban) akár Európa-vonatkozásában is (v.ö. **Csabai et al. 2023**).

Ahogy a vízbogarak kishatározója első részének (**Csabai 2000**) bevezetőjében írtam, az ma is helytálló: „Nehéz egyértelműen lehatárolni, mely csoportok minősíthetők igazán 'vízbogaraknak', mivel igen sok csoport esetében találunk néhány olyan fajt, amely szárazföldi állat, de esetenként 'begyalogol' a víz alá is. Ilyen például a nálunk is élő két vízfutrinka (*Carabus variolosus* Fabricius 1787 és *C. nodulosus* Creutzer, 1799). Más fajok közvetlenül a vízparton élnek és igen hosszú ideig elviselik, ha elönti őket az ár, de mihelyt tehetik, kimásznak a partra (ilyen a mocsári talajlakó bogarak zöme). Vannak olyan csoportok is, melyek egyes tagjai nem is igazán a vízhez, hanem inkább a vízínövényekhez kötődnek (pl. a sásbogarak és

egyes ormányosok). A nemzetközi irodalom általában minden vízben vagy víz közelében élő bogárra a vízibogár (aquatic beetle, water beetle) kifejezést használja, de a fent említett különbségekből adódóan célszerű ezen belül további tagolásokat tenni.” (a leírók neve és a leírás évszáma nem szerepel az eredeti szövegben).

Vízibogarakon korábban és e munkában is azokat a csoportokat értettük és értjük, amelyek lárvális és imágó állapotukban is a vízre vannak utalva, életük legjelentősebb fázisait a vízben élik le. Ezek rendszertanilag és leszármazási szempontból egyáltalán nem alkotnak homogén csoportot, kizárólag előhelyük és ennek kapcsán hasonló életmódjuk kapcsolja össze őket. Hazai vonatkozásban ide tartoznak az Adephaga alrendből a pocsolyaúszók (Hygrobiiidae), a víztaposók (Haliplidae), a csíkbogarak (Dytiscidae), a merülőbogarak (Noteridae) és a keringőbogarak (Gyrinidae). A sokkal népesebb Polyphaga alrendből három családsorozat is érintett. Ide sorolódnak a Csiboralkatúak (Hydrophiloidea) családsorozatából a fővenyibogarak (Georissidae), a dajkacsiborok (Spercheidae), a nyurgacsiborok (Hydrochidae), a vésettsiborok (Helophoridae) és a csiborok (Hydrophilidae). A holyvaalkatúak (Staphylinoidea) közül a vízibogarak közé tartoznak a nemrégiben átsorolt tócsabogarak (Hydraenidae). A labdacsbogár-alkatúak (Byrrhoidea) családsorozatából két kis fajszerű családdal egyértelműen számolnunk kell: ide soroljuk a karmosbogarakat (Elmidae) és a fülescsápúbogarakat (Dryopidae). A szintén ebbe a családsorozatba tartozó vízfíllérek (Psephenidae) esetében ugyan a fenti definíciónk alapján kételyeink merülhetnek fel, hiszen ezek imágói nem vízi életmódot élnek, ugyanakkor ezek annyira rövid életűek, nem is táplálkoznak és nem is hagyják el a vízparti növényzetet vagy köveket, hogy nehéz őket nem vízibogaraknak tekinteni, így e fejezetben is beszámítottuk a vízibogarak közé az Európában és hazánkban is előforduló mindössze egyetlen fajt.

Vízhez kötődő bogaraknak azokat tekintjük, amelyekre általánosan jellemző, hogy életük valamely hosszabb szakaszában (pl. lárvális állapot vagy táplálkozás) nélkülözhetetlen a víz jelenléte, de életük egy jelentős részét nem a vízben töltik. Ezek közé tartoznak Polyphaga alrendből a labdacsbogár-szerűek közül a partibogarak (Limnichidae) és az iszapbogarak (Heteroceridae) családja, a rétbogárszerűekhez (Scirtoidea) sorolt rétbogarak (Scirtidae), valamint bizonyos értelemben a futóbogarak (Carabidae), a levélbogarak (Chrysomelidae) és az ormányosbogarak (Curculionidae) némely csoportjai, fajtái. A parti- és iszapbogarak szinte állandóan a nedves környezetben élnek, de a tartós elöntést nem kedvelik. A rétbogarak esetében vannak olyan génuszok (*Contacyphon*, *Prionocyphon*, *Cyphon*, *Elodes*, *Hydrocyphon*) amelyek lárvái vízi életmódot folytatnak, ugyanakkor a *Hydrocyphon* génusz tagjaitól eltekintve az imágók később messzebb eltávolodnak a víztől. A többi nagyon népes bogárcsalád esetében pusztán néhány olyan génusz vagy kisebb alcsalád van, amely – leginkább tápláléka révén, hiszen fitofágok – mind lárvá, mind imágó állapotukban a vízre, helyesebben a vízi vagy mocsárinövényekre vannak utalva. Ilyenek például a levélbogarak közül a sásbogarak (Donaciinae) alcsaládja, ahol a *Haemonia* génusz fajtái szinte teljesen vízi életmódúak, alig hagyják el a vizet, tápnövényeik alámerült hínarak, míg a *Donacia* fajok leginkább emerz mocsárinövényeken, a *Plateumaris* fajok pedig felszínen kiterülő hínarakon tenyésznek. Vagy az ormányosok közül itt említhetők a Bagoinae alcsalád tagjai, ahol pl. a népes *Bagous* génuszban minden faj előszeretettel tartózkodik a vízínövények vízfelszín alatti részein. Ahogyan kutatásaink legtöbbje során, úgy e munkában sem foglalkoztunk a fenti rövidke ismertetésen kívül a vízhez köthető bogárfajokkal.

2.4.2. Rövid történeti áttekintés és irodalmi feldolgozás

A koleopterológia hajnalán már Scopoli (1763) és Thownson (1797) munkái is tárgyaltak az akkori Magyarországról származó példányokat, fajleírások is készültek ezek alapján, de ezek között vízibogarakat még nem találunk. A vízibogarak kutatása nagyjából a hazai tudományos igényű faunakutatások megindulásával egy időben kezdődött. Ennek egyik megszervezőjeként Frivaldszky Imrét tartjuk számon. Ahogy Víg és Szél (2010) jellemzi, „Saját kérésére nevezték ki segédőrnek a Magyar Nemzeti Múzeum természetrajzi tárához, ahol érdeklődése az akkor még kevésbé kutatott rovarvilág felé fordult, és különösen a bogarakat gyűjtötte. ... Míg fizetett gyűjtői a Balkánt és Törökországot járták, ő maga szakadatlanul kutatta Magyarországot, különösen az Alföld homokos területeit, illetve a Bánság rendkívül változatos és érdekes faunáját vizsgálta.” Első vízibogár említése ugyan nem Magyarországról származik, azonban jelzi, hogy figyelt erre a csoportra is, ugyanis a teljes pályája során általa említett közel 300 tudományra új elnevezés és részben fajleírás (v.ö. Bálint és Abadjiev 2006) egyikeként Kréta szigetéről említi a „kellemes úszka” (*Haliphus venustus*) nevet (Frivaldszky 1845), amelynek tényleges leírása sajnos végül nem készült el, így ’nomen nudum’ névként maradt fenn. Húsz évvel később az általunk ismert legkorábbi hazai vízibogár adatok közlése is az ő nevéhez fűződik, 10 fajt említ Magyarországról, köztük néhányat konkrét lelőhellyel: A merülyfélékből (Dytiscidae) a ’reczés Habucz’-ot (*Hydroporus reticulatus* Fabr., ma *Hygrotus versicolor* Schaller, 1783) a Tisza kiöntéséből és Szabolcs megye mocsaraiból, a keringőcfélékből (Gyrinidae) a ’keskeny Keringőcz’-öt (*Gyrinus bicolor* Payk., ma *Gyrinus paykulli* Ochs, 1927) a Rákospatakból, a ’falámcsápúakból’ (Hydrophiloidea) a ’tövicsek Vizecs’-et [*Berosus spinosus* (Steven, 1808)] Pest határából, a ’hegyesfalámú Pocsor’-t (*Helophorus acutipalpis* [sic!] Muls., ma *Helophorus micans* Faldermann, 1835) Szabolcs megyéből és a Fertő tavából, vagy éppen a ’sárgálló Vizer’-t (*Hydrochus flavipennis* Küster, 1852) és a ’tengeri Víznök’-öt [*Ochthebius marinus* (Paykull, 1798)], mindkettőt szintén a Fertőből (Frivaldszky 1865). Munkáját egyre többen folytatták és szép számmal jelentek meg Magyarország mai területéről is adatokat közlő publikációk az ezredfordulóig is. Kempelen Radó (1868) nevéhez fűződik a második vízibogár adatokat közlő munka, melyben már 81 fajt említ Heves és Külső-Szolnok megyéből. Bíró (1883), Chyzer (1885a, 1885b, 1887) és Mocsáry (1877) a Zemplén tájait kutatta, Jablonovsky (1898) Vas megye, Polinszky (1886) Somogy megye, Mocsáry (1876) Bihar megye faunájáról írt áttekintő munkát. Kriesch (1882) a szlovák karszt vízfolyásainak halait vizsgálta, de egy utazása során Aggtelken csatlakozott hozzá Horváth Géza, és az általa az Aggteleki-tóból gyűjtött és határozott vízibogarak adatait is befoglalta közleményébe. Kuncz (1880) Szombathely, Speiser (1893) Kalocsa, Viertl (1894) Pécs, Vánky és Vellay (1894) Szeged faunájáról számolt be. Ismét egy Frivaldszky, de immár az Imre szárnyai alatt zoológussá vált János nevét kell megemlítenünk a vízibogarak kapcsán, aki több más bogárcsalád között tócsabogarakkal (Hydraenidae) is foglalkozott és leírta Erdélyből (Herkulesfürdő és Vízakna) a máig érvényes *Ochthebius montanus* Frivaldszky, 1881 és *Ochthebius caudatus* Frivaldszky, 1983 fajokat (Frivaldszky 1881, 1883). Utóbbi Romániában nem ritka, Horvátországból és Lengyelországból is előkerült, és tizenegy régi, 1905-ben Csiki Ernő által gyűjtött, Manfred Jäch által validált példány alapján Magyarországról, Szegedről is ismert (v.ö. Jäch et al. 2019), ahol Endrődy-Younga (1967) szerint nagy mennyiségben repült fényre, azonban előfordulását kíváncsún lenne újabb adatokkal megerősíteni (Lőkkös 2014a).

Az első faunamű (Kuthy 1897) a mai Magyarország területéről már 171 fajt említ. Vízibogarakra vonatkozó adatokat továbbra is, egészen az 1950-es évek végéig csak az ország egyes területeinek teljes, gerinctelen vagy bogárfaunájával foglalkozó munkákban (Csiki 1906a, 1941a, 1942, Halász 1902, Wallner 1902, Pillich 1910, 1911, 1912, 1914, Kaufmann 1914a, 1914b, Erdős 1935, Kaszab 1937, Móczár 1938. Siller 1939, Győrfi 1940, Révy 1943, Székessy 1943, Kaszab és Székessy 1953, Sebestyén et al. 1954, Lukács és Vajon 1955, Ábrahám et al. 1956, Vajon 1956, Lukács 1957, Muhi és Pálfi 1957, Ferencz 1958, Muhi 1961, Zilahi-Sebess et al. 1961, Tóth 1963, Ferencz 1965), vagy egy-egy új faj előkerülését említő rövid közleményekben (Kaufmann 1897, Csiki 1899, 1901, 1905a, 1905b, 1922, 1941b, 1953, Ganglbauer 1904, Mihók 1910, 1912, Tunkl 1911, Kolosváry 1936, Horion 1955) találunk. Dudich Endre (1932) és Gebhardt Antal (Gebhardt 1933a, 1933b, 1961, 1965) munkáiban barlangok és források faunája ismertetésének részeként kerülnek elő vízibogarak. Ritkán egyéb élőlények, speciális élőhelyek és témakörök vizsgálata kapcsán írt rövid közleményekben is találkozunk vízibogarakkal és beazonosítható előfordulási adatokkal (Kertész 1917, Czögler 1936, Vajon 1959, Ábrahám 1965, 1967). Hévizek és fürdők kapcsán közöl adatokat Kender (1939, 1943), Zilahi-Sebess (1951) és Berczik (1956). Érdekes színfoltjai a vízibogarakkal kapcsolatos előfordulási információknak a Csiki Ernő és Vasvári Miklós madarak táplálkozásáról írt munkáinak sorozatában fellelhető faunisztikai adatok (Csiki 1904, 1906b, 1908b, 1910, 1914, Vasvári 1928, 1930). Csiki két monografikus munkája, amely a vízi ragadozó bogarakat (Hydradephaga) is érinti szintén fontos mérföldkövek a hazai vízibogaras irodalomban. A „Magyarország bogárfaunája. Vezérfonal a magyar szent korona országainak területén előforduló bogarak megismerésére I.” (Csiki 1908a) az összes tárgyalt 150 fajból 32, míg a „Die Käferfauna des Karpaten–Beckens. I. Band. Allgemeiner Teil und Caraboidea” (Csiki 1946) már a 164 tárgyaltból 46 faj esetében említ biztosan a mai Magyarország területére eső konkrét előfordulást. 1958-ban jelenik meg Pálfi György tollából az első kifejezetten csak vízibogarakkal foglalkozó munka, amely a csarodai Bábtaván végzett vizsgálatairól számol be és 65 faj előfordulását említi (Pálfi 1958). Ezt sorozatban két másik követi a Zsombói és Tólaki lápok faunájáról (Pálfi 1959a, 1959b), 61 és 74 fajjal. Újabb mérföldkő a hazai vízibogaraszatban Endrődy-Younga Sebestyén 1967-ben a Fauna Hungariae sorozatban megjelent hiánypótló határozókönyve, amely a Csiboralkatúakat dolgozza fel. Magyarországról 124 fajt, míg a környező területekről további 33 várható fajt említ, konkrét hazai előfordulási adatot is közöl 46 ritkább fajhoz.

Innentől a vízibogaras irodalmunkban megsokszorozódik a cikkek száma, ami több tényezőnek is köszönhető. Részben a technika és a tudomány fejlődése, részben az információ egyre jobban elérhető mivolta (elsősorban a század utolsó két évtizedében), másrészt a recens határozókönyv megszületése egy addig hazai munkával magyar nyelven nem lefedett családsorozatra nézve lehetőséget adott a vízibogarakkal nem hivatásszerűen foglalkozó kutatóknak is a mintáikban előkerülő fajok azonosítására. Továbbá a rendszeres és célirányos kutatások megszervezése (pl. az MTTM Nemzeti Parkok feltárását célzó törekvései) és ezzel párhuzamosan az az elvárás a hazai zoológiában, hogy minden élőlénycsoportnak, családsorozatnak legyen egy hazai vezető specialistája (v.ö. **Páll-Gergely et al. 2024**) szintén elősegítette ezt a folyamatot.

Mindezek alapján a további időszakok közleményeit több csoportba sorolhatjuk. Továbbra is vannak olyan közlemények, és ezek vannak többségben, amelyek nem célirányosan

vízibogarakkal vagy nem is elsősorban bogarakkal foglalkoznak, de mégis közölnek adatokat az érintett családok vonatkozásában. Ezeken belül vannak a teljességre törekvő bogárfaunisztikai közlemények, melyek egy része változó számú, de általában nem sok (<26 faj) vízibogár adattal bővíti tudásunk (Ádám 1986c, Endrődi 1983, Horvatovich 1979, 1980, 1981a, 1982, Jäch et al. 2001, Kovács és Gebei 2020, Kovács és Hegyessy 1993, Kovács et al. 2000, 2002, Ködöböcz 2020, Lovas 1976, Merkl 1996b, 1996c, 2006, 2008a, 2008b, 2010, Merkl és Horvatovich 2000, Merkl és Szél 2012, Merkl és Szénási 2018, Merkl et al. 2006, 2011, Rozner 2005, 2014, Sár és Szalóki 2024, Sár et al. 2009, Szél et al. 2015, Víg et al. 2010). Ugyanakkor szép számmal vannak sok vízibogárfaj (≥ 35) számos adatát soroló bogaras cikkek is (Ádám 1983a, 1985, 2001, Endrődi 1974, 1981, Horvatovich 1981b, Merkl és Hegyessy 2022, Merkl et al. 2003, 2009, Ötvös 1970, 1974, 1975, 1976, 1981, 1990, Rozner et al. 2016, Sár 1992, Sár és Merkl 2008, Tóth 1968). Fajszámban az utóbbiak közül is kiemelkedik Merkl és munkatársai (2019) a Soroksári botanikuskert bogarait ismertető munkája, amely 84 vízibogárfalt említ, valamint Sár és Merkl (2008) Kétújfalú és Teklafalu több évtizedes bogárkutatásának eredményei között 96 vízibogárfajt listázó közleménye.

Egy sajátos csoportját képezik a vízibogár irodalomnak a több egyéb élőlénycsoportot is érintő közlemények, melyek között találunk áttekintőbb, ismeretterjesztő jellegű, gyakran a növényektől a rovarokon át a gerincesekig mindent ismertető, és adatokat is soroló közleményeket (Angyal 2011, Csányi és Zagya 2008, Csathó 2003, Hegyessy 2002, Lovas 1975, 1990, 1993, 1994, 2001, Paulovics 2003, Tóth 1972, 1973, 2009a) éppúgy, mint a leginkább más vízi makrogerinctelen élőlénycsoportra fókuszáló, vagy ezt a teljes élőlényegyüttest górcső alá vevő faunisztikai közleményeket (Avram 1968, Boda et al. 2012, Bozóki et al. 2022, Csányi et al. 1996, Czirok et al. 2008, 2009, Cser és Révész 2006, Csercsa et al. 2015, Ficsór és Szabó 2011, Fábics et al. 2014, Forró et al. 1996, Guti et al. 1991, Horvai et al. 2012, Horváth et al. 2009, Kiss et al. 2009, 2016, 2017, Kondorossy 2002, Kondorossy et al. 1996, Korsós és Merkl 1985, Kovács 2008, Kovács és Ambrus 2001, Kovács és Kovács 2006, Kovács et al. 1998, 2011a, 2011b, 2013, Ludányi et al. 2020, Mészáros et al. 1984, Murányi et al. 2009, Oertel et al. 2005, Petri et al. 2009, 2012, P. Holló et al. 2008, Szekeres és Csányi 2006, Szivák 2013, Vadadi-Fülöp et al. 2007, Vásárhelyi et al. 2007).

Annak ellenére, hogy a vízibogarak csak „járulékos” szereplők az eddig felsorolt cikkekben, így is számos igen értékes adattal gazdagították ismereteinket. Horvatovich (1979, 1980, 1981a, 1981b, 1982) Ádám László határozásai alapján jelzi a pontozott törpecsíkbogár (*Bidessus grossepunctatus* Vorbinger, 1907), a zömök kiscsíkbogár (*Hydroporus melanarius* Sturm, 1835), a recés gyászcsíkbogár [*Agabus striolatus* (Gyllenhal, 1808)] és a kis zömökcsíkbogár [*Laccornis kocae* (Ganglbauer, 1904)] első bizonyított hazai előfordulását, előbbi az Őrségből, utóbbit a pellérdi halastavakból, a *Hydroporus* és *Agabus* fajokat pedig a Barcsi Ősborókásból és Darányból. Ezen felül adatokat közöl többek között az akkor még alig ismert, és azóta is ritka rozsdás kiscsíkbogár (*Hydroporus ferrugineus* Stephens, 1829), a nagyfejű kiscsíkbogár (*Hydroporus notatus* Sturm, 1835), a fényes gyászcsíkbogár (*Ilybius neglectus*) és a barnahasú csíkbogár (*Dytiscus circumcinctus*) fajokról. Kovács Tibor és munkatársai (Kovács és Ambrus 2001, Kovács és Hegyessy 1993, Kovács és Kovács 2006, Kovács et al. 1998, 2000, 2002), számos adatot közöltek az azóta védetté nyilvánított négyfűpú és nagy karmosbogarainkról (*Macronychus quadrituberculatus*, *Potamophilus acuminatus*), a korábban ritkaságnak tartott szőrös keringőbogárról (*Orectochilus villosus*) és a parti

fülescsápúbogárról [*Pomatinus substriatus* (P.J.W. Müller, 1806)], valamint elsőként közölték Magyarországról a pataki víztaposó [*Brychius elevatus* (Panzer, 1793)] előfordulását. Merkl (2006) említi elsőként hazánkban a sárgás patakcsíkbogár [*Nebrioporus canaliculatus* (Lacordaire, 1835)] Ádám László által 1977-ben végzett dunai gyűjtésből származó adatát. E fajnak nemrég észleltük a GBIF portálon közzétett két új hazai előfordulását ([1414961607](#), [1414961642](#)) amelyek 2014-ből Szőkedencsről származnak és az GBIF-be a BOLD adatbázisból kerültek importtal, amely rekordok ([GBCOU5204-14](#), [GBCOU5215-14](#)) a *Nebrioporus canaliculatus* [ACO8526](#) BIN-jébe sorolódtak, vagyis jó eséllyel valóban e fajhoz tartoznak. Említést érdemel, hogy Jäch és munkatársai (2001) Ausztriában első ízben előkerült és az osztrák fauna szempontjából figyelemre méltó szárazföldi és vízi bogárfajok adatainak felsorolása közben, mintegy érdekességként közlik a Rába-mentéről, a határ mellől, de már magyar területről a sötét karmosbogár [*Elmis obscura* (P.J.W. Müller, 1806)] kifejlett szárnyakkal rendelkező példányainak adatait, melyről megjegyzi, hogy korábban csak szárnyatlan formák voltak ismertek. Számunkra azonban azért bír különös fontossággal ez az adat, mert bár Endrődi (1983) említette Nógrádverőcéről, ahhoz az adathoz bizonyítópéldány nem állt rendelkezésre, így végül a határmenti előfordulás bizonyult a faj első megerősített említésének Magyarországról.

A nem faunisztikai, hanem elsősorban hidrobiológiai, hidroökológiai jellegű vagy agrár vonatkozású vizsgálatokról beszámoló közleményekben is találhatunk értékes, faunisztiai előfordulássá deriválható adatokat. Ezek száma jellemzően nagyon alacsony, általában mindössze néhány, maximum egy bő tucat (≤ 16) fajra vonatkoznak, és az adatok száma is elenyésző, viszont sokszor olyan élőhelyekről származnak, amelyek egyébiránt nem kerültek még a részletesebb felmérések fókuszába (Andrikovics 1979, 1981, 2001, Andrikovics és Kiss 1999, Andrikovics és Murányi 2003, Andrikovics et al. 2005, Berczik 1973, 1974, Bernáth et al. 2001, Bíró és Gulyás 1974, Csányi 1996a, 1996b, Csányi et al. 2002, Csörgits 2000, Deák et al. 2005, Dinka és Berczik 1992, Ferencz 1967, 1973, Ficsór és Nagy 2009, Graf és Kovács 2002, Gulyás et al. 1999, Horváth 1970, Juhász 2007, 2009, Kiss és Andrikovics 2000, Kovács 2004, 2005, 2010, Kriska et al. 2001, 2005, Murányi és Kontschán 2003, Pekli 1976, Selmeczy és Kovács 2011, Szekeres és Csányi 2010, Szeles et al. 2018, Szító 1999, Tarjányi 2012, Tóth 2014, Tóth et al. 2017, Tyahun 1977, Üveges et al. 2011, Varga 1998, 2000, 2001, 2003, Varga et al. 1998). Ebben a vonatkozásban érdemes néha átnéznünk az OTDK és diplomadolgozatokat és doktori értekezéseket is, mert ezekben is találhatunk értékes, máshol nem publikált konkrét adatokat, mint ahogy azt például Gidó (1997, 1998, 1999), Kavrán (1999), Szlepák (2010), Pécz (2016), Gál (2019) és Szita (2021) munkái is tanúsítják. Hasonlóan csak néhány adatot (≤ 6 faj, ≤ 12 adat per cikk) szolgáltatnak a gerincesek (nagyreszt madarak, elvéve halak, kétélűek és emlősök) táplálkozásának, táplálékkészletének, gyomortartalmának, köpeteinek vizsgálatával foglalkozó kutatások és közlemények (Andrikovics et al. 2007, Boros 2001, Boros et al. 2006, Hámori 2014, Horváth 2002, 2003, Horváth és Andrikovics 1991, Kiss és Sterbecz 1973, Lanszki és Molnár 2003, Molnár 2000, Müller et al. 2007, Rékási 1985a, 1985b, Sallai és Müller 2014, Sóvágó 1999, Sterbecz 1973, 1988, 1990, 1992, 1993, 1994, Török és Csörgő 1992). A nem faunisztikai témájú cikkekben a kevés adatszámából is következően igen ritkán találunk előfordulási szempontból értékes vízbogár adatokat, de pl. kifejezetten figyelemre méltó Szeles és munkatársai (2018) foltos víztaposó (*Halipus maculatus* Motschulsky, 1860) adata az Ipoly mellől, amelynek ez volt a negyedik ismert recens előfordulása, a korábbi dél-alföldi

előfordulási helyeitől (szikes tavak és mocsarak) távol (v.ö. Ködöböcz et al. 2006, **Boda et al. 2019**), azonban a szlovákiai adatainak ismeretében tulajdonképpen nem meglepő helyen (Boukal and Cséfalvay 2005). Szintén kiemelkedően fontos adat lenne Andrikovics (1981) által elsőként közölt, majd Varga (2002) által is átvett *Hygrobia hermanni* (Fabricius, 1775) előfordulás a Fertő-tó magyarországi részeiről, hiszen jelenleg is ez lenne a család egyetlen igazolt hazai előfordulása (a múzeumban csak régi „Hungaria” cédulázású példányok vannak). Bár az élőhely kifejezetten alkalmas lenne a faj számára, sajnos a példány nem lett megőrizve és az adat meglehetősen kérdésessé vált, amikor szintén Andrikovics határozása alapján Guti és munkatársai (1991) halak, valamint Horváth (2002, 2003) a vízirigó táplálékának vizsgálata során említi előfordulását a faj számára teljesen valószínűtlen élőhelyekről. Szinte bizonyos, hogy vagy egy elírás vagy egy félrehatározás eredménye a faj említése. Mindez ráirányítja a figyelmet e cikkek kapcsán, hogy az ezekből származó információkat célszerű fenntartással kezelni és nem szakember általi határozás esetén ezeket lehetőség szerint ellenőrizni.

Elvileg nem lehet ilyen probléma a következő blokk cikkeivel, hiszen azokat a legszakavatottabb szerzők jegyzik, ugyanis taxonómiai fókuszú munkákban, génusz és fajcsoport revíziókban is sok és többségében igen értékes előfordulási adatra is lelhetünk [Angus 1970 (*Helophorus*), Berge Henegouwen 1986 (*Anacaena*), 1988 (*Hydrochus*), Bergsten et al. 2017 (*Hyphydrus*), Biström 1982 (*Hyphydrus*), Fery 1999 (*Hydroporus*), Fikácek és Rocchi 2013 (*Cercyon*), Fikácek et al. 2009 (*Cercyon*), Gentili és Chiesa 1975 (*Laccobius*), Hansen 1982 (*Helochares*), Hebauer 2003 (*Cercyon*), Jäch 1988 (*Hydraena*), 1990 (*Ochthebius*), 1992 (*Ochthebius*), 1993 (*Limnebius*), 1995 (*Hydraena*), 1998 (*Ochthebius*), Jäch et al. 2019 (*Ochthebius*), Roughley 1990 (*Dytiscus*), Schödl 1991 (*Berosus*), 1993 (*Berosus*), 1997 (*Enochrus*), 1998 (*Enochrus*), 2008 (*Enochrus*), Smetana 1980 (*Hydrochara*), Van Vondel 1991 (*Halipilus*), Vorst és Cuppen 2003 (*Chaetarthria*)]. Hazánkból számos első előfordulást is említenek e munkák, Smetana (1980) közli például a keleti csibor (*Hydrochara dicroma*) első és sokáig elfelejtett adatát, Schödl (1993) említi elsőként hazánkból a sávosnyakú szemescsibor (*Berosus geminus*) és szintén Schödl (1991) a feketeállú szemescsibor (*Berosus fulvus*) előfordulását, melyekhez konkrét adatot is közöl. Gentili és Chiesa (1975) közlése az első a nagy pocsolyacsibor (*Laccobius simulatrix* d'Orchymont. 1932) előfordulásáról Magyarországon. Fery (1999) állapítja meg elsőként, hogy a Magyarországról korábban *Hydroporus cantabricus* Sharp, 1882 fajként azonosított példányok valójában a Hebauer-kiscsíkbogár (*Hydroporus hebaueri*) példányai, a *H. cantabricus* pedig csak Spanyolországban fordul elő.

Megemlékeztünk már a Frivaldszky (1881, 1883) által leírt fajokról korábban, de a taxonómiai munkákban több olyan fajleírást is találunk, ahol a típusok között Magyarországon gyűjtött példányok is szerepelnek, vagy éppen kifejezetten hazánkból származnak. Angus (1970) az Alföld azóta is kategóriájában enigmatikus faja, az óriás vésettszibor (*Helophorus liguricus* Angus, 1970) leírásakor tucatnyi hazai példányt sorolt a paratípusok közé. Ugyanebben a munkájában említi a behemót vésettszibor (*Helophorus grandis* Illiger, 1798) *maritimus* alfaja esetében Magyarországot, de ehhez konkrét adatot nem közöl; e faj első megerősített példányaira 50 évet kellett várni (v.ö. **Boda et al. 2019**). Berge-Henegouwen (1988) egy Európa-szerte széles körben elterjedt, ivarszervének a testhosszhoz képest óriási mérete miatt könnyen azonosítható, de korábban mégsem felismert faj, a turul nyurgacsibor (*Hydrochus megaphallus*) leírásakor sorolt néhány Budapest lelőhelyű példányt a paratípusok közé, a faj azóta hazánkban is sokfelé előkerült. Endrődy-Younga már határozójában (1967)

említ négy tudományra új fajt, melyeket ezután részletesen két, kvázi azonos tartalmú közleményben ír le (Endrődy-Younga 1968, 1969). A *Ochthebius hungaricus* Endrődy-Younga, 1967 tócsabogarat számos hazai példány alapján írta le, a holotípusa Bátorligetről származik, e helyütt már az ő említése alapján sem nem ritka, nem úgy máshol, mert ugyan régi példányok alapján ismerjük a Balaton környékéről és az észak Dunántúl számos pontjáról, de recens adata csak Kállósemlényből, Bátorligetről és Tiszafüred környékéről van (Lőkkös 2014a). Ebben szerepe lehet annak is, hogy könnyen összekeverhető a nagyon gyakori *Ochthebius minimus* (Fabricius, 1792) fajjal. Euroszibériai faunaelemként sok országból ismert előfordulási adata (Jäch és Skale 2015), de mindenhol nagyon ritka, Csehországban (Helja et al. 2017) és Ausztriában (Jäch et al. 2005) regionálisan kihaltnak tekintik. A Csiki Ernő tiszteletére elnevezett *Hydraena csikii* Endrődy-Younga, 1967 tócsabogarat több kárpátaljai, máramarosi és egy zempléni – Nagybózsiváról, 1960-as saját gyűjtéséből származó – példány alapján írta le Endrődy-Younga. Jelenleg ezt már az *Hydraena hungarica* Rey, 1884 szinonimájaként kezeljük, és jelenleg is ez a nagybózsivai az egyetlen olyan példánya ennek a szintén extrémén ritka, hazánkon kívül csak Lengyelországból, Romániából, Szlovákiából és Ukrajnából ismert fajnak (Jäch és Skale 2015), ami jelenlegi határainkon belülről származik (Lőkkös 2014a). A magyar iszapcsiborka (*Cercyon hungaricus* Endrődy-Younga, 1967) névre hallgató igen ritka előfordulású, „nem igazán vízbogár” trágyacsibor nagyon sokáig szinte rejtve maradt a rovarászok előtt, nagyon kevés előfordulása vált ismertté. Pedig neve és a rokonai között egyetlenként szőrös habitusa igazán különlegessé tette. Az utóbbi időben nagyobb figyelem irányult rá, megtörtént az újra leírása (Hebauer 2003), egyre több új lelőhelyét találták, tisztázták a típuspéldányait (Fikáček et al. 2009), és legnagyobb sajnálatunkra egy revíziós munka következtében ma már az *C. bononiensis* Chiesa, 1964 szinonimájának tekintjük (Fikáček és Rocchi 2013). Az előző fajjal ellentétben a *Cercyon tatricus* Endrődy-Younga 1967 még mindig valid faj, azonban bár a határozóban várható fajként említette, jelenlegi határainkon belül ez soha nem került elő, típusai is a Kárpátokból származnak, jelenleg Lengyelországból, Romániából, Szlovákiából, Ukrajnából és Oroszország ázsiai területeiről ismert (Przewoźny 2022). Olmi (1976) a *Dryops kaszabi* Olmi 1976 fülescsápúbogár fajt Tabdiből származó holotípus és számos magyar paratípus alapján írta le a Kaszab Zoltántól meghatározásra kapott tekintélyes mennyiségű *Dryops* anyagból. Ma már a *Dryops griseus* (Erichson, 1847) szinonimájának tekintjük (Kodada és Jäch 2016), Jäch szerint a különbözőképpen száradt ivarszervek vezethettek annak idején a faj leírásához (v.ö. Lompe 2022). Bár taxonómiai rangja és nevezéktani jelentősége nincs (v.ö. Jäch et al. 2016), de érdemes megemlékezni arról is, hogy Knie (1978) az *Elmis maugettii* esetében írt le egy változatot (*Elmis maugettii* var. *hungarica* Knie 1978), melynek kialakulását az élőhelyek környezeti jellemzőinek eltéréseivel, elsősorban a forrásoktól való távolsággal és a víz eltérő hőháztartásával magyarázza.

A kifejezetten a csak vízbogarakkal foglalkozó önálló cikkek száma nem indult azonnal gyarapodásnak az Endrődy-Younga határozó megjelenése után. Az első időszakban csak Ötvös (1971) Hortobágy vízbogarait összefoglaló munkáját említhetjük, majd Tóth (1991) és Merkl (1996a) összegezte ismereteinket a Balaton vízbogarairól, köztük a védett óriás csíkbogár (*Dytiscus latissimus*) környékbeli adataival. Ádám (1992) az MTTM gyűjteménye alapján egy tömör, de nagyon fontos munkájában összegezte ritka vízi ragadozó fajainkkal kapcsolatos ismereteket, miközben elsőként közölte a foltos víztaposó (*Halipilus maculatus*), a kormos

gyászcsíkbogár (*Agabus melanarius* Aubé, 1837), a forrás kiscsíkbogár (*Hydroporus dobrogeanus*), az érces kiscsíkbogár (*Hydroporus memnonius* Nicolai, 1822), és a barnás kiscsíkbogár [*Hydroporus umbrosus* (Gyllenhal, 1808)] fajokat jelenlegi határainkon belül. Utóbbi faj megjelenik Horvatovich (1981a, 1981b) munkájában is, de az az adat a későbbi revideálás során apró kiscsíkbogárnak (*H. neglectus*) bizonyult (v.ö. Ádám 1996c). Szintén Ádám (1992) adta közre elsőként a tengerparti víztaposó (*Halipilus apicalis* Thomson, 1868) egyetlen ismert hazai adatát (Budapest, Soroksár, leg. Tunkl.), valamint a tömzsi víztaposó [*Peltodytes rotundatus* (Aubé, 1838)] szintén egyetlen példányon (Fertő, 1901.IV., leg. Ehmann F.) alapuló előfordulását, azonban már ő is kérdésesnek nevezte e példányok eredetét. Ezek előfordulásának megerősítése azóta sem történt meg így jelenleg e fajokat nem tartjuk a hazai fauna tagjának. Ugyanez igaz a minden bizonnyal téves cédulázáson alapuló kerek tigriscsíkbogár [*Nectoporus sanmarkii* (C.R.Sahlberg, 1826)] „Budapest, leg. Speiser F.” cédulájú példányára és azóta sem megerősített adatára. Részben hasonló a helyzet a szintén általa elsőként említett díszes patakcsíkbogárral [*Nebrioporus elegans* (Panzer, 1794)] (Kőszeg, 1900. VI. leg. Ehmann F.) azzal a különbséggel, hogy elvileg ez a faj elterjedése és igényei alapján akár élhetne is hazai patakjainkban. Érdekes, hogy Csiki (1941) és Kaszab (1937) részletes összefoglalást közölt a Kőszegi-hegység bogárfaunájáról, de ezt a fajt, sőt semmilyen hasonlót sem említettek. Mivel azóta sem sikerült megerősíteni az előfordulását, jelenleg lokálisan kihaltnak tekintjük. Valószínűleg ugyanez a sors vár egy másik általa elsőként említett, halobiont, erősen sós vizekhez köthető, egész Európában elszigetelt populációkban létező, nagyon dekoratív fajunkra, a barnahasú aprócsíkbogárra [*Hygrotus pallidulus* (Aubé, 1850)], amelynek előfordulását néhány 1920-as évekből származó példány alapján ismerjük (Aba, Sárkeresztúr, Siófok, Székesfehérvár, Zirc), de a szikes vizeink intenzív vizsgálata ellenére a mai napig nem sikerült megerősíteni, bár konkrétan a megadott helyeken nem kerestük. Ugyancsak Ádám (1992) említi első ízben az addig teljesen figyelmen kívül hagyott déli gömbcsíkbogár (*Hyphydrus anaticus* Guignot, 1957) előfordulását számos adat alapján (még *H. sanctus* Sharp, 1882 név alatt), azt helyesen helyenként gyakoriként jellemezve. Ádám László, bár fő szakterülete a holyvák kutatása, a fent említett munkán felül is sokat foglalkozott a vízi ragadozó bogarakkal 1983 és 2004 között. Feldolgozta a gyöngyösi (Ádám 1994a), a pécsi (Ádám 1996c) és a szombathelyi (Ádám 1996b) múzeumok anyagait, valamint előszeretettel vizsgálta Békés megye területeit, ahonnan nem csak vízi ragadozó bogarak (Ádám 1983a, 2001), de csiboralkatúak (Ádám 1985, 2001), fülescsápú- és iszapbogarak (Ádám 1986b), valamint tócsabogarak (Ádám 1985, 2001) kapcsán is adott közre adatokat. Elsőként közölte a Kétegyházárról a barnaszárnyú kiscsíkbogár (*Hydroporus fuscipennis* Schaum, 1868) hazai előfordulását, bár valószínű, hogy az összes korábbi *H. pubescens* (Gyllenhal, 1808) adat is erre a fajra vonatkozik. A gyékényesi tavaknál végzett gyűjtései során megtalálta az egérszínű iszapbogár [*Micilus murinus* (Kiesenwetter, 1843)] első hazai példányait, amely adat közlése során (Ádám 1994b) a család hazai fajjegyzékét is mellékeli. Nagy lélegzetű munkája volt a Zempléni tájak és a Bodroghöz vízi ragadozó bogárfaunájának feldolgozása és közreadása nagyrészt Hegyessy Gábor extenzív gyűjtései alapján (Ádám és Hegyessy 2004), amelyben kereken 100 vízibogárfaj több mint 2200 előfordulási adatát sorolják, köztük a nagy rücsköscsíkbogár [*Deronectes latus* (Stephens, 1829)] és az erdei gyászcsíkbogár [*Agabus congener* (Thunberg, 1794)] első hazai előfordulásaival. Szintén e munkában jelzik, hogy a sötét orsócsíkbogár (*Ilybius similis* Thomson, 1855) „Radvány, 1940. V. 11., CsE” cédulázású

példánya, amelyet korábban a szlovákiai Besztercebánya Radvány településrészéről eredeztettek (Ádám, 1992), valójában megegyezik a Csiki (1942) által Füzérradványról gyűjtött, akkor tévesen gyakori orsócsíkbogárként [*Ilybius quadriguttatus* (Laccordaire, 1835)] meghatározott példánnyal, így tulajdonképpen ez a faj is faunára új közlésként értelmezhető, hiszen korábban nem említették Magyarország területéről.

Ádám is a kezdetektől részt vett a Magyar Természettudomány Múzeum által szervezett, hazai nemzeti parkok faunájának teljes körű feltárását célzó programokban, szervezett gyűjtésekben. Ennek során évitizedek alatt, több szakértő segítségével, több különálló közleményben láttak napvilágot az éppen feldolgozott nemzeti parkok vízbogárfaunájáról szintetizált ismeretek. A Hortobágyi Nemzeti Park esetében 86 faj több mint 300 adatát (Ádám 1983a, Ferro 1983, Olmi 1983), köztük Ferro (1983) az *Ochthebius lividipennis* Peyron, 1858 tócsabogár és a sósvízi fakócsibor [*Enochrus halophilus* (Bedel, 1878)] első előfordulását is közölte. Ez utóbbinak azóta újabb adatai is születtek a Hortobágyról (Molnár et al. 2012) és Jászságból (Móra et al. 2004), azonban a közelmúltban felülvizsgáltuk az elérhető példányokat Litovkin és munkatársai (2021) által publikáltak alapján és egyértelműen bebizonyosodott, hogy a korábban e fajnak gondolt példányaink valójában az alföldi fakócsibor [*Enochrus biolor* (Fabricius, 1792)] egy változatának példányai, melyeket régebben 'halophilus' és 'maritimus' nevekkkel is illettek. A Kiskunsági Nemzeti Park területéről az MTTM kutatásai során előkerült 167 faj közel 900 adatát (Ádám 1986a, 1986c, Bellstedt és Merkl 1987) tartalmazzák a közlemények, köztük Ádám (1986a) által számos ritka faj {pl. a lápi víztaposó (*Halipilus fulvicollis* Erichson, 1837), a csíkos mocsárcsíkbogár (*Hydaticus aruspex* Clark, 1864), a recés gyászcsíkbogár (*Agabus striolatus*), vagy a hegyesvállú gyászcsíkbogár [*Ilybius subtilis* (Erichson, 1837)]} újabb előfordulásain felül az apró kiscsíkbogár (*H. neglectus*), a fényes kiscsíkbogár (*H. longicornis* Sharp, 1871) és a pöttöm kiscsíkbogár (*H. scalesianus*) első hazai említését. Szintén Ádám (1986a) közli a *H. cantabricus* első előfordulási adatát, ami később *H. hebaueri*-nek bizonyult (részletezve lásd fentebb a taxonómiai vonatkozású munkáknál). Ugyan nem a „nemzeti parkos kötetek” sorát gyarapítja, de volumenében hasonló munka volt a Bátorligeti-láp újrafelmérése, amely az új gyűjtések feldolgozása mellett a korábbi felmérés (v.ö. Kaszab és Székessy 1953) anyagának revideálását is magába foglalta. E munka eredőjeként Merkl (1991) közli 99 faj közel 200 adatát, közöttük a karcsú nyurgacsibor (*Hydrochus ignicollis* Motschulsky, 1860) első előfordulását, melynek azóta is csak egy újabb adata született a közelmúltban (Bodrogkisfalud, Merkl és Hegyessy 2022). A csiboralkatúak határozását a Bátorliget projektnél már nem külföldi szakember végzi, mint eddig, hanem bekapcsolódik a munkába Szél Győző, aki a futóbogarak, mint fő szakterülete mellé kapja meg a csiborok gyűjteményének gondozását. A Bükki Nemzeti Park kutatása kapcsán szintén kivételesen értékes anyag állt össze, 166 faj több mint 560 adatát tartalmazzák a könyvfejezetek (Ádám 1993, Szél 1996), külön kiemelve a sárgalábú recéscsíkbogár [*Colymbetes striatus* (Linnaeus, 1758)] és a pontusi kiscsíkbogár (*Hydroporus ponticus* Zaitzev 1927) első bizonyított előfordulásait. Utóbbit később a *H. discretus ponticus* alfajaként kezeltük (v.ö. Csabai 2000), majd Fery és Petrov (2005) munkája nyomán ma *Hydroporus transgrediens* névre hallgat. Magyar elnevezése maradhat változatlan, hiszen elterjedési területe kvázi a Fekete-tenger tágabb vidéke (v.ö. Nilsson és Hájek 2025). Szél (1996) említi elsőként a barnás kerekcsibor [*Anacaena lutescens* (Stephens, 1829)] és egy nyugat-európai elterjedésű laposcsibor faj (*Helochares punctatus* Sharp, 1869) előfordulását hazánkból, amely utóbbiról hamarosan

kiderült, hogy téves határozás eredménye (Szél 1999). Érdekes és meglepő fejlemény, hogy nemrég Szlovákiából, a Latorca vidékéről jelezték előfordulását (Sáinz-Cantero et al. 2018), sőt, pár hónapja Észak-Amerikából is kimutatták (Pintar és Loh 2024). Kodada és Merkl (1996) elsőként jelezte Magyarországról a kis karmosbogár [*Elmis rioloides* (Kuwert, 1890)] előfordulását Felsőtárkányból. Az Aggteleki Nemzeti Park esetében a vízi ragadozó bogarakat számos bogárcsaláddal egyetemben már Merkl Ottó közölte, 38 faj 84 adatát jelzi (Merkl 1999), míg a csiborok itt is Szél Győző munkáját dicsérik, 69 faj 248 adatát adja közre (Szél 1999), elsőként említve a vörhelyes trágyacsiborka (*Cryptopleurum subtile* Sharp, 1884) előkerülését Magyarországról. A Fertő–Hanság Nemzeti Park az utolsó, amelyet ebben a formában feldolgoztak a múzeum munkatársai és külső szakértők, összesen 91 faj 210 adatát adták közre (Merkl 2002, Szél 2002, Varga 2002), ami összevetve például a Bükkből említett faj és adatszámokkal egyértelműen jelzi, hogy az Aggteleki és a Fertő-Hanság Nemzeti Parkok esetében a ráfordítás és feldolgozás mélysége már jelentősen csökkent. Bár hivatalosan nem „Nemzeti Parkos” projektek, de több kötetben jelentős mennyiségű információ jelent meg részben azonos szerzők feldolgozásában és tollából a Duna-Dráva Nemzeti Park bizonyos egységeiről, amelyek között találunk vízibogarakkal foglalkozó munkákat a Dráva mellékéről (Gidó és Szél 1998) és a Béda-Karapancsai tájegységről (Szél 1992).

Mint az előző bekezdésekből is kitűnik, Merkl Ottó neve – bár szűkebb szakterületei, a gyászbogarak és katicák taxonómiája, nem kapcsolódik a vízibogarakhoz, mégis – számtalan helyen felbukkan a vízibogaras irodalomban. Mint a hazai bogársz társadalom egyik doyenje, ahogy oly sok elhanyagolt, éppen gazdátlan bogárcsoport esetében tette, ezek sorsát is igyekezett egyengetni amikor szükség volt rá. Figyelme különösképpen kiterjedt a karmosbogarakra, melyek sok tekintetben különlegeseek, élőhelyeik kutatási szempontból sokszor alulreprezentáltak, ráadásul határozásuk igen nehéz, és hazai határozókulcsok nem készültek. Nem csoda hát, ha gyakorlatilag a közelmúltig szinte semmit nem tudtunk róluk (v.ö. **Kálmán et al. 2009**). Amellett, hogy részt vett a nagy és a négypúpú karmosbogaraink előfordulási adatainak összegzésében (Kovács et al. 1999), Kovács Tiborral közösen, bizonyos példányok esetében Manfred Jäch bevonásával áttekintették az MTTM karmosbogár és fülescsápúbogár anyagát és elsőként közölték hazánkból 5 faj, a keskeny karmosbogár [*Esolus angustatus* (P.J.W. Müller, 1821)], a párhuzamos karmosbogár [*Esolus prallelepipedus* (P.J.W. Müller, 1806)], a pataki karmosbogár [*Limnius intermedius* Fairmaire, 1881], a Müller-karmosbogár [*Limnius muelleri* (Erichson, 1847)] és a keretes karmosbogár [*Oulimnius tuberculatus* (P.J.W. Müller, 186)] ellenőrzött példányokkal bizonyított előfordulását, valamint közreadták az Elmidae és Dryopidae családok – a régi monográfiákat nem számítva – első magyarországi fajlistáját, amelyben magyar elnevezéseket is javasoltak (Kovács és Merkl 2005).

Mint korábban láttuk, az utolsó, kifejezetten a Kárpát-medence faunájára készült határozókönyv és szinopszis a vízi ragadozó bogarak esetében Csiky (1946) német nyelvű munkája volt, míg a csiboralkatúak esetében Endrődy-Younga (1967) faunafüzetete töltötte be ezt a szerepet. A vízibogarak harmadik nagy csoportjáról, Dryopoidea családsorozat tagjairól, a karmosbogarakról, fülescsápú bogarokról hazai határozók soha nem is születtek. Bármennyire is korszakalkotóak és kiválóak voltak ezek a munkák a maguk korában, a számos nevezéktani és taxonómiai változás, átsorolások, nagyrevíziók, fajösszevonások és elválasztások (v.ö. **Csabai és Szél 1999**) miatt az 1990'-es évekre ezek teljesen aktualitásukat veszítették, határozásra csak bizonyos génuszok esetében és korlátozottan voltak alkalmasak.

Odáig fajult a helyzet, hogy a hazai irodalom áttekintése, értelmezése egy nem kifejezetten a témával foglalkozó kutató számára kivitelezhetetlen feladat volt, mert sok faj több néven és besorolásban is szerepelt a cikkekben, nem is beszélve a már nem létező vagy nálunk biztosan nem élő fajokról. A megújulás folyamata Ádám (1996a) ragadozó bogarakat, és így a vízi ragadozó bogárcsaládokat (Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae) is magába foglaló fajjegyzékének közreadásával kezdődött. Ez a hazai fajokat hosszú idő után végre újra összegző, kiváló, azonban határozottan sajátos koncepciójú munka az akkor elfogadott nemzetközi nevezéktant részben vagy egészben figyelmen kívül hagyta, és sok esetben kiragadott és más nevezéktani szabályok rovására egyetemesként értelmezett részletszabályok alapján teljesen felforgatta a fajok elnevezéseit és besorolását, amivel a már meglévő káoszt talán még kicsit fokozta is. Utólag bizonyos megállapításai, megalapított alnemei és néhány elnevezése végül mégis utat talált az érvényes nevezéktanba, de a lista értelmezését nem szakember számára erősen megnehezítette. Nem sokkal később követte ezt a Hydrophiloidea családsorozat (ami akkor még tartalmazta az azóta a helyékhöz átsorolt Hydraenidae családot is) fajjegyzékének összeállítása (**Csabai és Szél 1999**), majd a vízi ragadozók és a csiboralkatúak (immár a Hydraenidae család nélkül) új határozókönyveinek összeállítása (**Csabai 2000, Csabai et al. 2002a**). Ehhez csatlakozott a Dryopoidea családsorozat Elmidae és Dryopidae családjainak már említett fajjegyzéke is (Kovács és Merkl 2005). Mindezek együtt ismét új korszakot nyitottak a vízbogarak hazai kutatásában, lehetővé téve a fajok nagyobb biztonsággal elvégezhető azonosítását ezekben a csoportokban a kérdéses családok szakirodalmát és a revíziós munkákat nem követő szakemberek számára is. Ugyanakkor nem hallgathatjuk el azt sem, hogy 20–25 év elteltével már ismét abban a fázisban vagyunk, amikor a taxonómiai változások, az azóta előkerült új fajok, a globális változások hatására megjelenő jövevényfajok hatására e munkák már ismét csak korlátozottan alkalmasak a hazai fauna vizsgálatára, és ismét időszerű lenne egy átdolgozott, kiegészített jegyzék és határozókönyv elkészítése.

A határozók megjelenésével és az után exponenciálisan megnőtt a vízbogarakkal alaposabban foglalkozó cikkek és így módon a publikált adatok száma is. Egyrészt továbbra is jelentek meg (sőt egyre nagyobb számban) közlemények a fent említett kategóriákban, amelyek nem kizárólag és nem is fő témájukban vízbogarakkal foglalkoznak, de különböző mennyiségben tartalmaznak vízbogár adatokat is. Ezek hivatkozását – ~2000-2003 utáni dátumokkal, a saját munkáinkat nem említve – beillesztettük a fenti hivatkozási sorokba a megfelelő helyekre, itt külön nem térünk ki rájuk. A saját bogár adatokat tartalmazó munkáinkat (kb. 80 közlemény), legyen azok akár csak vízbogarakkal, akár részleges vagy teljes makrogerinctelen spektrummal foglalkozó cikkek a 2.3. fejezetben részletesen tárgyaltunk, így ennek ismétlésétől és bemutatásától ehelyütt – néhány tárgyaláshoz szükséges tétel kivételével – szintén eltekintünk. Ugyanakkor a közelmúltban született kifejezetten vízbogaras közleményekről, melyeket alapvetően néhány személy köré lehet csoportosítani, eddig nem esett szó, így ezekről itt adunk egy rövid áttekintést, egyúttal bemutatva e szerzők tevékenységét is.

Gidó Zsolt a vízbogarakkal kezdte pályafutását, a kezdetekben több közös cikkben segítette a laborunk munkáját is, vésettciborokat (*Helophorus* spp) határozott a Körös-Maros Nemzeti Park területéről (**Csabai et al. 1999**), a Déri Múzeum gyűjteményéből (**Csabai et al. 2001a**), ő végezte az oroszánrészt a határozókönyv második kötetében a Helophoridae család

kulcsainak és leírásainak összeállításánál (Csabai et al. 2002a), valamint az első időkben részt vett a vízirovarok diszperziós sajátosságait vizsgáló kutatásainkban is (Csabai et al. 2003d, 2004b, Boda et al. 2003). Több vízbogárgyűjtésének adata csak kéziratok (OTDK és diplomadolgozatok, Gidó 1997, 1998, 1999) formájában lelhető fel, adataiak jelentős része a mai napig nem kerül publikálásra. Diplomadolgozatában a faunisztikai célkitűzéseken felül az Orfűi-tó vízbogarainak populációszerkezeti változásait is vizsgálta (Gidó 1999). Szél Győzővel közösen összefoglalta a Dráva-mente vízbogárfaunájával kapcsolatos ismereteket (Gidó és Szél 1998), valamint első ízben közölte a színes vésettcсібort (*Helophorus croaticus* Kuwert, 1886) hazánkából (Gidó et al. 2003). Érdeklődése és lehetőségei ezután a kagylósrákok felé sodorták, e témában készítette PHD értekezését (Gidó 2003), több kitérő után ma is aktív, de vízbogarakkal kapcsolatos további közleményei nem jelentek meg.

Molnár Ákos még az ELTE hallgatójaként kezdett el vízbogarászni, ezen belül is elsősorban az élőhelyrekonstrukciók érdekelték, kezdetben Ambrus András vezetése alatt a hansági Nyikai-hany területén vizsgálódott (Molnár 2005, Molnár és Ambrus 2005, Molnár et al. 2009), majd figyelme növényzet eltávolítással kapcsolatos élőhelykezelések (Molnár et al. 2011), illetve a legeltetés vízbogárfaunára gyakorolt hatásának vizsgálata felé fordult (Molnár et al. 2012), majd e három témának összegzéseként készítette el PhD értekezését (Molnár 2014). Mindezek közben faunisztikai mintavételeket végzett a Tápió vidékén (Molnár 2008, 2012) vizsgált természetes kolonizációs folyamatokat félterepi kísérletben (Molnár et al. 2008a), autópályák körzetében lévő víztestek vizsgálatával kereste a kapcsolatot az élőhely kora és a vízbogarak együtteseinek összetétele között (Molnár et al. 2008b), de közölt adatokat egy dunai vitorlásexpedíció során meglátogatott folyómenti élőhelyekről (Molnár et al. 2007), amely a tavi particsíkbogár [*Rhantus exsoletus* (Forster, 1771)] első biztos adatát adta Magyarországról. PHD védése után élete teljesen más irányt vett, a tudományos pályán nem aktív.

Ködöböcz Viktor (Debrecen) a futóbogarak mellett kezdett el vízbogarakkal is foglalkozni a BioAquaPro Kft. kérésére, az EcoSurv projekt keretében született meg a 118 faj 1100-nál is több faunisztikai adatát soroló közleménye (Ködöböcz et al. 2006), az erdei gyászcsíkbogár (*Agabus congener*), a foltos víztaposó (*Halipilus maculatus*), vagy éppen a nádi keringőbogár (*Gyrinus suffriani* Scriba, 1855) újabb adataival. Ugyanebben az évben adják közre Kovács Tiborral közösen, nagyrészt a Mátra Múzeumban fellelhető, 1993 és 2006 közötti gyűjtésekből származó példányok alapján 11 karmosbogárfaj 215 adatát soroló közleményüket (Kovács és Ködöböcz 2006) melyben új adatokat közölnek többek között a nagyon ritka pataki karmosbogár (*Limnius intermedius*) és keskeny karmosbogár (*Esolus angustatus*) elterjedésének hazai ismeretéhez. A BioAquaPro munkái alapján születő további közleményeken szintén több esetben közreműködött (pl. Kiss et al. 2009, 2016), ma is aktív.

Lőkkös Andor szintén egyetemi hallgatóként kezdettel vízbogarakkal foglalkozni, és bár teljes vízbogár spektrumban, sőt bizonyos egyéb bogárcsaládok kapcsán is aktív tevékenységet folytat, a vízi családok közül leginkább az egyik 'legnehezebb', más hazai specialistával nem is fémjelezhető csoport, a tócsabogarak kutatásába vetette bele magát és alkotott maradandót. Első közleményei (Lőkkös 2006, 2010b) a balatoni Nagy-Berek vízbogár faunájáról közölt adatokat, de vizsgálta a balatoni lápokot (Lőkkös 2010c), a Balaton vízgyűjtőjének patakjaiban élő tócsabogarakat (Lőkkös 2010a), a Kis-Balaton vizeit és bogarait (Lőkkös 2014b), és egy

enigmatikus faj, a balatoni hínárbogár (*Macroplea mutica balatonica* Székessy 1941, azóta már nem létező alfaj) előfordulási viszonyait a tóban. Aktív résztvevője volt a Biodiverzitás napoknak (Lőkkös 2009b, **Móra et al. 2010a**, Rozner et al. 2016), vizsgálta a Koppány patak faunáját (Lőkkös et al. 2013) és a Mura holtágait (Fábics et al. 2014). Feldolgozta a Mátra Múzeum tócsabogár gyűjteményét (Lőkkös és Kovács 2010), közölt tócsabogár adatokat Északnyugat Magyarország számos vízfolyásából (Lőkkös és Kovács 2014) és a Drávából is (Horvai et al. 2012). Ő mutatta ki elsőként Magyarországról a barnás kiscsibort [*Dactylosternum abdominale* (Fabricius, 1792), Lőkkös 2009a], az *Elmis rietscheli* Steffan 1958 karmosbogarat (Lőkkös 2010d), az idegenhonos *Pachysternum capense* (Moulsant, 1844) trágyacsibort (Lőkkös et al. 2014), a *Hydraena schuleri* Ganglbauer, 1901 (Lőkkös et al. 2011) és *Ochthebius melanescens* Dalla Torre, 1877 tócsabogarakat (Lőkkös 2014a). Laborunk kutatásaiban is gyakran részt vett a tócsabogarak határozása kapcsán (p. **Szivák et al. 2010**, **Móra et al. 2011**, **Csabai et al. 2015a**, lásd még a 2.3 és 2.5. fejezeteket). PhD értekezésében gyakorlatilag a tócsabogarak hazai alapvetését alkotta meg az eddigi ismeretek összefoglalásával (Lőkkös 2014a). Nem kutatói állásban, de a mai napig aktív, tudományos munkái azonban leginkább a természetvédelem számára érdekes fajokra koncentrálnak (pl. Lőkkös et al. 2024, Rozner és Lőkkös 2018).

Kálmán Zoltán és Kálmán András egyetemi hallgatóként csatlakoztak laborunkhoz, ahol a terepmunkában való aktív részvételükön túl Zoltán a vésettsziborok és karmosbogarak, András pedig a víztaposók határozásában mélyedt el, aminek eredményeképpen a 2006 és 2013 között végzett kutatásainkból 20-nál több közös faunisztikai közleményünk jelent meg (lásd 2.3 és 2.5. fejezet), ezekből faunisztikai szempontból a legjelentősebb talán a karmosbogarak hazai előfordulását összegző munka (**Kálmán et al. 2009**). Önálló közleményben számoltak be a Juti-tó faunájáról (Kálmán és Kálmán 2006, Kálmán et al. 2008). Zoltán feldolgozta a 2009-es Rába vizsgálat karmosbogár anyagát (Kovács et al. 2011a) és elemezte a Dráva menti holtmedrek vízibogár együtteseinek szerkezetét a holtmedrek szukcessziós állapotának tükrében (Ortmann és Kálmán 2011). Az egyetemi évek után mindkettőjüket teljesen más felé sodorta az élet, tudományos tevékenységgel egyáltalán nem foglalkoznak.

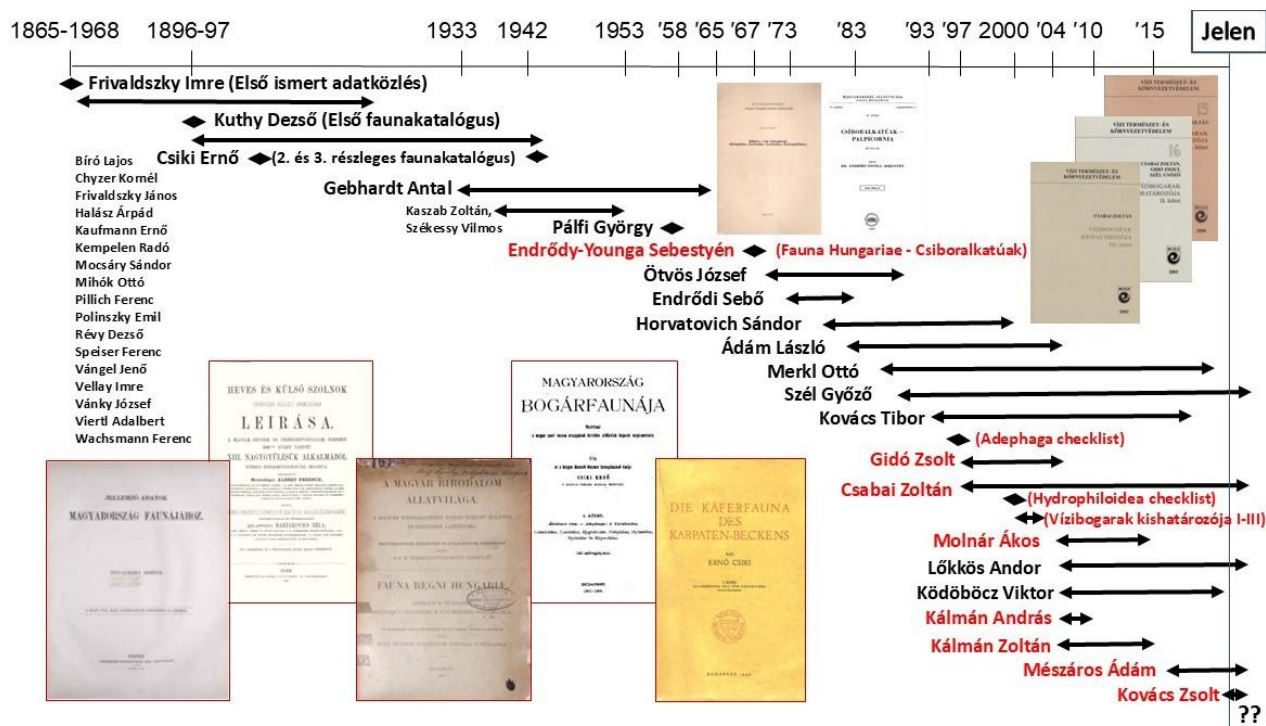
Mészáros Ádám már nagyon fiatal korától rovarásznak készült, a vízibogarak a kezdetektől lenyűgözték és már a nagyobb testméretű fajok kiváló ismerőjeként érkezett az egyetemre. Első közleménye a tömördi Nagy-tó vízibogár és szitakötő faunájáról számol be (Mészáros 2016), majd az ócsai Öreg-Turján makrogerinctelen faunájáról tett közzé adatokat (Mészáros 2018), amelyben szintén a vízibogarak és a szitakötők játszik a leghangsúlyosabb szerepet. E munkájának kiemelendő faja a csíkos mocsáricsíkbogár (*Hydaticus aruspex*), mely a megelőző harminc évben mindössze két helyről került elő. A vízibogarak feldolgozásával részt vett a Soroksári Botanikus kert élővilágának feltárásában is (Merkl et al. 2019). Konferenciaelőadásában és diplomadolgozatában saját gyűjtések és korábbi gyűjteményi példányok revideálásával igyekezett tisztázni, hogy a nemrégiben morfortaxonómiai és molekuláris módszerekkel szétválasztott *Hydrobius fuscipes* fajkomplex három fajából (Fossen et al. 2016) és a *Hydroporus dorsalis* és *H. figuratus* fajpárból (Bergsten et al. 2012) melyek fordulnak elő hazánkban. A változékonyság csiborok közül mindhárom faj [*Hydrobius fuscipes* (Linnaeus, 1758), *Hydrobius rottenbergi* Gerhardt 1872, *Hydrobius subrotundus* Stephens, 1829] előfordulását igazolta (Mészáros 2019, **Mészáros és Csabai 2019a**), a *H. fuscipes* és a *H.*

rottenbergi országszerte előfordul, inkább alföldi és inkább hegyvidéki dominanciával, míg a *H. subrotundus* előfordulását csak egyetlen példány igazolja. A szárnyfedők rajzolata és a karmok és a hímvarszerv alakjának vizsgálata alapján hasonlóképpen igazolta a már ismert kerekvállú (kis)csíkbogárról [*Hydroporus dorsalis* (Fabricius, 1787)] leválasztott faj [*Hydroporus figuratus* (Gyllenhal, 1826)] előfordulását is, melyhez magyar névként a rajzos kiscsíkbogarat javasolta (**Mészáros és Csabai 2019b**). Sajnos ezen eredmények elsőfajú közlése még nem valósult meg, de reményeink szerint egy összefoglaló tanulmányban hamarosan megtörténik. Igen aktív adatszolgáltató és határozó szerepet is betölt az Izeltlabuak.hu közösségi tudományos oldalon, többek között a vízbogarak vonatkozásában. Egyetemi éveit után figyelme a környezeti nevelés, a szitakötők, illetve a doktori témájaként a polarizációlátás és a kérészek felé fordult (Mészáros et al. 2021, 2024), de a rovarászatban továbbra is aktív.

Ma már nyilvánvaló, hogy taxonómiai munkát az integratív megközelítés, vagyis a mikroszkópos morfológiai vizsgálatok mellé a molekuláris módszerek bekapcsolása nélkül végezni nem célravezető. Laborunk is egyre inkább ebbe az irányba indult el, és a két éve a munkába bekapcsolódó Kovács Zsolt már e módon vizsgálja bizonyos *Agabus* és *Hydroporus* fajok rokonsági kapcsolatait. E munkának egyik első eleme a 2.3.3. fejezetben bemutatott munka (**Dettner et al. 2024**).

Egyetlen cikk, bár a közelmúltban jelent meg és csak vízbogarakkal foglalkozik, de mégis teljesen kilóg a sorból és leginkább csak történeti jelentőséggel bírhat: Cuzepan (2011) egy extenzív listában összegzi a Karl Fuss által alapított Erdélyi Tudományos Társaság gyűjteményének csíkbogár tételeit amelyek a nagyszebeni múzeumban lelhetők fel, és melyek közül 20 faj esetében valószínűsíthetően magyar adatot is említ, ezek azonban kivétel nélkül nagyon régi, az 1800-as évekből származó példányok (Buda, Debrecen, Ungaria lelőhelyekkel, Reitter, Bielz, Kiss E legit. és det. cédulákkal).

A fentiekben igyekeztünk a saját, 2.3. fejezetben bemutatott munkánk és hozzájárulásainkat nem érintve kimerítő áttekintést adni a vízbogarak hazai kutatásának történéseiről, megemlítve az összes fontosabb mérföldkövet, egyben megemlékezve a legaktívabb és/vagy kifejezetten 'vízbogarasnak' tekinthető kutatókról. Mindennek eszenciáját és egyben idővonalát az 2.5. ábra összegzi.



2.5. ábra. A hazai vízbogárkutatás idővonala a legfontosabb események, a több vagy jelentősebb publikációban mérhető teljesítményt felmutató kutatók és aktív időszakok feltüntetésével. Piros színnel a kifejezetten vízbogarakkal foglalkozó kutatók és munkák szerepelnek. A borítóképek saját felvételek vagy a Bogaras Könyvek blog oldaláról származnak. (eredeti)

2.4.3. A hazai publikációs trendek, a cikkek és adatok számának alakulása

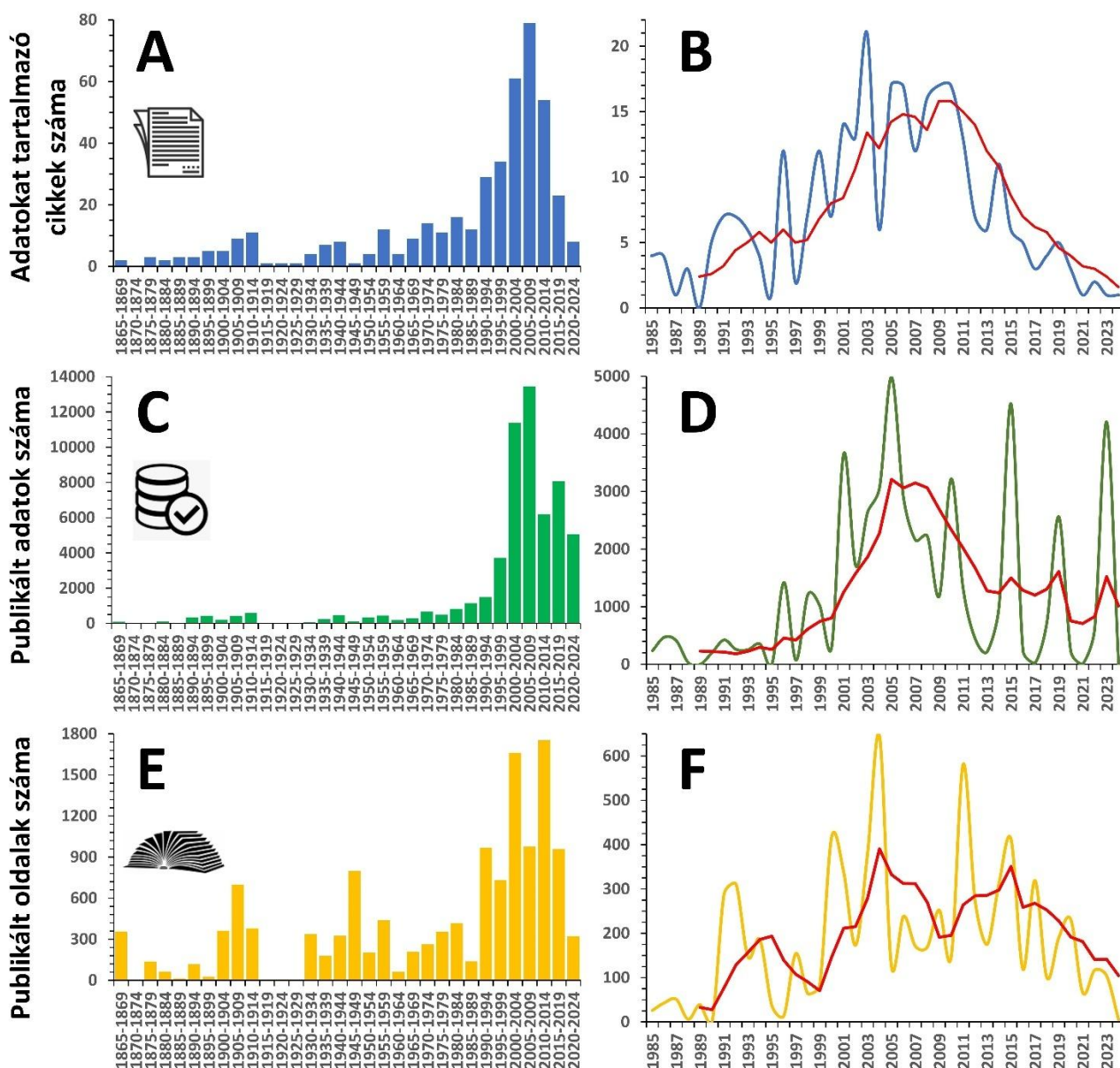
A vízbogarak magyarországi faunisztikai irodalmának felkutatása során 556 olyan közleményt találtunk, amelyben konkrét fajnév szerepelt, ezek közül 437 tartalmazott Magyarország jelenlegi határain belüli előfordulási adatként értelmezhető információt, 22 közlemény csak határon túli adatokat közölt, 30 közlemény katalógusként volt értelmezhető (csak országszintű előfordulások), 33 ökológiai vonatkozású cikkből semmilyen előfordulási adatot nem tudtunk kinyerni, míg további 34 közlemény volt ismeretterjesztő jellegű, konkrét előfordulási adatot ezek sem tartalmaztak.

A továbbiakban csak a 437 adatközlő publikációt dolgoztuk fel, a további kimutatásokban is csak ezek szerepelnek. Ezekből 402 szerzői között találunk hazai szakembereket, 45 szerzői között vannak külföldi kutatók, ezek esetében leginkább csak azok, mert mindössze 10 olyan közleményt találtunk, ahol hazai és külföldi szerzők együtt dolgoztak, ezek közül nyolc 2000 után született. A megjelenési hely tekintetében a közlemények zöme (376, 86%) magyar kiadó által gondozva, Magyarországon jelent meg, 62 közlemény nemzetközi folyóiratokban vagy külföldi kiadóknál látott napvilágot. Az egy közleményben közölt új (azaz nem ismételt, összegzett) adatok száma 1 és 4203 között, az egy közleményben előfordulási adattal előforduló fajok száma 1 és 174 között változott, az átlagos adatszám 130, az átlagos fajsám 30. A közlemények oldalainak átlagos száma 30, az egyes munkák terjedelme az egy oldalas rövid közleményektől a 798 oldalas monográfiákig változik. A legkevesebb közleményben a Psephenidae (6) és a Hygrobiidae (9) egyfajos családok szerepelnek, ezt követi a Georissidae (20), majd az Elmidae (84), Dryopidae (86) és Spercheidae (96) családok közleményszáma. A közlemények több mint negyedében fordultak elő a Hydrochidae (118), Hydraenidae (120),

legalább harmadában a Gyrinidae (158), Helophoridae (162), Noteridae (164) családok, utóbbi mindössze két, de nagyon gyakori fajjal képviselve Magyarországon. A Haliplidae család mindössze 15 igazolt fajával a közlemények majdnem felében (198) szerepelt, míg a legtöbb közleményben, azok 65 és 70 százalékában a várakozásoknak megfelelően a Hydrophilidae (285) és a Dytiscidae (305) család adatai szerepelnek.

A közlemények, a bennük foglalt vízibogár adatoknak és a közlemények oldalszámának alakulását a vizsgált 160 év alatt a 2.6. ábra mutatja be. Mind a közlemények számában (2.6A. ábra), mind a közölt adatokban (2.6C. ábra) az első emelkedést a hazai rovarügyi közösség szerveződésével párhuzamosan az 1900-1914 közötti időszakban látjuk. Ennek nyilván jelentős lendületet adott előbb a zoológiai szakértekezés (a mai Állattani Szakosztály elődje, 1891), majd a Budapesti Entomológusok Asztaltársasága (1893) és végül a Magyar Rovartani Társaság (MRT, 1910) megalakulása. Ezután az első, majd a második világháború vetette vissza a publikációk számát, ami az 1960-as és 1990-es évek közötti időszakra átlagosan öt éves időszakonként 10–12 cikk körülire nőtt (2.6A. ábra). Bár a cikkszám hosszú időn keresztül nem változott, a közölt adatok száma folyamatos növekedést mutatott (2.6C. ábra), ebben jelentős szerepe volt a nemzeti parkok kutatása megindulásának. A rendszerváltás után a cikkek száma a duplájára, majd kis késéssel a közölt adatok száma közel háromszorosára emelkedett. A 2000 és 2015 közötti időszak tekinthető a vízibogarak faunisztikai kutatása új aranykorának, ekkor már éves szinten lett 10 cikk az átlag, de nem volt ritka a 15-nél több publikáció egy évben (2.6B. ábra). Az adatszámok hasonló emelkedést mutattak, az évi párszáz adatról ebben az időszakban átlag 3000-es adatszámok lettek (2.6D. ábra). 2010-től kezdődően, de 2015-től nyilvánvalóan elkezdett csökkenni a cikkek száma (2.6B. ábra), ami részben a tudományometriai mutatókban is kifejezhető tudományos teljesítménnyel kapcsolatos elvárások felerősödésével, részben pedig a publikálási szokások megváltozásával magyarázhatók.

Úgy tűnik, miközben a cikkszámok és leginkább a publikált oldalak száma (2.6F. ábra) minimálisra csökkent az elmúlt 10 évben, az közölt adatszámok átlagban véve nem csökkentek ilyen mértékben. Bár mennyiségükben éves szinten óriási változások láthatók (2.6D. ábra), egy-egy nagyobb új típusú adatszám (v.ö. 2.3.4. fejezet) olyan mennyiségű adatot tesz közzé, ami szinten tartja a közölt adatmennyiséget. Jól látható hosszú távú trend, hogy az egy cikkre vonatkoztatott nyomtatott oldalak száma, és ugyanígy a közölt adatok számával összevetve a nyomtatott oldalak száma is egyre alacsonyabb. Ez egyre kifejezettebb, 2023-ban minden idők harmadik legmagasabb évi új adatmennyisége került közlésre, ugyanakkor ez mindössze egyetlen, ötoldalas adatszám jelent meg, egy online repozitóriumban hozzáférhető adathalmaz bemutatásaként (Boda et al. 2023). A cikkek számának csökkenése nem csak a vízibogarak kutatásának sajátja, gyakorlatilag ugyanezek a trendek figyelhetők meg a teljes hazai gerinctelen zoológia világában, mind a vízi, mind a szárazföldi szervezetek faunisztikai kutatása terén: mind a cikkek, mind az aktív szakspecialisták száma erősen csökken (Páll-Gergely et al. 2024), azonban a közölt adatok mennyiségéről ebben az esetben nincs információnk.



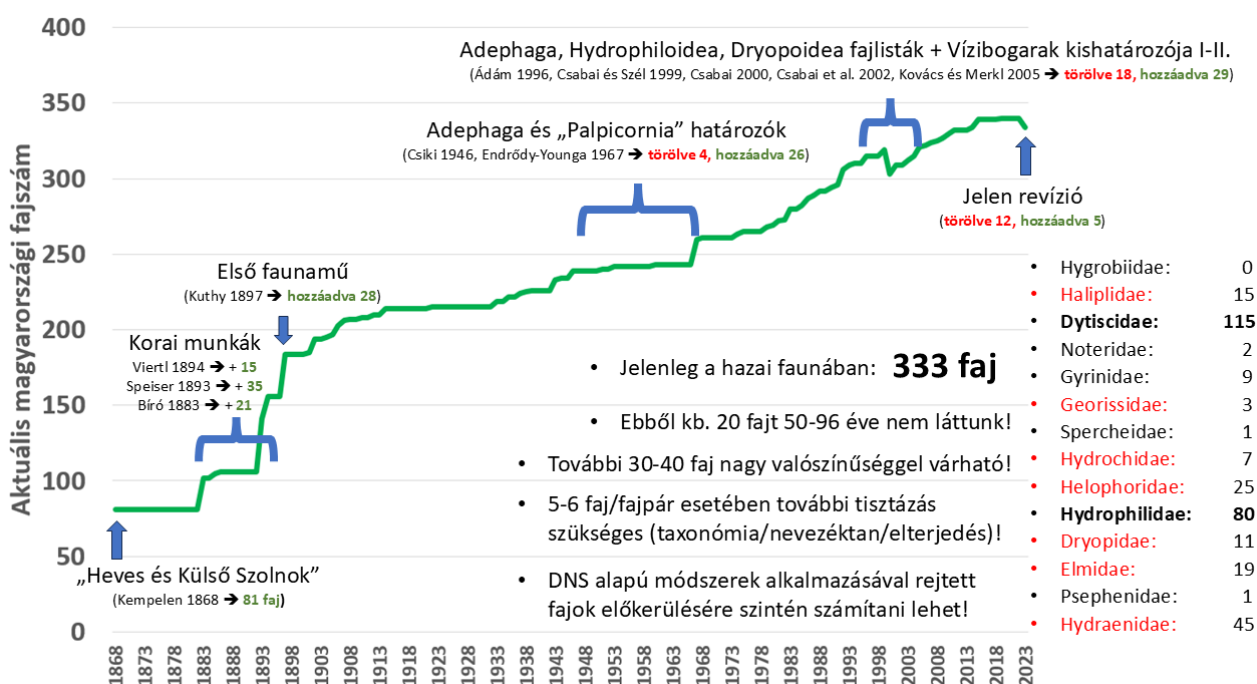
2.6. ábra. A vízbogár faunisztikai publikációk (A, B), a közölt előfordulási adatok (C, D) és a publikált oldalak (E, F) száma öt éves bontásban a teljes vizsgált időszakra (1865–2024, A, C, E) és évenkénti bontásban az utolsó 40 évre (1985–2024, B, D, F) ábrázolva. A jobb oldali paneleken (B, D, F) a piros trendvonal az 5 évre számolt mozgóátlag. (eredeti)

2.4.4. A hazai fajok számának alakulása az időben és a jelenlegi fajokészlet

A szakirodalom feldolgozása során képet kaptunk Magyarország jelenlegi határain belüli területéről ismert vízbogárfajok számának időbeli változásáról is (2.7. ábra). A kezdeti kb. 80 fajról indulva ma már 333 fajt ismerünk a vízbogarak 14 tárgyalt családjából. A fajszerkezet az egyes területekről megjelenő összegzések és az első faunamű révén eleinte nagyon gyorsan emelkedtek 200 körüli értékre az első 40 évben, majd onnan lassabb ütemben, de nagyjából folyamatosan emelkedtek a mai ismert szintre. Természetesen minden mérőfüggőnek számító munka törölt fajokat a jegyzékből, ugyanakkor jelentős számban adott is hozzá. A környező területek faunája és a globális változások ismeretében a jelenleg ismert 333 fajon felül további 30-40 faj előkerülése nem okozna nagy meglepetéseket. Minden bizonnyal több rejtett faj

leírására is számíthatunk a molekuláris taxonómia módszereinek köszönhetően, ugyanakkor kb. kéttucatnyi olyan fajunk van a jegyzékben, amelyeket már nagyon hosszú ideje nem láttunk, nagy valószínűséggel ezek jelentős része lokálisan kihalt, és hamarosan törlésre kell kerüljön a listából. A családonkénti aktuális fajszámokat szintén a 2.7. ábra mutatja be.

A két határozókötetben és a PHD értekezésemben foglalt 8 ilyen fajt nem számítva, azaz az elmúlt kb. 20 évben 31 korábban hazánkból nem ismert vízbogárfaj került elő, melyből 18 a mi munkacsoportunk tevékenysége során vált ismertté. Ezek összegzése eddig nem történt meg írásos formában, így most érdemes ezeket áttekintenünk (2.2. táblázat). A legtöbb faj, számszerint 12, a Dytiscidae családból került elő, ezt követték az Elmidae és Hydrophilidae családok 6–6, majd a Helophoridae család 5 fajjal, míg a Hydraenidae család 2 fajjal gazdagodott az elmúlt időszakban. Érdekesen jelzi a globális változások irányát, valamint a taxonómiai viszonyok és faunisztikai feltárások hiányosságát még egy ilyen elvileg népszerű és jól ismert csoport esetében is, hogy abból a 23 fajból, amelyek családjainkra elvileg van hazai nem túl régi faunaművünk és határozónk, 8 ezekben nem is található meg, vagyis az ezredforduló környéként még egyáltalán nem számítottunk ezek megjelenésére faunánkban. Az igazsághoz az is hozzátartozik, hogy ezek közül kettő esetében rendszertani változások is állnak a háttérben.



2.7. ábra. A vízbogarak magyarországi ismert fajszámának alakulása 1968-tól napjainkig, feltüntetve a fontosabb mérföldköveket, legjelentősebb bővítéseket és törléseket, kiegészítve a családonkénti aktuális fajszámokkal és a fajszám várható alakulására vonatkozó megjegyzésekkel. A piros színnel megjelölt családokban várható a legnagyobb fajszámváltozás, mert e családok a leginkább alulkutatottak, teljes revíziójuk még nem, vagy csak részben történt meg. (eredeti)

2.2. táblázat. Az elmúlt ~20 évben a magyar faunában első ízben kimutatott fajok jegyzéke időrendi sorrendben, félkövérrel kiemelve a munkacsoportunk munkájaként kimutatott fajokat.

Család	Fajnév	Első közlés
Helophoridae	<i>Helophorus croaticus</i> (Kuwert, 1886)	Gidó et al. 2003
Helophoridae	<i>Helophorus asperatus</i> Rey, 1885	Csabai et al. 2003c
Helophoridae	<i>Helophorus rufipes</i> (Bosc d'Antic, 1791)	Csabai et al. 2003c
Dytiscidae	<i>Agabus congener</i> (Thunberg, 1794)	Ádám és Hegyessy, 2004
Dytiscidae	<i>Deronectes latus</i> (Stephens, 1829)	Ádám és Hegyessy, 2004
Helophoridae	<i>Helophorus arvernicius</i> Moulant, 1846	Móra et al. 2005a
Elmidae	<i>Limnius muelleri</i> (Erichson, 1847)	Kovács és Merkl, 2005
Elmidae	<i>Limnius intermedius</i> Fairmaire, 1881	Kovács és Merkl, 2005
Elmidae	<i>Ouimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	Kovács és Merkl, 2005
Dytiscidae	<i>Nebrioporus canaliculatus</i> (Lacordaire, 1835)	Merkl 2006
Dytiscidae	<i>Rhantus exoletus</i> (Foster, 1771)	Molnár et al. 2007
Elmidae	<i>Stenelmis consobrina</i> Dufour, 1835	Csabai és Sár, 2007
Dytiscidae	<i>Deronectes platynotus</i> (Germar, 1834)	Móra et al. 2008
Dytiscidae	<i>Ilybius pseudoneglectus</i> (Franciscolo, 1972)	Hajek és Csabai, 2009
Hydrophilidae	<i>Dactylosternum abdominale</i> (Fabricius, 1792)	Lőkkös, 2009a
Dytiscidae	<i>Hydroporus obscurus</i> Sturm, 1835	Csabai et al. 2010b
Elmidae	<i>Limnius opacus</i> Müller, 1806	Szivák et al. 2010
Elmidae	<i>Elmis rietscheli</i> Steffan, 1958	Lőkkös 2010d
Dytiscidae	<i>Hydroporus elongatus</i> Sturm, 1835	Móra et al. 2011
Hydraenidae	<i>Hydraena schuleri</i> Ganglbauer, 1901	Lőkkös et al. 2011
Hydrophilidae	<i>Pachysternum capense</i> (Mulsant, 1844)	Lőkkös et al. 2014
Hydraenidae	<i>Ochthebius melanescens</i> (Dalla Torre, 1877)	Lőkkös 2014a
Dytiscidae	<i>Eretes sticticus</i> (Linnaeus, 1767)	Hájek et al. 2014
Hydrophilidae	<i>Enochrus nigritus</i> (Sharp, 1872)	Csabai et al. 2015a
Hydrophilidae	<i>Berosus hispanicus</i> Küster, 1847	Csabai et al. 2015a
Helophoridae	<i>Helophorus grandis</i> Illiger, 1798	Boda et al. 2019
Dytiscidae	<i>Hydroporus incommodus</i> Fery, 2006	Csabai, publ. alatt (2012)
Dytiscidae	<i>Hydroporus figuratus</i> Gyllenhal, 1826	Mészáros és Csabai publ. alatt (2020)
Dytiscidae	<i>Agabus unguicularis</i> (Thomson, 1867)	Csabai, publ. alatt (2022)
Hydrophilidae	<i>Hydrobius subrotundus</i> Stephens, 1829	Mészáros és Csabai, publ. alatt (2020)
Hydrophilidae	<i>Hydrobius rottenbergii</i> Gerhardt, 1872	Mészáros és Csabai, publ. alatt (2020)

Az elmúlt 20 évben nem csak hozzáadtunk a fajjegyzékhez, hanem abból bizonyos fajok törlésre is kerültek különböző okokból. Ezek jegyzékét tartalmazza a 2.3. táblázat. A törölt fajok jelentős része, a 15 fajból 9 azért került ki a jegyzékből, mert előfordulását csak 100 évnél régebben gyűjtött példányok/adatok bizonyítják. Néhányuk (2) valószínűleg már akkor is csak téves cédulázás miatt került be a listába. Vannak téves határozás (4), téves cédulázás (1) és taxonómiai változás miatt (1) törölt fajok is. A legtöbb faj a Dytiscidae (8) családból került törlésre, ezt követi a Haliplidae, a Hydraenidae és az Elmidae 2-2 fajjal, és egy csibor is eltávolításra került.

A hosszútávú adatgyűjtés, a részletes irodalmi feldolgozás eredője reményeink szerint hamarosan egy új faunamű lesz, amelyben közzétesszük a revideált fajjegyzéket, valamint minden faj esetében egy részletes információkat közlő adatlapot a 2.2.5. alfejezetben megadottak szerint. Ennek egy példáját mutatja be a 2.8. ábra egy gyakori faj adatlapjára vonatkozóan.

2.3. táblázat. A hazai fajjegyzékből az elmúlt 20 évben törölt fajok időrendben, félkövérrel kiemelve a munkacsoportunk által törölt fajokat.

Család	Fajnév	Közlés	Indok
Elmidae	<i>Esolus pygmaeus</i> (P.W.J. Müller, 1806)	Kovács és Merkl 2005	100+ év, nincs példány
Elmidae	<i>Riolus nitens</i> (P.W.J. Müller, 1817)	Kovács és Merkl 2005	téves határozás
Hydraenidae	<i>Aulacochthebius exaratus</i> (Mulsant, 1844)	Lökkös 2014a	100+ év
Dytiscidae	<i>Agabus lotti</i> Turner, Toledo et Mazzoldi, 2015	Dettner et al. 2024	nevezéktani változás
Dytiscidae	<i>Dytiscus semisulcatus</i> (O.F. Müller, 1776)	jelen munka	téves cédulázás
Hydrophilidae	<i>Enochrus halophilus</i> (Bedel, 1878)	jelen munka	téves határozás
Halipilidae	<i>Haliplus confinis</i> Stephens, 1828	jelen munka	100+ év, kihalt?
Dytiscidae	<i>Hydaticus continentalis</i> J.Balfour-Browne, 1944	jelen munka	100+ év, kihalt?
Hydraenidae	<i>Hydraena alpicola</i> Pretner, 1931	jelen munka	téves határozás
Dytiscidae	<i>Hydroporus marginatus</i> (Duftschmid, 1805)	jelen munka	100+ év, kihalt?
Dytiscidae	<i>Hydroporus pallidulus</i> (Aubé, 1850)	jelen munka	100+ év, kihalt?
Dytiscidae	<i>Hygrotus nigrolineatus</i> (Steven, 1808)	jelen munka	100+ év, téves cédula?
Dytiscidae	<i>Ilybius crassus</i> Thomson, 1856	jelen munka	téves határozás
Halipilidae	<i>Peltodytes rotundatus</i> (Aubé, 1836)	jelen munka	100+ év, téves cédula?
Dytiscidae	<i>Rhantus suturellus</i> (Harris, 1828)	jelen munka	100+ év

g. *Platambus* Thomson, 1859

sg. *Platambus* Thomson, 1859

Platambus maculatus (Linnaeus, 1758)

First record: <1883 (Bíró 1883, Sátorlajújhely)

Last record: recent

Literature/Local synonymy: Ádám 1986a, 1993, 1994a, 1996b, 1996c, Ádám & Hegyessy 2004, Bíró 1883¹, Berczik 1974², Boda et al. 2012, Bozóki et al. 2022, Csabai 2001b, 2001c, 2005a^{LR}, 2006, 2013, Csabai & Huber 2001, Csabai & Kovács 2007, Csabai & Móra 2002, 2003b, 2003a, Csabai & Nosek 2006b, Csabai et al. 2001b, 2002b, 2003c, 2004a, 2004c, 2005c, 2005e, 2007, 2009, 2010a, 2010b, 2015a, Cser & Révész 2006, Csercsa et al. 2015, 2016, Csörgits 2000, Cuzepan 2011, Czirok et al. 2008, 2009, Endrődi 1974, Erős et al. 2005, Ficsór & Nagy 2009, Gál 2019, Gebhardt 1933b, 1961, Gidó 1997, 1998, 1999a, 1999b, Gidó & Szél 1998, Gulyás et al. 1999³, Hegyessy 2002, Horváth et al. 2009^{LR}, Juhász 2007, 2009, Jablonowsky 1898^{1, LR}, Kálmán et al. 2006, 2010, 2011a, Kaszab & Székessy 1953, Kaszab 1937, Kaufmann 1914b, Kavrán 1999, Ködöböcz et al. 2006, Kovács 2004, Kovács & Ambrus 2001, Kovács et al. 2011a, 2013, Kriska et al. 2005, Kuncz 1880¹, Kuthy 1897¹, Lökkös 2009b, 2010b, 2014a, Lökkös et al. 2013, Merkl 1991, Molnár 2014, Molnár & Ambrus 2005, Molnár et al. 2009, Móra & Csabai 2019^{LR}, Móra et al. 2002, 2005a, 2007, 2008, 2010a, 2011, Murányi & Kotschán 2003, Petri et al. 2009, Sár & Merkl 2008, Selmeczy & Kovács 2011⁴, Soós et al. 2008b, Szekeres & Csányi 2006, Szivák 2013, Szivák et al. 2010, Szlepák 2010, Tóth et al. 2017, Török & Csörgő 1992, Üveges et al. 2011, Vásárhelyi et al. 2007, Viertl 1894¹, Wachsmann 1907¹, Wallner 1902¹ – sub nomen ¹*Agabus*; ²sp.; ³*macculatus*[sic!]; ⁴*masculatus*[sic!].

Catalogued: Ádám 1996a, Hájek 2009, 2017c (2023)

Monographed: Csabai 2000a, Csiki 1946, Csiki 1908a

Voucher specimen: available (BNHM, DHUP, FKM, HNBM, JPM, MM, SM)

Status / trend / frequency: confirmed / stable / common (501+, ETRS: 201+)

2.8. ábra. Egy gyakori faj adatlapjának munkaverziója a készülő új faunakatalógusban. (eredeti)

2.5. Hozzájárulások egyes földközi-tengeri szigetek vízi makrogerinctelen faunájának ismeretéhez

A keleti mediterrán területek közismert fehér foltjai a biodiverzitás kutatásoknak. Ez a szigetekeken még kifejezettebb, és ennek okai sokrétűek. Bár számos szórványadattal rendelkezünk, melyek leginkább a nyaralásukat töltő taxonómusok szenvedélyének köszönhetőek, bizonyos makrogerinctelen élőlénycsoportok vonatkozásában szisztematikus kutatások az elmúlt száz évben nem történtek. Részben azért sem, mert számos csoport esetében e területek faunája taxonómiai szempontból sem kellően ismert, a fajok azonosítása sok esetben nehéz. Jelentős ismeretekkel rendelkezünk a mindehol népszerű szitakötőkről vagy éppen a magasabbrendű rákokról, de nagyon kevés ismeretünk van például a kérészekről, és alig tudunk valamit a vízibogarakról vagy éppen a vízipoloskákról, az árvaszúnyogok pedig teljesen feltáratlan csoportnak számítottak a közelmúltig.

2.5.1. Adatszámok, fajszaámok, szekvenciák

Mindezeket számba véve, valamint engedve az e csodás szigetek iránt érzett vonzalmamnak 2007 és 2024 között, 7 expedícióban, 8 sziget 554 mintavételi pontján gyűjtöttünk vízi makrogerincteleneket. Mindebből a 2024 évi, három jón szigetet érintő expedíció eredményei még messze nem teljesek, a labormunka és a DNS vonalkódolás még javában zajlik, így e szigetek eredményei még egyáltalán nem szerepelnek az alábbi összesítésben. Nem minden élőlénycsoport lett minden szigetről feldolgozva, így a szigetenkénti eredmények e szempontból is eltérnek.

Rodosz szigetről az 57 mintavételi helyen begyűjtött 3845 egyed meghatározásával 124 vízi makrogerinctelen taxon előfordulását mutattuk ki (beleértve néhány csak génusz szinten azonosított taxont is). Ezek közül 3 a vízi életmódú csigák (**Páll-Gergely és Csabai 2008**), 1 a felemáslábú rákok, 11 a kérészek, 2 az álkérészek, 22 a szitakötők, 11 a poloskák (**Csabai et al. 2017a**), 32 a bogarak (**Gentili és Csabai 2009, Csabai et al. 2017b**), 8 tegzesek és 34 az árvaszúnyogok (**Móra és Csabai 2008**) közé tartozott. Mindezek közül 1 csiga, 2 kérészfaj, 2 poloskafaj, 12 bogárfaj, egy tegzesfaj és az összes árvaszúnyogfaj első ízben került elő a szigetről, melyekből 2 kérész, 2 poloska, 24 árvaszúnyog faj előkerülése az első adat Görögországra nézve is. Járulékos eredményként szárazföldi csigák is színezték eredményeinket, 12 faj előfordulását közöltük, egyik ezek közül is előként került elő a szigetről (**Páll-Gergely és Csabai 2008**).

Krétáról a 115 mintavételi helyről gyűjtött több mint 7000 egyed meghatározásával összesen 95 taxon előfordulásáról számoltunk be, melyből 6 vízicsiga, 2 felemáslábú rák, 4 álkérész, 13 szitakötő, 17 poloska (**Csabai et al. 2017a**) és 42 bogár (**Csabai et al. 2017b**). A kérészek és árvaszúnyogok határozása még nem fejeződött be, archivált formában várják a majdani feldolgozást. Eddig 9 poloska és 16 bogárfaj biztosan első ízben került elő a szigetről, Görögország faunájára nézve 1 poloskafaj bizonyult újnak.

Korfu esetében 65 mintavételi helyről mintegy 6000 egyed került begyűjtésre, eddig összesen 84 faj, ebből 2 felemáslábú rák, 17 poloskafaj (**Csabai et al. 2017a**) és 69 bogárfaj (**Csabai et al. 2017b**) meghatározása történt meg (a többi anyag archiválva várja a feldolgozást, erre a 2024-es egyéb jón tengeri szigetekeken végzett gyűjtések anyagaival párhuzamosan jó

esély van). A poloskák közül 9, a bogarak közül 18 faj először került elő a sziget faunájából, egy poloska faj Görögországra nézve is újnak bizonyult.

Míg a fenti szigeteken csak a morfológiai azonosításra támaszkodhattunk, addig Málta és Ciprus esetében már a DNS vonalkódolást is felhasználtuk a fajok azonosítása során.

Málta szigetén 80 mintavételi helyen gyűjtött közel 5000 egyed morfológiai identifikációja alapján összesen 127 különböző fajt azonosítottunk, ezek között volt 12 gyűrűsféreg, 9 vízicsiga, 23 rák, 1 kérész, 10 szitakötő (**Rewicz et al. 2021**), 11 poloska, 32 bogár, 1 tegzes és 28 kétszárnyú faj. Málta faunájára nézve biztosan újnak bizonyult 2 poloska, 8 bogárfaj, továbbá legalább 6 rák, legalább 24 árvaszúnyog, és amennyire jelenleg meg tudjuk ítélni néhány féreg, csiga és egyéb kétszárnyú faj is. A molekuláris azonosítás során 808 új szekvenciát rögzítettünk, ezek összesen 154 BIN-be sorolódtak, amelyek közül 40 egyedi BIN (unique BIN), azaz nincs jelenleg olyan szekvencia az adatbázisban, ami ezekhez hasonló lenne. Ez természetesen részben korábban még nem vonalkódolt fajok első szekvenciáit is jelenti, de szép számmal vannak már ismert fajok, amelyek esetében akár nagyon különböző szekvenciákat találtunk a máltai fauna vizsgálata során, vagyis taxonómiai vonatkozásban ezek a fajok/egyedek mindenképpen külön vizsgálatokat, multimarkeres elemzéseket is érdemelnek, hiszen jó eséllyel ez az eddig rejtett diverzitás akár tudományra új fajokat is takarhat. Az egyedi BIN-ek aránya az összes BIN-hez, illetve a rendelkezésre álló szekvenciák száma az egyes csoportokban a következőképpen alakult: „Vermes” 3/12 (18 szekvencia), Gastropoda 2/12 (100), Crustacea 15/34 (155), Ephemeroptera 1/1 (53), Odonata 0/9 (80), Heteroptera 1/10 (22), Coleoptera 5/29 (87) Trichoptera 1/1 (1), Diptera 12/46 (292).

A Cipruson két alkalommal, összesen 85 mintavételei helyen végzett gyűjtéseink eredményeképpen 165 taxon előfordulását azonosítottuk morfológiai vizsgálatokkal, ebből puhatestű 9, rák 9, kérész 12, álkérész 2, szitakötő 22, poloska 9, bogár 35, tegzes 9, kétszárnyú 58, melyből árvaszúnyog 50. Ezek közül Ciprus faunájára biztosan újnak bizonyult egy csiga, két bogár, egy poloska és egy tegzes faj, A molekuláris azonosítás még folyamatban van bizonyos csoportoknál (pl. árvaszúnyogok, kérészek, kétszárnyúak, férgek, rákok), de már így is 258 szekvencia áll rendelkezésünkre, amelyek 113 BIN-be sorolódnak. Ezekből az egyedi BIN-ek aránya magas, 35 egyedi, csak a ciprusi eredményekből elkülönülő BIN-t azonosítottunk. Ezek között számos, még csak génusz szinten besorolt taxon található, amelyek egy része a máltai várakozásokhoz hasonlóan a tudomány számára is eddig ismeretlen faj lehet. Az egyedi BIN-ek aránya az összes BIN-hez, illetve a rendelkezésre álló szekvenciák száma az egyes csoportokban a következőképpen alakult: Mollusca 2/10 (22 szekvencia), Crustacea 13/16 (56), Ephemeroptera 1/1 (1), Plecoptera 1/1 (2), Odonata 1/21 (57), Heteroptera 2/10 (18), Coleoptera 8/35 (66), Trichoptera 4/9 (23), Diptera 4/10 (13).

2.5.2. Faunisztikai és biogeográfiai szempontból kiemelő fajok

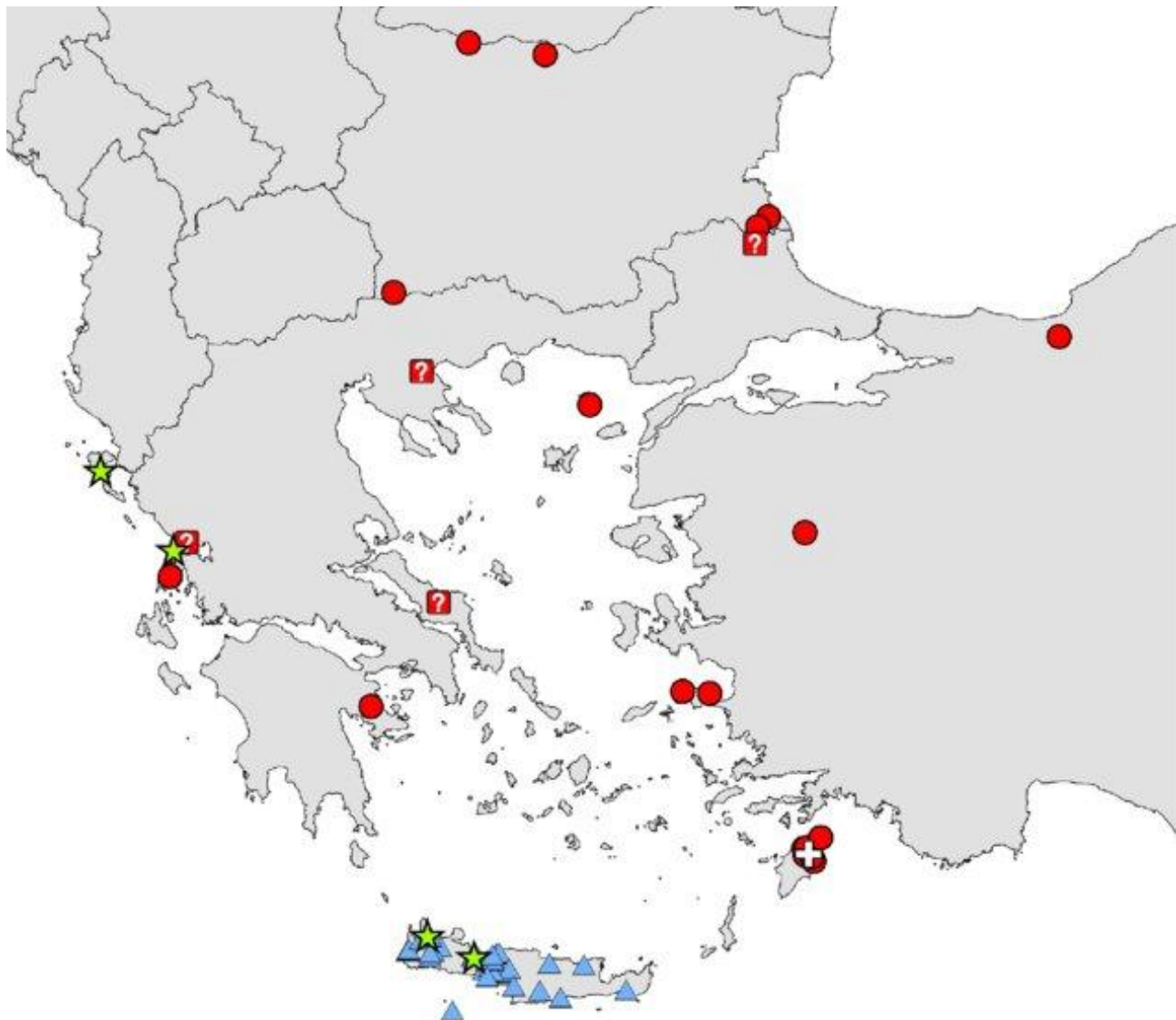
Az alábbiakban részletesen csak Görögország, azon belül is Rodosz, Kréta és Korfu szigetén végzett vizsgálatainkból mutatunk be fajszerű, kiemelésre méltó eredményeket, mert ugyan a máltai és krétai anyagaink már az előzetes eredmények alapján is szép számmal tartalmaznak kiemelő taxonokat mind faunisztikai és biogeográfiai, mind taxonómiai és nevezéktani vonalon, de ezeket a vizsgálatok még nem lezárt és publikálatlan mivolta miatt – néhány endemikus és ritka faj említésén túl – itt nem részletezzük.

A vízi és vízfelszíni poloskák közül a görög szigetekről három taxont kell kiemelnünk. Elsőként közöltük (**Csabai et al. 2017a**) a *Gerris asper* (Fieber, 1861), a *Rhagovelia infernalis africana* Lundblad, 1936 és a *Velia mariae* Tamanini, 1971 fajokat Görögországból, és az utóbbi két taxon európai jelenlétét is először erősítettük meg (szűkebb értelemben, azaz Ciprus nélkül, amely biogeográfiailag Ázsiához tartozik).

A *Rhagovelia* génusz molnárpoloskái a trópusi patakokban világszerte elterjedtek és gyakoriak, beleértve az óvilág egyes részeit (Afrika és Madagaszkár, Ázsia, valamint az Indiai- és Csendes-óceáni térség) és Ausztráliát (pl. Polhemus és Polhemus 1988, Polhemus 1990, Lansbury 1993, Polhemus és Andersen 2015), de a legnagyobb fajgazdagság a neotrópuson található (pl. Padilla-Gil és Moreira 2013, Floriano és Moreira 2015, Moreira 2015, Moreira et al. 2015, Padilla-Gil 2015). Néhány óvilágbeli faj előfordul a trópusi övezeten kívül is, elérve Észak-Afrikát és Európát, bár a mérsékelt égövben kifejezetten ritkának számítanak. A *Rhagovelia nigricans* (Burmeister, 1835) sokáig az egyetlen nyugati palearktikus fajnak számított, a nominotipikus alfaja széles körben elterjedt a trópusi égövön, de észak-afrikai (Egyiptom, Marokkó, Tunézia) és kis-ázsiai (Szaúd-Arábia, Jordánia, Libanon, Szíria, Jemen) előfordulásai is ismertek, beleértve a Törökország ázsiai részét és Ciprust is (Andersen 1995, Fent et al. 2011, Dursun 2012). Európában (biogeográfiai értelemben) korábban csak Spanyolországból volt ismert (Baena et al. 1994). A régi és az új előfordulási adatok többségét a térségben automatikusan *R. nigricans nigricans*-ként azonosították. A *R. infernalis africana* előfordulását a trópusi területeken kívül Nieser (1995) dokumentálta először Izraelből régi múzeumi példányok alapján. A *R. nigricans* és *R. infernalis* annyira hasonlóak, hogy azonosításuk kizárólag a hímek ivarszervének szkleritjei alapján lehetséges (v.ö. **Csabai et al. 2017a**). Fent és munkatársai (2011) Nieser segítségével kiderítették, hogy néhány régi ciprusi és további izraeli múzeumi példányok is a *R. infernalis africana* fajhoz tartoznak, miközben Dursun (2012) igazolta a *R. nigricans nigricans* törökországi előfordulását szintén régi múzeumi példány alapján. Ezért sok korábbi *R. nigricans nigricans* előfordulási adat kérdésessé vált és felülvizsgálatra szorult. A két faj elterjedésének pontos megismeréséhez további adatok szükségesek, de valószínű, hogy parapatikusak (azaz földrajzilag szomszédos, de nem átfedő elterjedésűek), így mindkét taxon várható volt Görögországban is. Fent et al. (2011) Rodosz szigetéről is említett egy *Rhagovelia* adatot, ahol azonban a biztos fajszerű meghatározás nem volt lehetséges, mivel csak három nőtényt sikerült begyűjtenie. A mi rodoszi hím példányunk alapján azonban immár egyértelmű, hogy a *R. infernalis africana* él a szigeten (2.9. ábra), ami egyben a faj első igazolt európai előfordulása is.

A *Velia* nemzetség taxonómiája Tamanini (1947) revíziójáig igen zavaros volt. Számos fajt tévesen azonosítottak egyszerű külső bélyegek vagy erősen változékonnyá karakterek alapján (Berchi és Kment 2015). Vizsgálataink (**Csabai et al. 2017a**) egyértelműen kimutatták, hogy a korábban csak a típusterületéről ismert *V. mariae* Tamanini, 1971 (= *V. helenae* Tamanini, 1970) valójában széles körben elterjedt a Balkán-félszigeten, Észak- és Délkelet-Bulgáriában, Görögországban a szárazföldön és a szigeteken egyaránt, valamint Törökország ázsiai részén is (2.9. ábra). A korábban *Velia rhadamantha rhadamantha* Hoberlandt, 1941 fajként azonosított adatok nagy része, minden nem Krétáról és a környezetéből származó rekord a *Velia mariae* fajra vonatkozik (**Csabai et al. 2017a**). A két faj nem csak morfológiai, hanem genetikai alapon is egyértelműen elválasztható, a szekvenciák is a fenti elterjedésit igazolják (Berchi et al. 2018).

A *Gerris asper* egy többé kevésbé gyakori vízfelszíni poloskafaj Európában és előfordul Törökország ázsiai részén és a Közel-Keleten is (Andersen 1995, Fent et al. 2011, Cianferoni et al. 2013, Cianferoni és Terzani 2013), így előkerülése Görögországban várható volt. Mivel a fajt Krétán és Korfun is megtaláltuk, és később a kontinentális részen is előkerült gyűjteményi adata (2.9. ábra), így feltételezzük, hogy sehol nem ritka, csak eddig elkerülte a kutatók figyelmét Görögországban.



2.9. ábra. Biogeográfiai szempontból kiemelendő vízipoloska fajok előfordulási adatai Görögország területéről. Piros kör: *Velia mariae* Tamanini 1971, két háromszög *Velia rhadamantha rhadamantha* Hoberlandt, 1941, Zöld csillag: *Gerris asper* (Fieber, 1861), Fehér kereszt: *Rhagovelia infernalis africana* Lundblad, 1936. A piros négyzet fehér kérdőjellel: nem ellenőrzött, de valószínűleg *Velia mariae* előfordulások. (Csabai et al. 2017a nyomán)

A vízibogarak közül mindenképpen érdemes megemlítenünk a *Laccobius cretaeus* Gentili, 1975 pocsolyacsiborfajt, amelyet – bár Krétáról írtak le a *L. gracilis* Motschulsky, 1855 alfajaként és a szigetre endemikus taxonként tartottak számon, – mi nem Krétán, hanem Rodoszon gyűjtöttünk számos helyen és nagy példányszámban. Példányaink alapos vizsgálata és az új, törzsalfajjal átfedő előfordulási helyei alapján **Gentili és Csabai (2009)** az alfajt faji

státuszra emelte. Szintén részben taxonómiai vonatkozású eredmény, hogy *Nebrioporus* génusz részleges revíziója során a Krétán endemikus *Nebrioporus amicorum* Toledo, 2009 faj leírása részben a mi példányainkon alapult (Toledo 2009). A Rodoszon gyűjtöttük tovább, éppen leírás alatt lévő fajok egyedeit, amelyek szintén hozzájárultak az új taxonok előfordulási jellemzőinek pontosabb megismeréséhez, ilyenek voltak a *Baetis mirkae* Soldán et Godunko, 2008 és a *Baetis zdenkae* Soldán et Gondunko 2009 kérszfajok (v.ö. Soldán és Gondunko 2008, 2009).

Az általunk gyűjtött anyag faunisztikai vonatkozásban – az adott régióra új előfordulású fajok adatain felül – legértékesebb részei az endemikus fajok és alfajok új rekordjai. A görög kutatóutak során számos ilyen endemikus fajjal találkoztunk, és már a máltai és ciprusi anyagból is említhetünk ilyeneket, amelyek közül több esetében az első DNS vonalkódokat is mi töltöttük fel a referencia adatbázisokba. Általunk is fellelt endemizmusok voltak teljesség igénye nélkül a már említett *Baetis zdenkae* (Rodosz) mellett Cipruson a *Baetis cypronyx* Soldan et Godunko 2019 és a *Baetis irenkae* Soldan et Godunko 2008. A bogarak közül Krétán a már említett *Nebrioporus amicorum*, a *Bidessus cretensis* Fery, 2002 és a *Hydraena subinura* d’Orchymont 1944, Rodoszon a *Hydraena rhodia* Jäch, 1985, Korfun a *Scarodytes savinensis cercyrae* Fery et Šťastný, 2007, míg Ciprusra nézve a *Hydroporus cuprescens* Miller et Fery 1995 endemikus. Poloskák közül Krétán a már említett *Velia rhadamantha rhadamanta* mellett több új lelőhelyét találtuk a *Sigara nigrolineata mendax* Heiss et Jansson, 1986 alfajnak, míg Korfun a kevésbé ismert *Ilyocoris cimicoides jonicus* Lindberg, 1922 alfajnak gyűjtöttük újabb példányait. A szitakötők közül Krétán a *Coenagrion intermedium* Lohmann, 1990 és a *Boyeria cretensis* Peters, 1991 gazdagította az endemizmusaink listáját. A rákok esetében Cipruson megtaláltuk a *Stygogidiella cypria* (G. Karaman, 1989), a *Cryptorchestia cavimana* (Heller, 1865), *Proasellus coxalis nanus* Sket, 1991, és a *Microcharon luciae* Sket, 1991 endemikus rák(al)fajokat.

Korlátozott elterjedésük miatt igazi ritkaságnak számítottak még (számunkra mindenképpen) többek között a *Bidessus calabricus* Guignot, 1957; a *B. muelleri* Zimmermann, 1927; a *Deronectes moestus inconspectus* (Leprieur, 1876); a *Deronectes sahlbergi* Zimmermann, 1932; a *Graptodytes fractus* (Sharp, 1882); a *Nebrioporus stearinus suavis* (Sharp, 1882) és a *Hygrobia hermannii* bogárfajok Görögországból, a *Hygrotus guineensis* (Aubé, 1838) és a *Laccobius moraguesi* Régimbart, 1898 Máltáról, valamint a *Hydroporus kasyi* Wewalka, 1984; a *Hygrotus saginatus* (Schaum, 1857); a *Gyrinus dejeani* Brullé, 1832 és az *Enochrus turanicus* Schödl 1998 Ciprusról. A vízipoloskák közül említeni érdemes az *Aquarius ventralis* (Fieber, 1861) és a *Sigara mayri* (Fieber, 1860) fajokat Ciprusról, vagy a *Velia muelleri* Tamanini, 1947 fajt Máltáról. 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. A tegzesek közül a *Micropterna coiffaiti* Decamps, 1963 emelhető ki.

2.6. Vízibogarak és vízpoloskák DNS vonalkód lefedettsége Európában

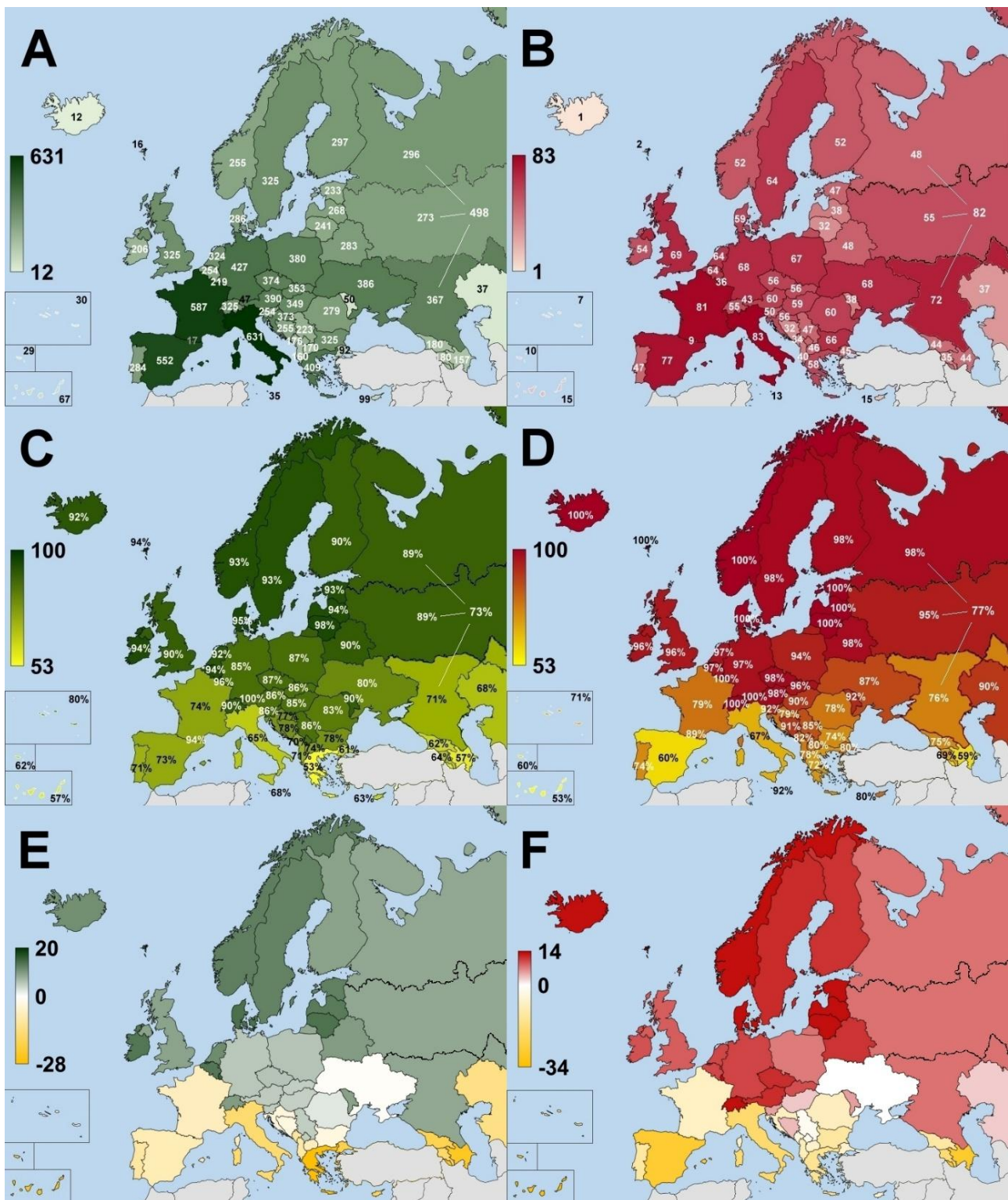
Mint az előző fejezetekben is részben láttuk, számos vízi makrogerinctelen élőlénycsoport esetében az európai elterjedést relatíve jól ismerjük, vagy legalább egyre jobban ismerjük. Nincs ez másképp a vízibogarak és vízpoloskák esetében sem. Ebben a kérdésben, – bár még bőven vannak elmaradások és revideálásra szoruló csoportok – szintén nem állunk rosszul Magyarország vonatkozásában sem. Ugyanez azonban már nem mondható el ugyanezzel a magabiztossággal akkor, ha a genetikai diverzitás megismerésének kérdéskörében mozgunk.

A legtöbb tanulmány, ami a DNS vonalkód referenciakönyvtárak lefedettségét vizsgálja, általában csak egy adott kisebb terület biótájával (pl. Specchia et al. 2020, Leite et al. 2020), vagy országos léptékű áttekintéssel (pl. Múrria et al. 2020, Li et al. 2022), vagy azon belül egy kiemelt élőlénycsoporttal foglalkozik (pl. Havemann et al. 2018, Raupach et al. 2020, Copilaș-Ciocianu et al. 2022, Laini et al. 2024, Vuataz et al. 2024), esetleg nagyobb területi lefedettségben vizsgálódik, de ekkor valamilyen szempontból szűkített taxonlistára fókuszál (pl. kiemelt célfajok, valamely monitorozó rendszer szűktett fajjegyzéke, **Weigand et al. 2019**). A nagyobb élőlénycsoportok kontinensszintű lefedettségét csak nagyon kevés esetben értékelték. Látunk ilyen példákat a levélbogarakra (Lo et al. 2024), a lepkékre (Huemer et al. 2020, Dincă et al. 2021), vagy a vízi élőlénycsoportok esetében egyedülálló módon az európai szitakötőkre (Geiger et al. 2021), vagy a világ felemáslábú rákjaira nézve (Jazdzewska et al. 2021).

2.6.1. Fajok, vonalkódok, lefedettség

A vízibogarak (19 család, 1366 faj) és vízpoloskák (14 család, 161 faj) esetében a lehető legpontosabb európai országszintű fajjegyzék katalógus összeállítása után a teljes páneurópai régióra, 53 országra nézve elvégeztünk egy átfogó DNS vonalkód lefedettség elemzést (**Csabai et al. 2023**). Az elemzés során, mivel a „barcode” kritériumoknak (elsősorban a minimálisan szükséges bázispárszám) megfelelő COI referenciák a GenBank adatbázisból automatikusan importálódhatnak a BOLD adatbázisba, csak az utóbbi adathalmazát vizsgáltuk részletesen. Az adatbázisban 2020. január 1. napjával bezárólag az európai faunára vonatkozóan összesen 9246, csoportbontásban pedig 7372 vízibogár és 1874 vízpoloska vonalkódot találtunk, amelyeknél a fajonkénti átlag rendre 5,4 és 11,6 volt. Ezek részletes elemzése után tett legfontosabb megállapításaink a következőben foglalhatók össze. Összeurópai szinten, a páneurópai fajlistára, azaz az összes fajra nézve, a fajok mintegy 50%-a (bogarak 51,53%-a, a poloskák 48,44%-a) esetében rendelkezünk legalább egy fajszerű azonosításra alkalmas COI vonalkóddal (BC1) a BOLD adatbázisban, ez 704 bogár és 78 poloska fajt jelentett. A BC5 lefedettség, azaz a legalább 5 szekvencia megléte már csak a bogarak 22,76%-ára és a poloskák 40,99%-ára volt igaz.

Országszinten vizsgálva a fajsíamokat (2.10A-B. ábra) és a BC1% lefedettséget (2.10C-D. ábra) és az eltérést az európai átlagtól (2.10E-F. ábra) jelentős különbségeket találtunk: a fajgazdagság nem meglepő módon a déli területeken volt a legmagasabb (2.10A-B. ábra), azonban amíg az észak- és nyugat-európai területek általában 90% feletti, nem ritkán 100%-os lefedettséggel büszkélkedhettek, addig a déli és délkeleti régiókban a lefedettség sokkal alacsonyabb, 50-65% körüli (2.10C-D. ábra), jócskán az európai átlag alatti (2.10E-F. ábra).



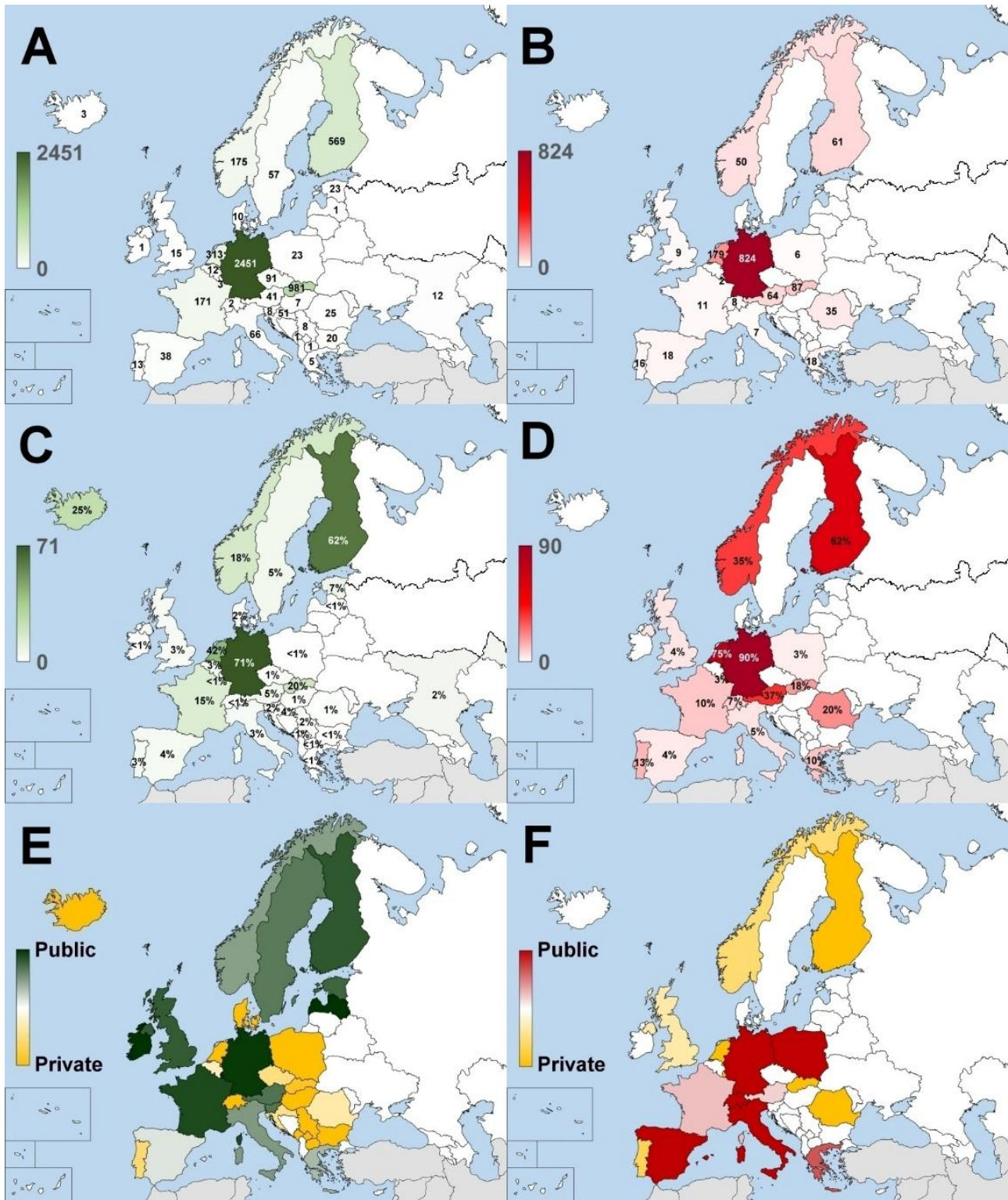
2.10. ábra: Az európai országok fajszámának (A, B), a legalább egy, a BOLD adatbázisban elérhető vonalkóddal jellemzett fajok aránya az adott ország teljes fajkészletéhez viszonyítva (BC1%, C, D) és ennek az aránynak az európai átlagtól való eltérése (E, F) az egyes európai országokban a vízbogarak (A, C, E) és a vízipoloskák (B, D, F) vonatkozásában. Az ábra jól mutatja, hogy a legnagyobb fajgazdagságot ugyanakkor a vonalkódos lefedettség alacsony értékét találjuk Dél-Európában, különösen a Dél-Balkánon, a makronéziai szigetvilágban és a Kaukázus térségében. Oroszország európai része esetében az európai átlagtól való eltérés az egész területre van számítva. A szürke szín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

2.6.2. Országokhoz rendelt vonalkódok és a vonalkódolási aktivitás Európában

Az elérhető vonalkódok 71,4%-át (6609 szekvenciát) tudtuk hozzárendelni valamilyen országhoz [azaz ezek esetében tudható, hogy a példány az adott országból lett gyűjtve, „országhoz rendelt vonalkód” (CaBC)]. Az egyes országokra nézve az onnan származó vonalkódok mennyisége nagyon kiegyensúlyozatlan volt. Gyakorlatilag az összes CaBC több mint fele Németországból származott, ezen felül jelentősebb mennyiség volt köthető még Finnországhoz, Norvégiához, Hollandiához, Szlovákiához mindkét rovarrendre nézve, valamint Franciaország a bogarak, Ausztria pedig a poloskák esetében mutatott értékelhető hozzájárulást (2.11A-B. ábra). Ezek a „vonalkódforrás országok (BCSC)” szolgáltatták a rendelkezésre álló vonalkódok 97,5%-át. Ezzel szemben 20 országból egyáltalán nem találtunk vonalkódot a két vizsgált csoport vonatkozásában.

Majdnem ugyanezt a képet láttuk, ha azt vizsgáltuk, hogy az egyes országok faunájának (ismert fajkészletének) hány százaléka volt lefedve az adott országból származó vonalkóddal (2.11C-D. ábra). Németország a bogarak esetében 71%-os, a poloskák esetében 90%-os lefedettséget mutatott a saját területéről gyűjtött példányokból származó szekvenciákkal, míg ugyanez Finnországban 62% és 62%, Hollandiában 42% és 75%, Norvégiában 18% és 35%, Szlovákiában 20% és 18%, Ausztriában 5% és 37%, Franciaországban pedig 15% és 10%. Érdekes kivétel a poloskák tekintetében Románia, ahol ugyan kevés viszonylag kevés (35) vonalkód volt elérhető, de ez célirányos, mert lefedte az ország fajkészletének 20%-át. Persze a bogarakhoz képest egy nagyságrenddel kisebb fajszámmal bíró poloskáknál sokkal kisebb ráfordítás is már „látható” százalékos lefedettséget jelenthet, ahogyan azt pl. Portugália vagy Görögország vonatkozásában is megmutatkozott. A nem BCSC országokban a bogaraktól a lefedettség rendre 10% alatti volt, de legtöbbször még az 5%-ot sem érte el.

A vonalkódok szabad hozzáférhetősége (privát és nyilvános mivolta) tekintetében is érdekes különbségeket tártunk fel (2.11E-F. ábra). A bogarak esetében amíg Hollandia kivételével Nyugat-, Délnyugat- és Észak-Európa legtöbb vonalkódja szabadon hozzáférhetőnek bizonyult, addig ezzel szöges ellentétben a kelet- és délkelet-európai országokból még az a kevés szekvencia is privat projektben volt tárolva. A poloskák esetében már sokkal vegyesebb volt a kép: amíg a legnagyobb BCSC Németország vonalkódjai nagyrészt nyilvánosak voltak, addig Hollandia, Finnország és Norvégia vonalkódjai nem voltak szabadon hozzáférhetőek. Az összkép persze csalóka, hiszen a legtöbb országból csak néhány vonalkód volt elérhető, azok éppen nyilvános vagy privat mivolta nem sokat árul el a trendekről. Bár a privat vonalkódok is szerepelnek a BOLD rendszerében szekvenciák alapján indítható fajazonosítási folyamatokban, így ebből a szempontból ezek is teljes értékűek, azonban teljesen jogos elvárás lenne, hogy megismerhetővé váljon az, hogy az a rekord kitől, pontosan honnan származik, mi a pontos bázissorrendje, illetve bevonható legyen összehasonlító elemzésekbe is, ami a publikálásukig természetesen nem lehetséges. Az érthető, hogy a folyamatban lévő projektek, a még nem publikált eredmények esetében a rekordok nem nyilvánosak, de sajnálatos módon nagyon sok már lezárt projekt publikációhoz felhasznált szekvenciái is privat beállításon maradtak és maradnak. Szerencsére ebben is láthatunk elmozdulást, mert a folyóiratok egyre inkább érvényesítik az „open data” irányelveket és a nemzetközi projektek is megkövetelik az adatok nyilvánosságát egy embargó időszak után.

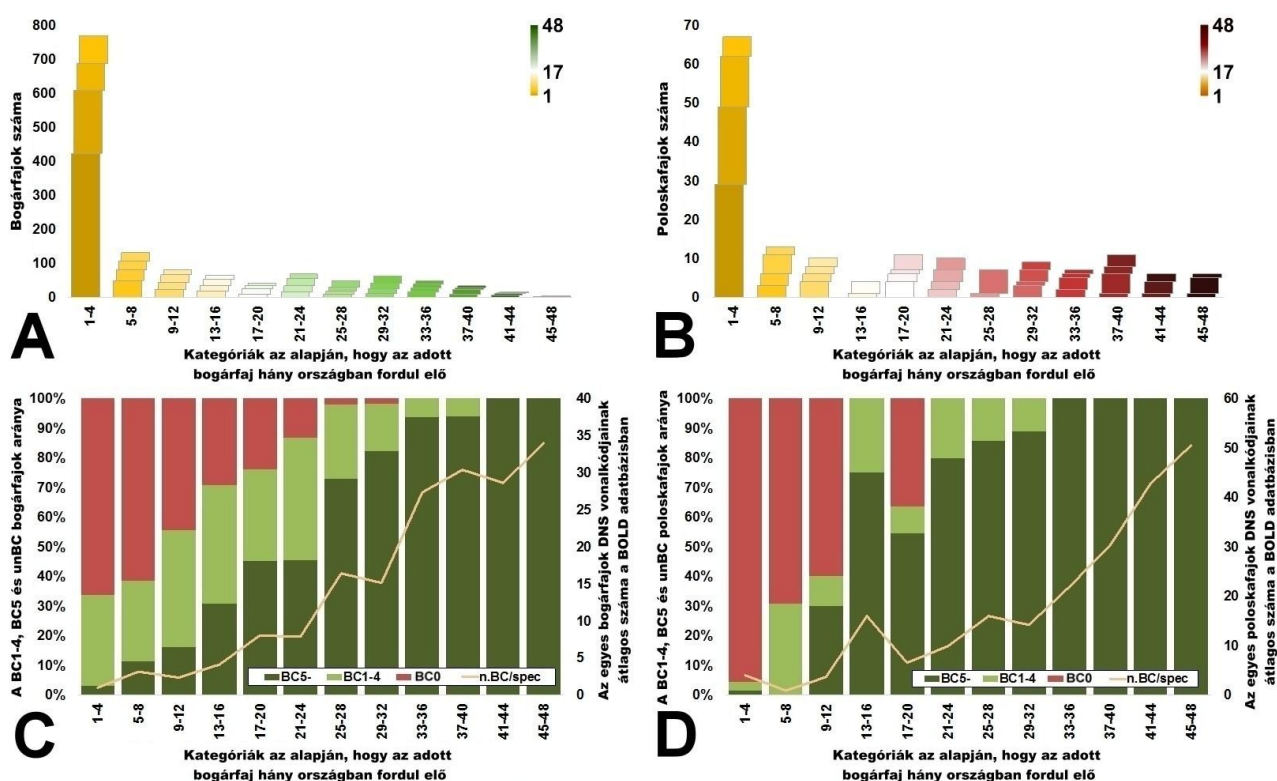


2.11. ábra. Az európai országok vonalkódolási aktivitása. **A, B:** A szekvenciák alapján szolgáló példányok származási helye alapján az egyes országokhoz rendelhető vonalkódok (CaBC) száma. **C, D:** a legalább egy, a BOLD adatbázisban elérhető, az adott országból származó példányhoz tartozó vonalkóddal jellemzett fajok aránya az adott ország teljes fajkészletéhez viszonyítva. **E, F:** Nyilvánosan hozzáférhető és privát CaBC szekvenciák aránya. **A, C, E:** Coleoptera, **B, D, F:** Heteroptera. Oroszország az E és F esetében egy egységként szerepel, átlagtól való eltérést ebben az esetben nem számoltunk. A szürke szín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

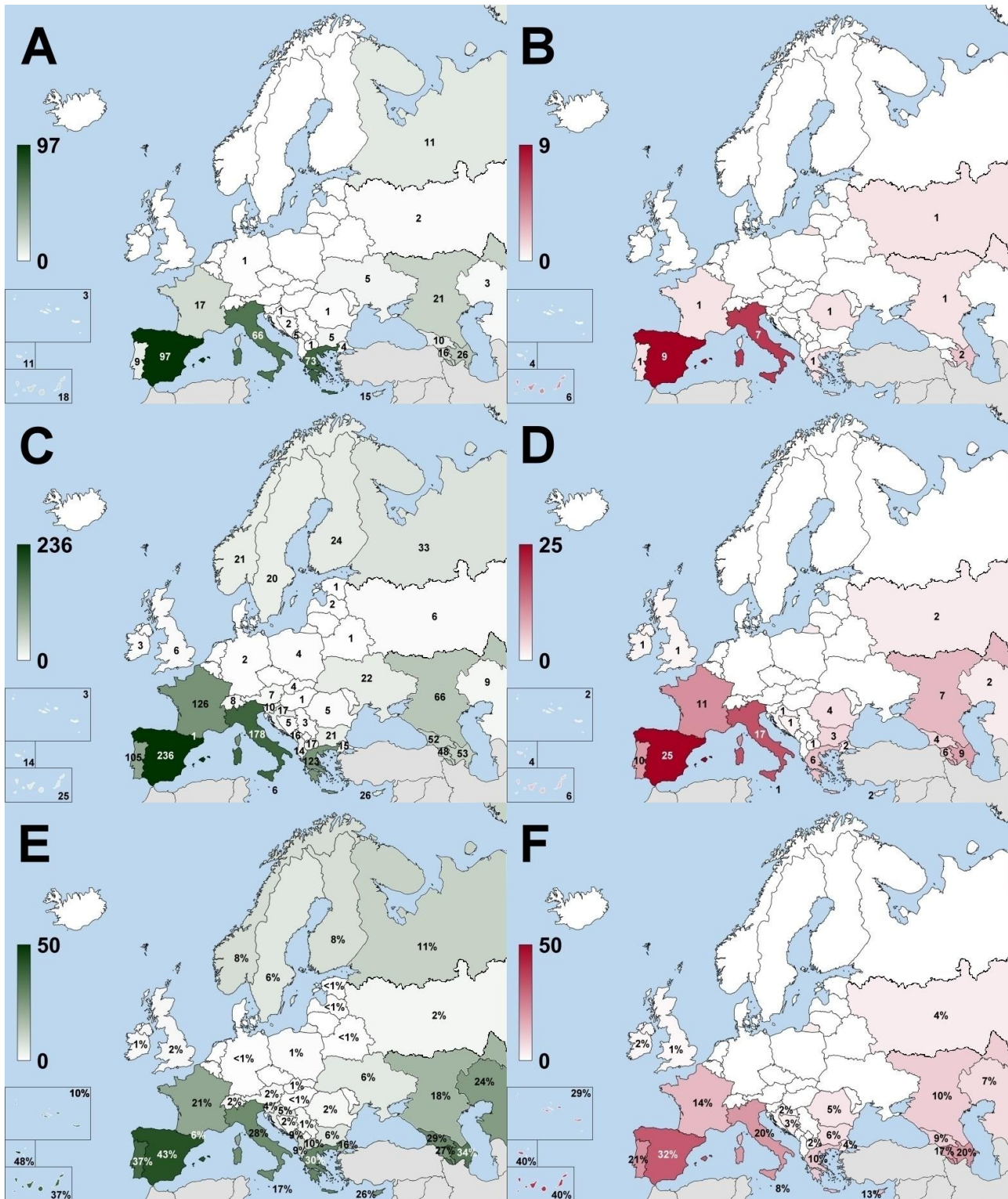
2.6.3. Ritka fajok lefedettsége és aránya az egyes országokban

A ritka fajok aránya a teljes európai faunában igen magas (2.12A-B. ábra). A ritka kifejezés itt a földrajzi ritkaságot, a korlátozott elterjedést jelenti, esetünkben azzal kifejezve, hogy egy fajt hány európai országból ismerünk. A vizsgálatunkkor a kizárólag egy országból ismert bogárfajok száma átlépte a 400-at, ezeket is beleértve a maximum négy országból ismert fajok száma 770 volt, ami a bogarak 56,4%-a. A poloskáknál ugyanez 29 és 67 faj és 41,6% volt.

Az egyes fajok vonalkódjainak száma pozitívan korrelált azzal, hogy az adott faj hány országból ismert, vagyis minél szélesebb körben elterjedt egy faj, annál több ismert vonalkódja lelhető fel a BOLD-ban (2.12C-D ábra). Mind a bogarak, mind a poloskák esetén nyilvánvaló, hogy a legalacsonyabb lefedettségi szintet a ritka fajok esetében láttuk. A maximum négy országból ismert fajok esetében a BC5 fajok aránya a bogaraknál mindössze 2% volt, a poloskáknál ennél is alacsonyabb, a BC1 fajok aránya rendre 30% és 3%, a vonalkódok fajokénti átlagos száma is nagyon alacsony maradt. Ahogy a gyakorisága növekedett, azaz minél több országból ismert egy faj, annál jobban nőtt a lefedettség és a fajokénti vonalkódok átlagos száma is. Azt a szintet, hogy legalább a fajok 50%-ára legyen elérhető vonalkód, a bogaraknál a 9–12, a poloskáknál a 13–16 országból ismert fajoknál értük el, a teljes lefedettség legalább egy vonalkóddal (BC1) 33–36, illetve 21–24 országból ismert fajoknál valósult meg. A legalább öt vonalkódos lefedettség (BC5) pedig a leggyakoribb, 41–44, illetve 33–36 országból ismert fajoknál volt látható, amelyek esetében már az átlagos elérhető szekvenciaszám is fajoként a bogaraknál 30–35, a poloskáknál 20–50 közé emelkedett.



2.12. ábra. A fajok száma (A, B) és a legalább egy, de maximum négy (BC1–4), a legalább öt (BC5) és a nulla (unBC), a BOLD adatbázisban elérhető vonalkóddal jellemzett fajok aránya és az egy fajra eső átlagos vonalkódok száma (C, D) az egy fajra jutó országrekordok száma alapján létrehozott kategóriákban. Minél több országban fordulnak elő a fajok, annál nagyobb közöttük a BC1–4 és BC5 fajok aránya, és annál magasabb az egy fajra eső vonalkódok száma. A, C: Coleoptera, B, D: Heteroptera. (Csabai et al. 2023 nyomán)



2.13. ábra. Az egyes európai országok faunájában előforduló, csak az adott országból ismert fajok száma (A, B), a ritka (1–4 országból ismert) fajok száma (C, D), és ezek százalékos aránya az ország faunájában (E, F). A, C, E: Coleoptera, B, D, F: Heteroptera. A szürke szín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

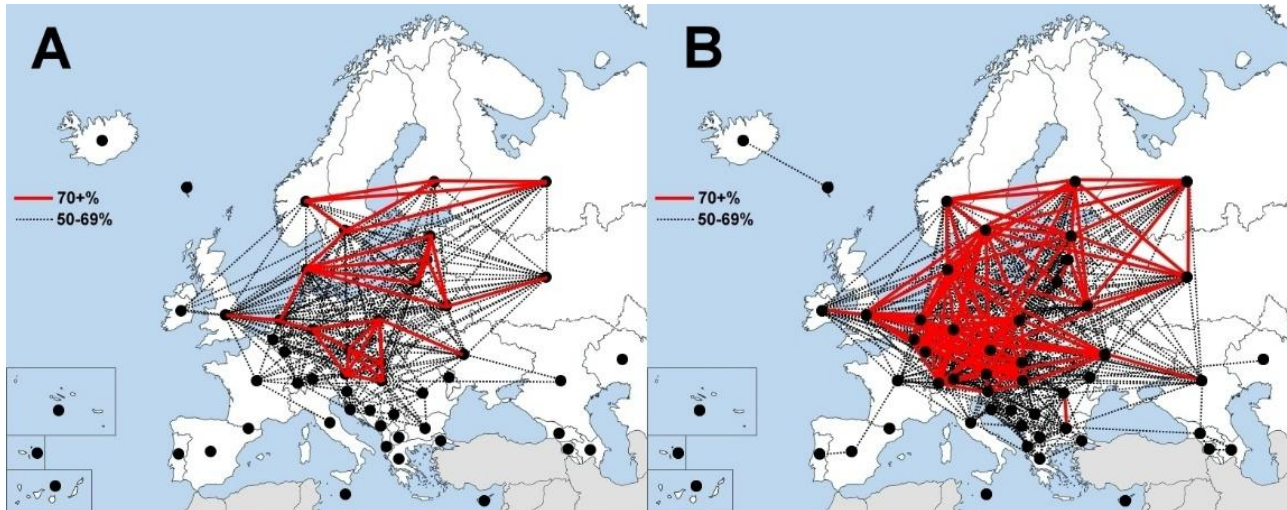
A ritka fajok száma (2.12A-D. ábra) és (2.12E-F. ábra) aránya mindkét csoportban sokkal magasabb volt a Földközi-tenger vidékén és Délkelet-Európában, de a bogarak esetében Skandináviában is láttunk egy emelkedést a közép- és nyugat-európai számokhoz és arányokhoz képest (2.12C. és E. ábra). Utóbbi jól ismert jelenség, a vízibogarak esetében nemcsak a mediterrán, hanem az északi területek is egy jelentősebb fajszámemelkedéssel jellemezhetők (v.ö. 2.10A. ábra, Nilsson és Holmen 1995), ami a csak itt előforduló északi fajok jelenlétével magyarázható. A ritka fajok számában és arányában messze kiemelkedtek az Ibériai- és az Appennini-félszigetek, de az arányokat tekintve a Kaukázus vidéke, Franciaország (főképpen a déli területek és Korzika miatt), Madeira, a Kanári-szigetek, Görögország és Ciprus is magas, 20 és 48% közötti értékekkel volt jellemezhető. Az Ibériai-félsziget önmagában adta a csak egy országban előforduló fajok negyedét, a ritka fajok közel felét. A makronéziai szigeteken a fajszámok ugyan alacsonyabbak, de ezeken belül az egyedi fajok száma kiemelkedően magas volt. A Balkán ebben az esetben a relatíve alacsony számaival nem mutatta magát, miközben tudjuk, hogy ez a terület – az Ibériai vagy éppen az Appennini-félszigethez hasonlóan – egy biodiverzitási forró pont és fajképződési góc (Griffith et al. 2004). Ez a jelenség egyébiránt nem csak a ritka fajok esetében, hanem az összesített fajszámában is látható volt (v.ö. 2.10A–B. ábra). Az alacsony értékek a relatív alulkutatottság mellett leginkább egy technikai jellegű torzításnak köszönhetőek, mégpedig, hogy a Balkán jelenleg számos országra tagolódik. Ha a Balkán országainak fajkészletéből összesítést végeztünk (nem belefoglalva Romániát, de Görögországot és Bulgáriát igen), akkor összesen 628 bogár és 84 poloskafajt regisztrálhattunk, ami ugyancsak összemérhetőnek bizonyult az Ibériai-félsziget 565 és 79, vagy az Appennini-félsziget 631 és 83 fajával.

2.6.4. Az európai országok faunájának hasonlósága és a vonalkódforrás országok lefedő hatása

Az európai fajkészleteket összehasonlítva feltérképeztük a hasonlóságokat az egyes országok között (2.14A-B. ábra). A bogarak esetében a magasabb fajszám kisebb hasonlóságokat és kevesebb erős kapcsolatot eredményezett, mint a poloskák esetében, de mindkét csoportnál nagyjából ugyanaz a kép rajzolódott ki. Nyugat-, Közép- és Észak-Európa országai faunájukat tekintve magas hasonlósággal bírtak, számos 70% feletti kapcsolat kötötte ezeket hálózatba legalább a szomszédos országaikkal, vagy a poloskák esetében gyakorlatilag szinte minden e régiókba tartozó országgal. Ezzel szemben a Földközi-tenger vidéke, a szigetek, a Balkán és a Kaukázus országai esetében szinte semmilyen legalább 50%-ot elérő hasonlóság nem volt kimutatható a fajkészletben.

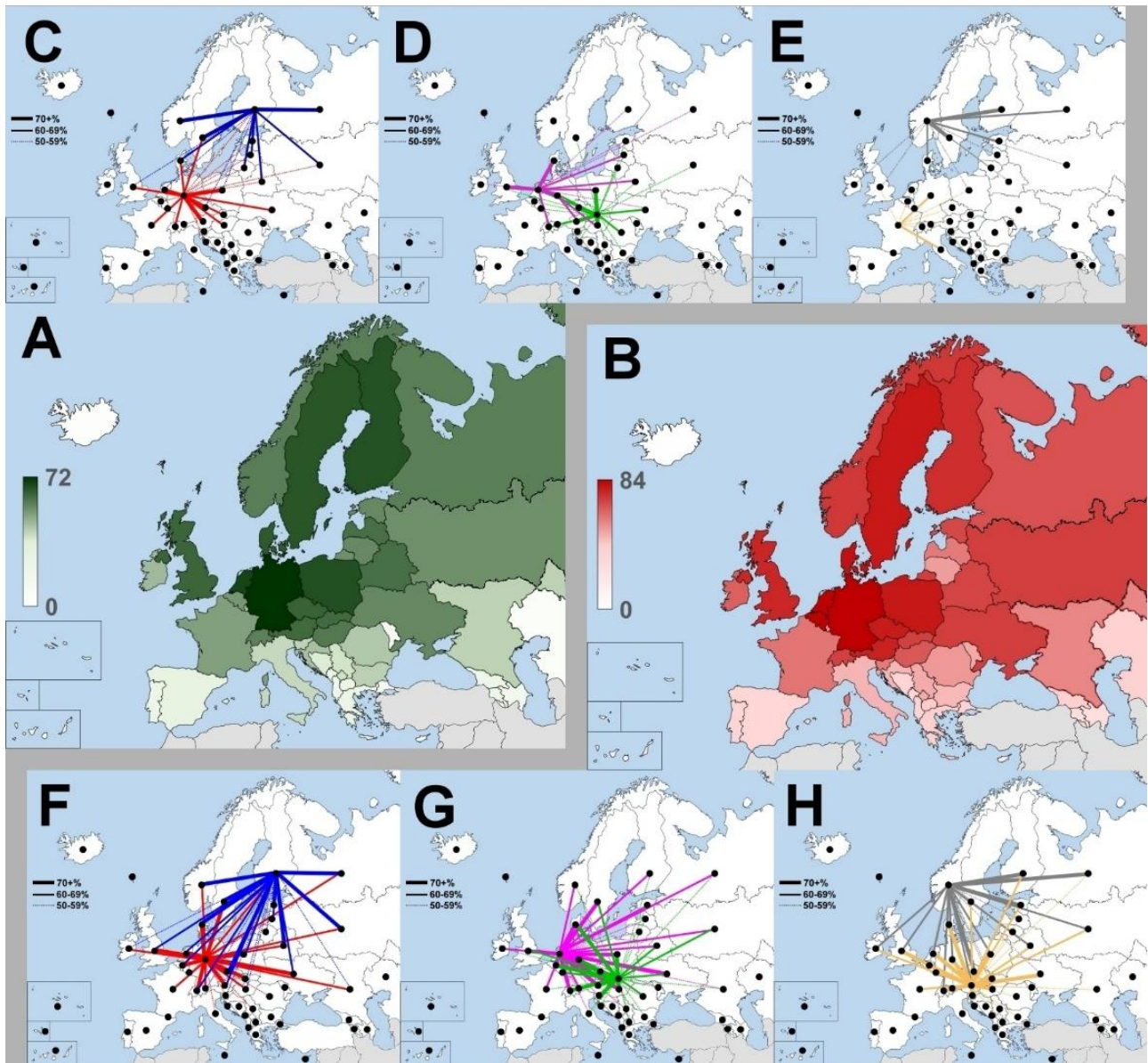
Mivel gyakorlatilag majdnem az összes vonalkód a vonalkódforrás országokból ismert, így célszerű volt megvizsgálni, hogy ezen országok faunája hogyan viszonyul a többi terület faunájához (2.15. ábra). A bogaraknál Németország faunája jelentős részben képes volt lefedni Északnyugat- és Középkelet-Európa országainak faunáját, de a déli, az északi és a keleti területekre már messze nem volt ilyen erős hatása (2.15C. ábra). Ezt kiegészítve Finnország jelentős mértékben képes volt lefedni Skandináviát és Észak-Oroszországot (2.15C. ábra), Hollandia és Szlovákia (2.15D. ábra) támogatást nyújtott mindehhez és erősítette az átfedéseket Nagy-Britannia, illetve Magyarország és Románia felé. A poloskák esetében nagyrészt hasonló a helyzet, de a kapcsolatok a kisebb összes fajszám miatt erősebbek voltak

és távolabbra nyúltak, ugyanakkor a teljes dél-európai térség az Ibériai félszigettől a Kaukázuson túli területekig ebből kimaradt (2.15F-G. ábra). Mindezen nem segített sokat Norvégia, Franciaország és Ausztria sem, mert nem igazán nyitottak új kapcsolatokat, csak a meglévőket erősítették fel némiképp (2.15E. és H. ábra). Különösen látványos volt, ahogy Ausztriának szinte csak északi irányba léteztek jelentősebb kapcsolódási pontjai (2.15H. ábra).



2.14. ábra. Az európai országok fajkészletének Jaccard-index alapján számolt hasonlósági hálózata. A: Coleoptera, B: Heteroptera. A szürke szín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

Összegezve az elmondottakat, a 2.15A–B. ábrák szemléltetik a vonalkódforrás országok tevékenységének maximális potenciális hatását az egyes országokban a vonalkód lefedettségre, mindezt a bogarak és poloskák esetében a hat-hat ország helyi vonalkódlefedettsége alapján számolt súlyozott átlagok alapján kalkulálva. Mindkét élőlénycsoportban érvényesült az, amit az eddigiekben is láttunk, hogy minél távolabb kerülünk a vonalkódforrás országoktól, annál kisebb hányadát képes lefedni a helyi faunának az ezek által biztosított vonalkódkészlet. Az is nyilvánvaló, hogy ezek az országok képesek voltak egy relatíve magas lefedettséget biztosítani Észak-, Északnyugat- és Közép-Európában, de a lefedő hatás és potenciál rohamosan csökkent déli és délkeleti irányba haladva. Az Ibériai-félsziget, Görögország vagy éppen Grúzia vagy Örményország esetén a nullához közelített, és a Dél-Balkán országai esetében sem volt sokkal erősebb. Izland és a Feröer-szigetek esetében a nagyon alacsony fajszám okozta a fehér folt jelleget, és hasonló volt a helyzet Moldova kevésbé feltárt faunája esetében is, ahol inkább a ritkaságok voltak ismertek és általános feltárás még nem igazán történt.



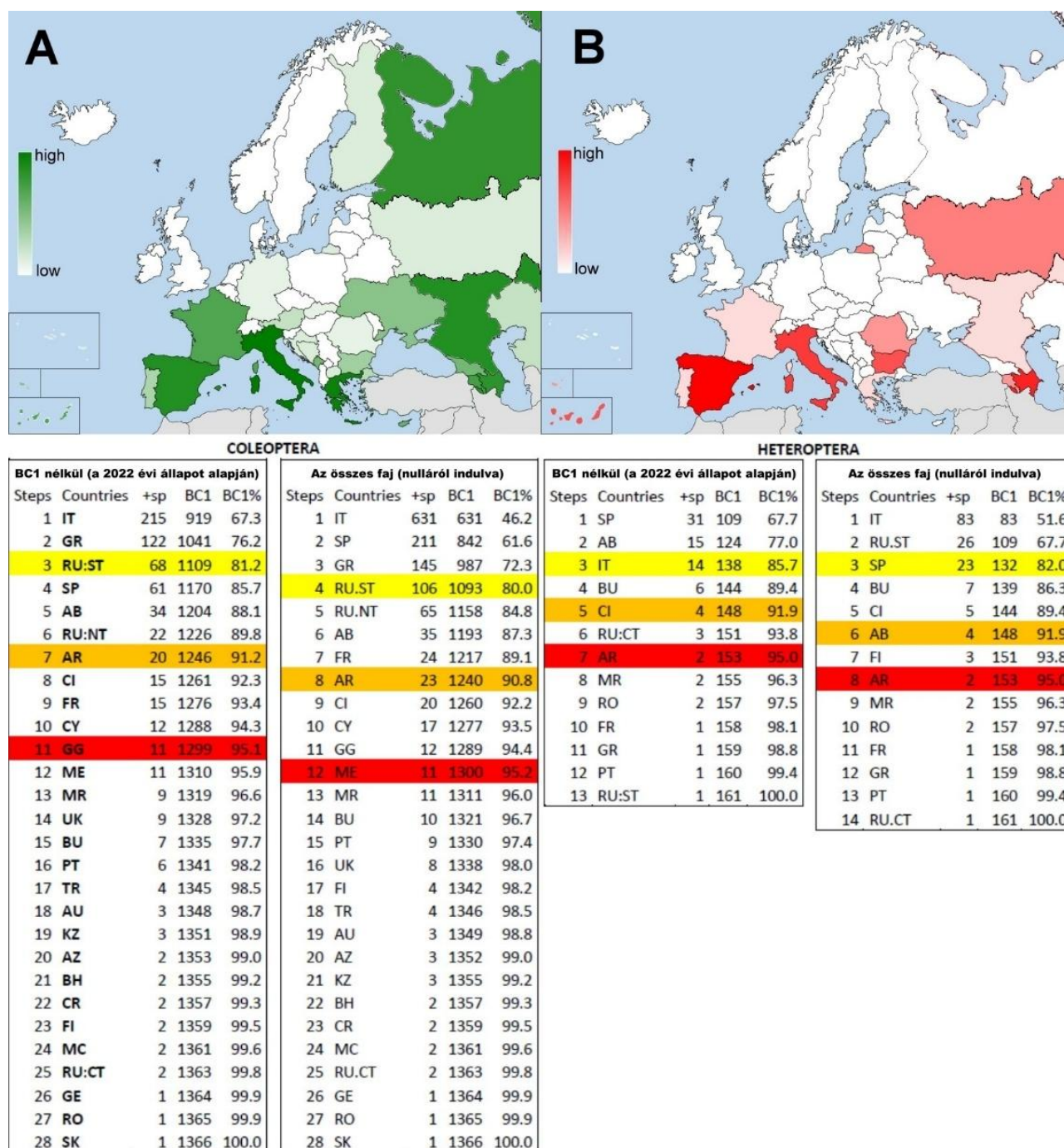
2.15. ábra. A vonalkódforrás-országok (BCSC) potenciális lefedő hatása és faunájuk hasonlósága a többi európai ország faunájához. A BCSC-k nagymértékben lefedik az északi, nyugati és közép-európai országok faunáját, de kevésbé járulnak hozzá a déli és keleti lefedettség javításához. **A, B:** A hat vonalkódoló ország faunájával való hasonlóság súlyozott átlaga az egyes európai országokban, ami megadja az összesített potenciális hozzájárulásuk maximális mértékét az adott ország faunájának lefedéséhez. A súlyozás a vonalkódforrás országok között az országhoz rendelt vonalkódokkal (CaBC) jellemzett fajok százalékos arányai alapján történt. **C–E, F–H:** A vonalkódforrás országok (BCSC) faunájának hasonlósága más európai országok faunájához. A vonalak színei az egyes vonalkódforrás országokat jelölik. A hasonlóságok Jaccard-index alapján kerültek kiszámításra. **C, F:** Németország (piros), Finnország (kék). **D, G:** Hollandia (lila), Szlovákia (zöld). **E:** Franciaország (narancssárga), Norvégia (szürke), **H:** Ausztria (narancssárga), Norvégia (szürke). A szürke alapszín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

2.6.5. Mitől függ a lefedettség és hogyan lehet hathatósan fokozni?

Az eddigiek alapján azt feltételeztük, hogy a vonalkód lefedettség az európai országokban függhet 1) az átfedés mértékétől a vonalkódforrás országok faunájával, 2) a saját területről származó vonalkódok mennyiségétől, helyesebben az ilyen vonalkódokkal lefedett fajok arányától, 3) a fajszámtól, nevezetesen, hogy az adott országban a teljes európai fauna hányad része fordul elő, 4) az adott ország területétől, azaz hogy Európa területének hány százalékát birtokolja az adott ország, valamint 5) a ritka fajok arányától a faunájában. A GAM modellek mindkét élőlénycsoportban ugyanazt az eredményt hozva megmutatták, hogy a lefedettség mértéke szignifikánsan korrelált ezek közül három tényezővel: negatív kapcsolatban állt az adott országból ismert fajszámmal és a ritka (csak maximum 4 országból ismert) fajok számával az adott ország faunájában, míg egyenes arányosság volt megfigyelhető meg a vonalkódforrás országok faunájával való átfedéssel. Vagyis egy országban minél több faj és ezek között minél több endemizmus vagy európai szinten ritka előfordulású faj él, illetve minél kisebb a faunájának hasonlósága a kiterjedt vonalkódolási programokat végrehajtó országok faunájával, annál kisebb lesz a saját faunájának vonalkód lefedettsége. Az ország területe egyáltalán nem magyarázta a vonalkódlefedettséget, ahogyan a saját vonalkódokkal lefedett fajok aránya sem. Egy egyenletesebb eloszlás esetén e legutóbbi jellemzőnek minden bizonnyal lenne szerepe, de a jelen helyzetben a vonalkódforrás országokon kívül annyira kevés vonalkód állt rendelkezésre, hogy ez nem volt kimutatható.

A vonalkód lefedettség növelése a DNS alapú fajazonosítás széleskörű alkalmazhatóságának biztosításához elengedhetetlen, a teljes lefedettség közelítése elemi érdekünk lenne. Eredményeink alapján javasoltuk célirányos vonalkódolási programok indítását azokon a helyeken, amelyek még ha nem is teljesen fehér, de világos foltként szerepeltek a lefedettségi térképeinken. Megvizsgáltuk, hogy mely területeken milyen potenciál rejlene a teljes lefedettség eléréséhez, azaz mely területekre és milyen sorrendben lenne szükséges koncentrálni a teljes lefedettség felé vezető úton. Az országokat egy iteratív algoritmus segítségével rangsoroltuk (2.16A-B. ábra), amely szerint a jelenlegi állapotból a 80%-os lefedettség eléréséhez három ország fajainak teljes vonalkódolására lenne szükség mind a bogarak és a poloskák tekintetében. A bogarak 95%-os lefedettségéhez további nyolc, teljes vonatkozó faunájában vonalkódolt országra van szükség, és az utolsó 5%-ot további 17 ország bizonyos fajainak bevonásával lehet elérni, ami elsősorban az endemikus fajoknak köszönhető. A poloskák esetében a teljes folyamat 13 lépést igényelne, hét lépésben valósítható meg a 95%-os, és további hat lépésben pedig a teljes lefedettség. A legfontosabb területek ebből a szempontból a Földközi-tenger, azon belül is Olaszország, Spanyolország, Görögország, Ciprus és részben Franciaország, Délkelet-Európában Örményország, Georgia, a dél-orosz területek és Ukrajna, továbbá Észak-Oroszország és Makronézia. Az országok sorrendje, hozzájárulása és jelentősége ugyan nem azonos a bogarak és poloskák esetében, de a listákon szereplő első 12 ország több mint fele azonos, világosan kijelölve a forrópontokat.

Igen érdekes, hogy ha nem a jelenlegi állapotból indulunk, hanem a legelejéről kezdenénk újra a folyamatot, nem foglalkozva a már meglévő vonalkódokkal, akkor a bevonandó országok sorrendje ugyan változna, de mindössze egyetlen lépéssel (országgal) lenne szükség többre a nulláról a teljes lefedettség eléréséhez, mint ha a 2020-ban tapasztalt 50%-os lefedettségről indulnánk.



2.16. ábra. Az országok rangsorolása a vonalkódfedettség növelésével kapcsolatos potenciáljuk szerint. A táblázatos paneleken a bal oldalon a jelenlegi szintről indulva (BC1 fajok nélkül), míg a jobb oldali táblázatokban a teljes fajkészlet vonalkódolásának leghatékonyabb sorrendjére lettek rangsorolva az adott országok. +SP: az adott országban még nem vonalkódolt, bevonandó faj, BC1: az adott ország bevonásával vonalkódolt fajok száma összesen, BC1%: az adott ország bevonásával elérhető százalékos lefedettség, A: Coleoptera, B: Heteroptera. A táblázatos elemeknél a citromsárga kiemelés a 80%-os, a narancs a 90%-os, a piros a 95%-os lefedettség eléréséhez bevonandó országok szintjét jelzi. A térképeken a szürke alapszín az elemzésben nem szereplő országokat jelzi. (Csabai et al. 2023 nyomán)

2.6.6. Az időbeli trendek, avagy hogyan tovább?

A vonalkódolási tevékenység fokozása tehát szükséges és az első összesítésünk óta eltelt időszakban erre nyilvánvalóan történtek is lépések, azonban érdemes megvizsgálni, hogy milyen hatékonysággal zajlik a folyamat. Hogy lássuk a jelenlegi trendeket, már a közlemény utómunkálatai alatt ellenőriztük, hogy két év során miként változott a BOLD adatbázisban elérhető vonalkódok száma és ezzel összefüggésben az érintett csoportok európai vonalkód lefedettsége. Ehhez 2020 januárját követően 2021 és 2022 januárjában is megvizsgáltuk a vonalkódok gyarapodását és újra elvégeztük hiányelemzést. Az akkor feltárt kép eléggé ellentmondásosnak mutatkozott. Az első elemzésünk utáni 12 hónapban, 2020 folyamán, 1222 új vonalkód került a BOLD adatbázisba a két vizsgált csoport fajaira vonatkozóan (990 vízibogár és 232 vízipoloska szekvencia), amelyek 256 fajhoz tartoztak (151 bogár és 55 poloska). A rákövetkező évben, 2021-ben, 1188 új szekvenciát rögzítettek (788 bogár és 400 poloska), amelyek 370 fajhoz lettek rendelve (309 bogár és 61 poloska). Ez a két év több mint 25% növekedést hozott a bogarak és 35% növekedést a poloskák vonalkódjainak számában, a már meglévő vonalkódokhoz képest. Ugyanakkor ezek közül mindössze 11 olyan bogár és négy olyan poloskafajhoz került hozzárendelésre új szekvencia, amelynek korábban egyáltalán nem volt elérhető vonalkódja a rendszerben, azaz a lefedettség növekedése két év alatt összesen csak 0,8% és 2,4% volt a két élőlénycsoportban.

2025 januárjában ismét megismételtük a hiányelemzést, amely a 2022 és 2024 közötti időszakra összesen 1844 új, vonalkód ekvivalens szekvenciát azonosítottunk, amelyek közül 1254 tartozott a bogarakhoz és 630 a poloskákhoz. Ugyanakkor a lefedettségben meglepő változás állt be a trendeket jelentősen javítva, ugyanis ezek többek között 128 eddig vonalkóddal nem jellemezett bogár és 8 korábban szintén nem vonalkódolt poloskafajhoz is sorolódtak. A jelentős bővülésnek köszönhetően 'mindössze' 460 bogár és 66 poloskafaj maradt az európai faunában, amelyhez még semmilyen szekvencia nem érhető el, azaz a lefedettség öt év alatt a bogarak esetében 66%-ra, míg a poloskánál 59%-ra emelkedett.

Biztosan nem tudhatjuk, de azért reménykedünk abban, hogy az utolsó időszakban tapasztalt növekedésben részben a mi közleményünk (Csabai et al. 2023) kutatásösztönző hatása is benne volt. Az bizonyos, hogy mind a földközi-tengeri szigeteken, mind a Kárpát-Medencében végzett gyűjtéseink eredményeztek olyan szekvenciákat, amelyek addig nem vonalkódolt fajok első rekordjaiként jelentek meg a BOLD-ban. Természetesen a valós számok ennél is magasabbak lehetnek, mert az analízis csak a fajszinten meghatározott egyedeken alapuló szekvenciákat értékeli, de számos olyan eset van, amikor ritka és nehezebben azonosítható fajok szekvenciái csak génusz vagy akár magasabb szintű kísérő információkkal kerülnek be a rendszerbe, fajnév nélkül. És természetesen az is elképzelhető, hogy bizonyos fajnévvel bekerülő információk nem helyesek, így a lista sem lehet teljesen precíz. Azonban a trendeket nagyságrendileg bizonyosan jól mutatja, azaz egyre intenzívebbé vált a vonalkód ekvivalens szekvenciák számának gyarapodása a rendszerben, ami úgy tűnik az elmúlt időszakban már nem csak a mennyiséget, hanem inkább a minőséget is előtérbe helyezi és több olyan munka is születik, amely jelentős mértékben hozzájárul a lefedettség javításához korábban ismeretlen vonalkódú fajok bevonásával.

2.6.7. Szűkítés a Pannon biogeográfiai régióra és kitekintés a teljes makrogerintelen élőlényegyüttesre

Magyarország vonatkozásában 86% és 90% DNS vonalkód lefedettségi értéket láttunk, amivel elvileg a felső középmezőnybe tartozunk. A Pannon biogeográfiai régióba kisebb vagy nagyobb részben még besorolódó országok esetében is hasonló számokat láthattunk. Mindezek a számok és a javuló tendenciák a lefedettségben természetesen csak összeurópai szinten értelmezhetőek és bár kiváló alapját adhatják egy-egy régióra vonatkozó referenciakönyvtár elkészítésének, az ideális állapot mégis az lenne, ha minden nagyobb biogeográfiai régió a saját területéről gyűjtött és szekvenált rekordok alapján tudná felépíteni a saját referenciaadatbázisát. Számos korábban morfológiai alapon egy fajnak tekintett taxonról derül ki, hogy valójában a rejtett diverzitás kiváló iskolapéldái és néhány vagy akár tucatnyi genetikailag, és utólag már sok esetben morfológiailag is elváló fajok komplexei (pl. Mamos et al. 2014, Grabowski et al. 2017, Yano et al. 2019, Raupach et al. 2024).

Minél különlegesebb egy biogeográfiai egység, annál fontosabb, hogy a genetikai diverzitását önállóan is értékeljük és ne elégedjünk meg azzal, ha az ott „előforduló” fajok lefedhetők a más régiókból származó egyedeik szekvenciáival. A Kárpát-medence klímáját, élőhelyeit és biodiverzitását jelentősen befolyásolja védett fekvése és a közeli régiók hatása, megőrizve Európa egyik legnagyobb szinte egybefüggő gyepterületét. A minden égtáj felől érkező hatások, a sajátos éghajlat és a különleges élőhelyek egyvelege különösen gazdag és egyedi biodiverzitást hozott létre, amelyet számos endemikus faj gazdagít (Fekete et al. 2016). A Pannon-medence, amely a jégkorszakban soha nem jegesedett el, fontos extramediterrán glaciális menedékhelyként szolgált, az észak-európai területek rekolonizációs forrásaként és a Balkánnal együtt több édesvízi faj fajképződési gócpontjaként ismert (Verovnik et al. 2005, Varga 2010, Schmitt és Varga 2012, Csapó et al. 2020).

Annak érdekében, hogy képet alkothassunk a Pannon biogeográfiai régió „saját faunája” alapján ismert genetikai diverzitásának feltártágáról, egyrészt ellenőriztük a Magyarországon gyűjtött példányokon alapuló nyilvános vonalkódok elérhetőségét a BOLD-ban minden vízi makrogerintelen élőlénycsoportra, valamint manuálisan ellenőriztünk minden konkrét helymegjelöléssel ellátott szekvencia rekordot a környező országokból és azonosítottuk a Pannon biogeográfiai régióból származó nyilvános rekordokat a vízibogarak csoportja esetében. A vízi makrogerintelenek tekintetében a magyar fauna több mint 2000 feljegyzett fajt tart számon, de a még nem kellőképpen feldolgozott csoportokat tekintve potenciálisan 3000 körül lehet a végső fajsza.

Ezek közül jelenleg csak 122 faj (~4%) rendelkezik nyilvános vonalkóddal az ország határain belül gyűjtött példányok alapján. A 957 nyilvános vonalkódból 536 (~56%) 35 rákfajt képvisel, többnyire inváziós, de őshonos fajokat is. A fennmaradó 421 nyilvános vonalkód megoszlik a kétszárnyúak (22, 142), a puhatestűek (15, 126), a szitakötők (12, 41), a tegzesek (20 faj, 37 vonalkód), a bogarak (10, 32), az álkérészek (5, 24), fátyolkák (2, 3), a kérészek (2, 16) és poloskák (1, 3) között. A privát vonalkódok bányászata és feltérképezése nagyobb erőfeszítést igényel, mint a nyilvánosaké, ami jelenleg meghaladta lehetőségeinket, de természetesen privát projekteken még számos egyéb rekord előfordulása lehetséges. Két faunisztikailag jól ismert csoportra rendelkezésre állnak adatok a 2022 évből: a 333 Magyarországon előforduló vízibogárfajra ekkor mindössze hét privát vonalkód volt ismert,

amelyek öt fajra vonatkoztak (1%), míg a poloskákra nem találtunk helyi vonalkódot. A Pannon biogeográfiai régió Magyarországon kívüli területei esetében a vízibogarakra nézve 2024 szeptemberében Szlovákiából volt 7 faj 7 vonalkódja nyilvános, míg Csehországból, Horvátországból, Szerbiából, Romániából és Ukrajnából a vonatkozó területekről egyetlen rekordot sem találtunk. Hasonló viszonyokat feltételezhetünk a többi csoport esetében is.

Gyakorlatilag kijelenthető, hogy a régió DNS vonalkód lefedettségét ezidáig szinte kizárólag Németország és sokkal kisebb mértékben Finnország, Szlovákia és Norvégia vonalkódoló tevékenysége biztosítja. Felmerül a kérdés, hogy mennyiben tekinthető relevánsnak egy olyan DNS referencia adatbázis egy országra nézve, amely teljes egészében más országokból származó példányok genetikai információin alapul. Nyilvánvalóan jobb a semminél, és a rendszertani szempontból stabil, genetikai háttérrel is támogatott revízió alapján is jól ismert, nagy diszperziós képességgel rendelkező, Európa szerte nagyon gyakori, és a BOLD adatbázisban is jelentős számú vonalkóddal reprezentált fajok esetében sejthető, hogy a hazai vizsgálatok sem eredményeznének nagyon eltérő újabb haplotípusokat (bár ebben a tekintetben is születtek már komoly meglepetések, v.ö. Fossen et al. 2016). Ugyanakkor azon, akár nagyon gyakori fajok esetében, amelyekből csak néhány tucat vonalkód ismert és azok leginkább egy vagy két országból származnak, olyan eddig rejtett genetikai diverzitás kerülhet felszínre, ami akár jelentősen különböző vagy nagyobb számú korábban nem ismert haplotípus (Dettner et al. 2024) és akár új kriptikus taxonok leírásához is vezethet. Mindez pedig láthatatlan marad akkor, ha a helyi szekvenciák hiányoznak a referencia adatbázisokból.

2.7. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek

Mint az előző fejezetekben láttuk, jelentős mennyiségű adatot szolgáltatunk a Kárpát-medence és bizonyos földközi-tengeri szigetek faunájának ismeretéhez mind morfológiai mind genetikai módszerek alkalmazásával, előfordulási és szekvenciaadatok gyűjtésével. Részletes irodalmi feldolgozás mellett frissítettük a hazai vízibogár alapvetést és részletes hiányanalízist végeztünk a pán-európai vízibogár és vízipoloska fauna genetikai diverzitásának és DNS vonalkód lefedettségének vonatkozásában kitekintve a Pannon biogeográfiai régió vízi makrogerinctelen faunájának lokális vonalkódokon alapuló ismeretére. Mindezek alapján igyekeztünk létrehozni a vizsgált régiókban a georeferált előfordulási adatbázisok és egy-egy területre vonatkozó DNS vonalkód referencia adatbázisok alapjait, ezzel is segítve az erre épülő további vizsgálatokat, legyenek azok akár közösségökológiai, természetvédelmi, monitorozási akár taxonómiai vagy filogeográfiai jellegű kutatások. Ezekkel évtizedes lemaradásunkat is igyekszünk pótolni, és meggyőződésünk, hogy ezek az erőfeszítések segítenek majd a Pannon biogeográfiai régió és a Földközi-tenger keleti felének szigetein meglévő unikális biodiverzitás összetételének minél pontosabb feltárásában, egy részben történeti képet nyújtva a globális folyamatok hatására fellépő változások detektálásában és megértésében, valamint a természetvédelmi célok definiálásában és azok hatékony elérésében.

3. Szétterjedés – Vízibogarak és vízipoloskák diszperziós repülésének napszakos és évszakos ütemezése és az azt befolyásoló hatások megértésének egységes keretrendszere

„If I sat down, I just became another part of the landscape - another piece of ground over which the relentless tide of insects could scuttle.”

- Marina Chapman -

Az értekezés e fejezete főképp a következő közleményeken alapul:

- 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)
- 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)

E fejezet szakmai tartalmának egy kisebb része egy általam vezetett PhD disszertáció részét is képezte:

- Boda P 2010: Vízirovarok (Coleoptera, Heteroptera) évszakos és napszakos diszperziójának sajátosságai. PhD értekezés, Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debreceni Egyetem

3.1. Bevezetés

A természetben az egyed feletti szerveződési szinteken nem igazán találunk olyan élő rendszert, amely ne metapopulációs vagy metaközösségi szerveződés alapján működné. Az élőhelyfoltok nem homogének, és különösen igaz ez a vízi és vizes élőhelyekre, melyek diszjunkt elemei egy a szárazföldi „mátrix” által elválasztott élőhelyhálózatnak, és amely elemeinek élővilága között a diszperzió teremt többé-kevésbé szoros és aktív kapcsolatot. A diszperzió – azaz az egyedek mozgása egyik élőhelyről a másikra egy adott területen belül, – a metapopulációk és a metaközösségek dinamikájának az élőhelyfoltok helyi minőségi sokfélesége mellett a legfontosabb befolyásoló folyamata (Leibold et al. 2004). A diszperzió alapvetően két típusát különíthetjük el: a külső ágenst (víz, szél, állatok, ember vagy még inkább az általa alkotott és működtetett tárgyak) használó és nem önálló mozgáson alapuló passzív, és az önálló és többé-kevésbé irányított helyváltoztató mozgáson alapuló aktív diszperziót, azaz az úszást, a mászást, járást vagy futást, illetve a repülést (Bilton et al. 2001). A diszperzió folyamata számos előnnyel járhat a benne résztvevő egyedek és a populáció számára: egyrészt csökkenti a rokon egyedekkel való érintkezés valószínűségét, növeli a várható fitness variációját azáltal, hogy az utódokat különböző környezetekbe juttatja ('bet

hedging'), illetve lehetőséget biztosít a biotikus vagy abiotikus tényezők által létrehozott kedvezőtlen körülmények előli menekülésre is (Matthysen 2012). Természetesen a diszperzió az előnyök mellett költségekkel is jár az egyed, és közvetve a populáció számára is. Az egyed életmenetét alapvetően meghatározza, hogy milyen stratégiát követ és milyen kompromisszumokat köt, azaz miként egyensúlyoz a növekedés, a szaporodás és a diszperzió között (Bonte et al. 2012). Ugyanakkor egyáltalán nem mindegy, hogy ezekkel az előnyökkel és főképpen a költségekkel a diszperzió folyamatát egyetlen és állandó elemként tekintve, konstans módon számolunk egy modell felépítése során, vagy a befektetett idő, energia és kockázat, valamint az elérhető haszon mértékét a folyamat különböző fázisaiban külön-külön értékeljük és építjük be, aminek eredőjeként a kompromisszum másik oldalán is időről időre eltérő hatást tapasztalhatunk (Travis et al. 2012).

A diszperzió folyamatának általában három szakaszát különítik el: az első az elindulás (departure, emigration), amelyben megszületik élőhely elhagyásáról szóló döntés; a második a tényleges mozgás az élőhelyfoltok között [(inter-patch) movement, transience, transfer]; míg a harmadik a megérkezés (arrival, immigration, settlement), magában foglalva a és döntést az új foltban maradásról is (Bowler and Benton 2005). A szűk értelemben vett diszperzió valóban jól értelmezhető erre a három szakaszra bontva, azonban, ha a teljes folyamatot, a feltételeit, kialakulását és eredményét is szeretnénk megérteni, illetve, ha a költségeket, a szükséges befektetéseket és a felkészülési időt nézzük, akkor szerencsésebb öt fázist elkülönítenünk (Bonte et al. 2012). Ehhez részben be kell foglalnunk a megelőző és a diszperziót követő időszakot, és célszerű kissé átértelmezni az első és a harmadik szakaszt. Ezzel a tényleges mozgás (transience, transfer) előtti időszak felkészülésre (pre-departure) és elindulásra (departure), az utána következő pedig megérkezésre (arrival, settlement) és beilleszkedésre (post-settlement) tagolódik. Így már a teljes folyamatot értelmezhetjük, annak minden költségével és hasznával, ugyanis nem elegendő csak a döntés megszületésétől követnünk a folyamatot, mert a diszperzióra képes állapot létrejötte is jelentős befektetés eredménye. Legnyilvánvalóbb példája lehet ennek a repülés esetén a szárnyak és a szárnyizmok megfelelő fejlettségének elérése. A felkészülés során jutnak el az egyedek abba a fejlettségi és kondíciós állapotba, hogy egyáltalán képesek legyenek a tényleges mozgásra, majd az elindulás fázisában számos tényezőtől befolyásolva történik meg a döntés az elindulásról és annak időzítéséről. Hasonlóképpen a megérkezésnél születik döntés arról, hogy mely víztérben tesz egy próbát az egyed, de csak a beilleszkedés során zajlanak le azok a folyamatok, amelyek lévén az új közösség részévé válik (Bonte et al. 2012).

A diszperzió folyamatára igen jelentős hatása van számos és igen változatos biotikus és abiotikus környezeti tényezőnek, de az, hogy a folyamat során mely egyedek mikor indulnak el, hogyan zajlik le a tényleges mozgás, és melyik új élőhelyen kísérlik meg az egyedek a beilleszkedést, az azon múlik, hogy a jellegeik, belső meghatározottságuk milyen érzékenységet, fogadókészséget mutat az egyes környezeti tényezők változására (Clobert et al. 2009). A külső (környezeti) tényezők és a belső (evolúciós háttér, az egyedfejlődés és részben a fenotipusos plaszticitás által meghatározott) aktuális állapot direkt összekapcsoltsága dönti el azt, hogy milyen egyedi vagy faji változatosság alakul ki a diszperziós folyamat során az időzítésben és a követett stratégiákban a környezet változásának függvényében. Az elindulás után, a megtett út során szintén a külső környezet és a belső tényezők (kondíció, navigációs kapacitás, mozgási kapacitás) fogja meghatározni a megtehető út hosszát és az útvonalát

(Nathan et al. 2008). A faji és egyedi jellegek által meghatározott belső állapot varianciáját nézve létrejöhetnek olyan jellegkombinációk, melyek a diszperzió szempontjából kifejezetten előnyös (vagy éppen hátrányos) fenotípust eredményeznek (dispersal syndromes, v.ö. Sih et al. 2004, Ronce and Clobert 2012, Raffard et al. 2022), beleértve minden jelleget és viselkedési formát is. Faji szinten ezek legtöbbször nyilvánvalók, de akár a fajon belüli egyedi variabilitás is komoly szerepet játszhat a folyamatban. A diszperziót szempontjából előnyös vagy hátrányos jellegkombinációk sokkal nyilvánvalóbbak a gerinces állatok esetében, de rovaroknál is igen kiterjedt irodalma van annak, hogy bizonyos egyedek 'alkalmasabbak' és 'hajlamosabbak' a diszperzióra a fajtársaiknál (Asplen et al. 2018, Benton és Bowler 2012, Renault 2020), gondoljunk csak a szárnyak vagy a szárnyizmok eltérő fejlettségére, vagy oogenezis flight syndrome jelenségére. Stevens és munkatársai (2013, 2014) kiváló összefoglalást nyújtanak a különböző teresztris rovarcsoportok, köztük a bogarak, esetében a diszperzióban szerepet játszó jellegegyüttesekről, áttekintve a morfológiai, ökológiai és viselkedési jellegeket. A vízi gerinctelenek esetében ilyen részletes áttekintésről nincs tudomásom, de bizonyos jellegcsoportokról (pl. Gerber et al. 2024) és egyedi taxonokról (pl. Baines et al. 2015, Chaput-Bardy et al. 2010) számos információ áll rendelkezésre, továbbá **Sarremejane és munkatársai (2020)** is közreadtak egy génusz-szintű jelleg-adatbázist a diszperzió folyamatában kiemelt szerepet játszó tulajdonságok jellemző értéktartományaival.

A fentiekből is nyilvánvaló, de Bohonak és Jenkins (2003) is hangsúlyozza, hogy a vízirovarok diszperziójának ökológiai és evolúciós jelentősége is kiemelkedő, valamint, hogy az általánosan feltételezett nagyon széleskörű és gyakori jelenség helyett igen változatos és fajonként jelentősen eltérő lehet. Míg egyes rovarok esetében valóban létezik nagyszabású vándorlás és széles körű terjedés (pl. egyes szitakötőknél) vagy éppen jelentős szétszóródás, addig mások nagyfokú territorialitással és alacsony terjedési rátával jellemezhetők, valamint akár adott élőlénycsoporton belül is jelentős fajonkénti eltérések lehetnek. A diszperziós és a repülési mintázatok nagymértékben függenek az adott taxontól, fajtól, vagy akár egyedtől és a környezeti körülményektől. A legtöbb vízirovar együttes is metapopulációs struktúrákban létezik, azonban ezek típusa és nagyságrendje, valamint az ezeken belüli diszperzió mértéke, időzítése és intenzitása a faj, az egyed, az élőhely és a környezet függvényében is nagymértékben változik. A nagyfokú variabilitás, valamint a diszperziós folyamat vizsgálatának technikai nehézségei és korlátai miatt (részletesebben a következő fejezetben) nagyon kevés és leginkább csak epizódyszerű adattal rendelkezünk. Ennek következtében az általános megállapításokon és törvényszerűségeken felül az egyes tényezők konkrét hatását a diszperziós repülés kivitelezésére megfelelő adathalmazok hiányában jelenleg csak becsülni tudjuk.

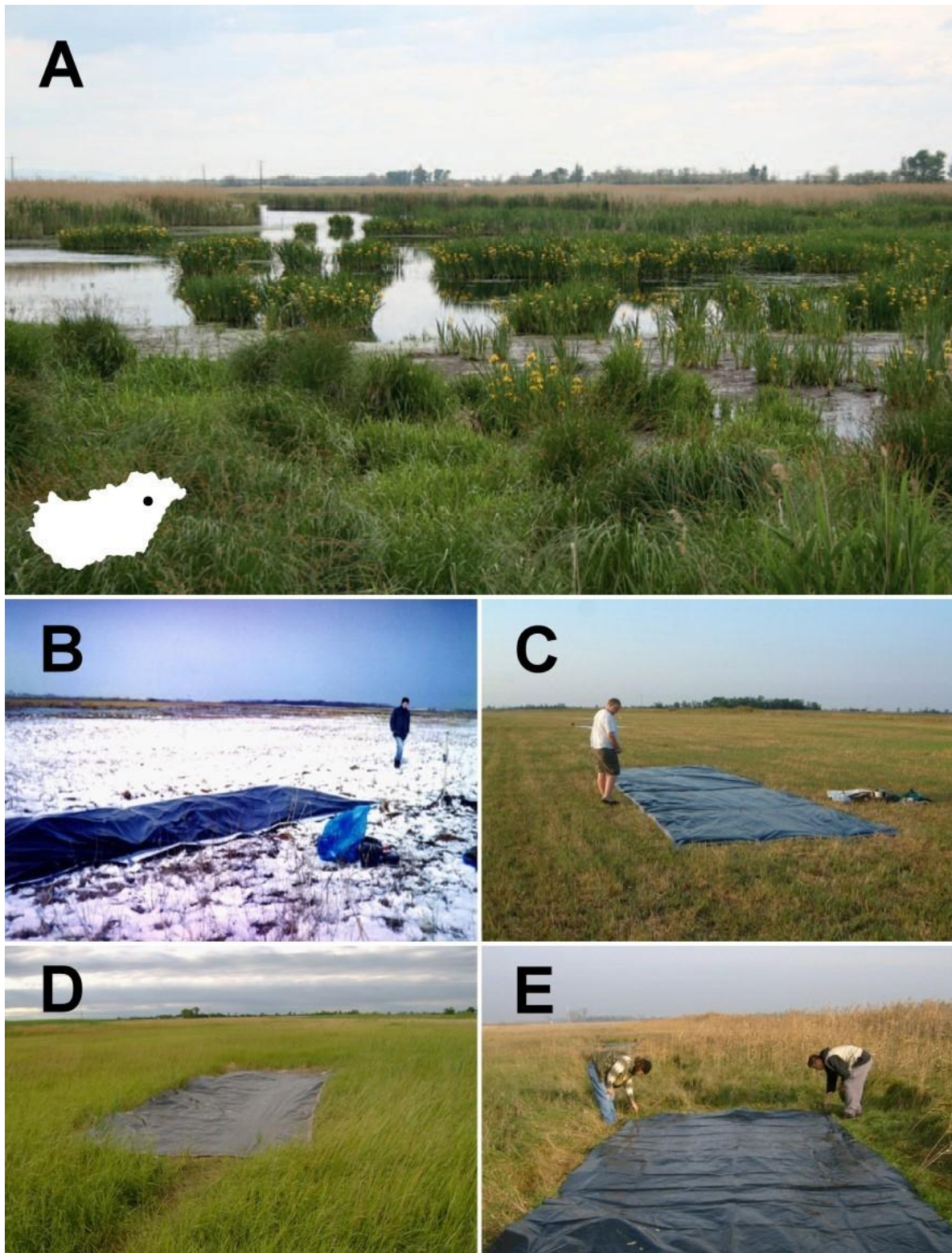
3.1.1. Célkitűzések

A fentiek ismeretében célkitűzésünk volt, hogy feltárjuk a vízibogarak és vízipoloskák diszperziós repülésének ütemezését, azonosítsuk, leírjuk és kategorizáljuk a napszakos és évszakos repülési mintázatokat, majd jellemezzük az ezekben rejlő faji eltéréseket. Saját eredményeink és a vonatkozó irodalom összegzése alapján további célunk volt, hogy áttekintsük és keretrendszerbe foglaljuk a kiváltó okokat, valamint az elindulást, az időzítést, a megtett utat, a megérkezést és beilleszkedést vezérlő hatásokat és mindezek alapján megértsük a repülést befolyásoló hatótényezők összjátékát.

3.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások

Jelen munkában csak a diszperziós repülés konkrét folyamatával foglalkozunk, annak közösségökológiai vagy akár evolúciós ökológiai következményeit nem érintjük.

Módszertani szempontból a diszperziós repülés vizsgálata nem egyszerű, hiszen egy nagyon komplex folyamatot kell leképeznünk, ahol térben és időben is nagy egységeket szükséges vizsgálnunk és mindezt úgy, hogy az alkalmazott módszer ne térítse el a repülő rovarokat eredeti szándékuktól, legyen napszaktól és évszaktól független, mégis nagy mennyiségű egyed mozgásáról szolgáltatson információt. A mesterséges fényen alapuló módszerek (fénycsapdák, lámpázás) amellett, hogy csak az esti, éjszakai órákban működnek (vagy legalábbis hatékonysága éjjel messze felülmúlja a napközben elérhető, bármilyen fényforrást is alkalmazunk), szelektív, nem minden fajra hat azonos módon (Popham and Lansbury 1960), valamint egy olyan ingerrel csalogat, amely eltéríti és vonzza a rovarokat, azaz bár az esti időszakokban és az évszakos repülési mintázatok feltárásában számos faj esetében hasznos eszköz lehet, a pontos mennyiségi viszonyok, arányok, fajösszetétel, repülési irányok, napszakos aktivitás, a megtett távolságok és a szándék feltárásában nem alkalmazható sikerrel (Klečka és Boukal 2011). A Malaise-, Moericke-, és egyéb csalogató és ragasztós csapdák nem adnak olyan mennyiségű fogási eredményt a vízibogarak és vízipoloskák esetében, hogy abból messzemenő következtetések legyenek levonhatók (Migueluez és Valladares 2008, Harris és McCafferty 1977, Jones és Resh 1988, Steury 2023). Az ablakcsapdák kellően nagy számban alkalmazva bár kiválóan alkalmazhatók a repülés irányának meghatározására, csak nagyon csekély felület lefedésére képesek, így a begyűjtött anyag mennyisége alapján inkább csak speciális kérdések vizsgálatára alkalmasak, a diszperziós repülés jelenségéről csak jelzésértékű információkat adhatnak (Chapman and Kinghorn 1955). Vizsgálatainkhoz egy olyan módszert kerestünk, amelyek teljes egészében mentes a fenti hátrányoktól, vagy legalábbis ezek minimális mértékben befolyásolják az eredményeket, mert egy természetes jelenséget modellez. A megoldásunk elméleti hátterét a vízirovarok polarotaktikus vízdetektálása adja (Schwind 1991). Szinte minden vízirovar, beleértve a vízibogarak és vízipoloskák mindegyikét, az új élőhelyek keresése során a vízfelszínről visszavert fény vízszintesen poláros mivoltát érzékeli, ez alapján azonosítja a tájban a vízfelületeket (**Horváth és Csabai 2014**). Ezt a hatást tudjuk modellezni különféle mesterséges felületek alkalmazásával, legegyszerűbben a talajra kifestett csillogó fekete mezőgazdasági fóliákkal, amelyekről a felszínükre érkező fény szintén horizontálisan poláros formában verődik vissza, azaz a rovarok számára tökéletesen modellezi a vízfelületeket, vagyis a megtalálni kívánt új vízi vagy vizes élőhelyet (**Csabai és Boda 2005a, Csabai et al. 2003d, 2004b**). A terepi vizsgálataink során 2000 és 2011 között ilyen fekete mezőgazdasági fóliákon csapdáztuk az arra érkező, vízirovarokat (3.1. ábra). Két évben (2000 és 2005) hosszú távú monitorozó vizsgálatokat végeztünk, amelyben kora tavasztól 2000-ben a víztér kiszáradásáig, 2005-ben késő őszig heti gyakorisággal, kora tavasszal reggel 8 és este 10 között, majd minden további alkalommal 24 órán keresztül, reggel 8 és másnap reggel 8 között folyamatosan, óránkénti bontásban történt a rovarok begyűjtése. A mintavételek minden esetben a hortobágyi Hagymás-lapos mocsár mellett történtek, amely egy igen gazdag vízirovarfaunával jellemezhető, mozaikos élőhely-szerkezetű alföldi mocsár (**Csabai et al. 2005a**).



3.1. ábra. A: A mintavételek és kísérletek helyszínéül szolgáló puszta fő víztere, a Hagymás-lapos (fotó: Dr. Lengyel Szabolcs), B: Mintavételi fólia a 2000. évi monitorozás első napján, március 10-én (fotó: Dr. Csabai Zoltán), C: A fólia folyamatos ellenőrzése egy korányári mintavételi napon (fotó: Dr. Móra Arnold), D: Egy mintavételi fólia kihelyezése után közvetlenül 2005 nyarán (fotó: Dr. Boda Pál), E: A fólia kihelyezése 2005 tavaszán (Fotó: Kecő Klára). (eredeti)

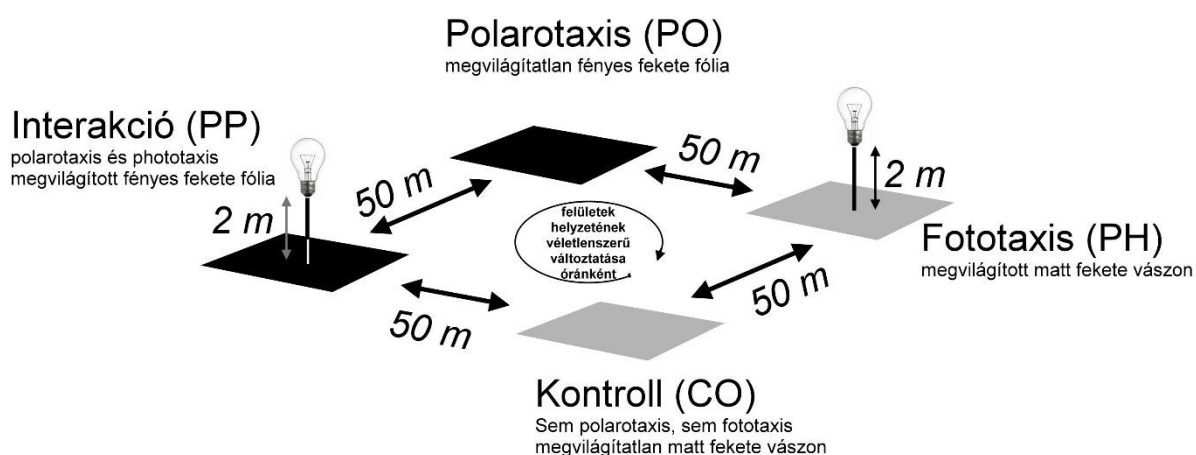
A mintavételekhez 2000-ben két, majd 2005-ben három darab, 9×3 méteres alapterületű fóliát alkalmaztunk, amelyek szegélyére 15 cm széles fehér vászonszegélyt rögzítettünk a szélére érkező egyedek biztonságos begyűjtése érdekében, valamint amelyeket sátorcövekkel rögzítettünk a talaj felszínére. A fóliákat a víztől 30, egymástól 10 méterre helyeztünk el a mintavételek során. Az érkező rovarok begyűjtése a fóliákról folyamatosan, rovarszippanók segítségével történt (3.1. ábra). A mintavételi napokon a teljes időszak alatt folyamatosan mértük a szélesebséget, szélirányt, léghőmérsékletet, relatív páratartalmat, légnyomást és fény mennyiséget egy Kestrel 4000 időjárás-monitorozó eszközzel és kanalas szélesebségmérővel.

2004 nyarán, a módszer tesztelése és finomítása, valamint a befogás hatékonyságának biztosítása érdekében három rövid (3×3 óra) terepi pilot kísérletet végeztünk el. Az első esetben különböző méretű (2×2, 3×5, 9×3, 15×5 méter alapterületű) fóliákkal teszteltük a modellezett élőhely kiterjedésének hatását az érkező rovar együttes összetételére. A másodikban a víztértől való távolság hatását teszteltük 9×3 méteres fóliákon, amelyeket 0, 30, 60, 90 és 120 méterre helyeztünk el a víztér szegélyétől, egymással nem átfedő sávok mentén. A harmadikban különböző színű (fekete, piros, sárga, áttetsző és fehér) fóliák esetén vizsgáltuk a fogási hatékonyságot. Mindhárom kísérletben az egyes mintavételi órák között a fóliák pozícióját véletlenszerűen cseréltük. A leghatékonyabbnak a Hagymás-lapos mentén egyértelműen a víztértől 30 méterre elhelyezett 9×3 méter alapterületű fekete fólia bizonyult. A kísérletek nem csak a módszer tesztelésére adtak lehetőséget, hanem az modellezett és a valós élőhely mérete és távolsága tekintetében is hasznos előzetes információkkal szolgáltak.

2011 július 6 és 17 között egy további kísérletben vizsgáltuk a repülő vízirovarokra erősen ható két inger, a mesterséges fényforrások (fototaxis) és a visszavert vízszintes poláros fény (polarotaxis) hatását, leginkább a kettő interakciójának feltárása érdekében. Három különböző napon, három egymást követő órában (21–24 óra között) modelleztük a két vizsgált hatás különböző kombinációit. A polarotaxis kiváltására fényes, fekete mezőgazdasági fóliákat használtunk vízszintes visszaverő felületként. A fototaxis kikényszerítésére a kísérlet ideje alatt folyamatosan működő, a talajszint felett 2 méter magasan elhelyezett 125 W-os, látható fényt kibocsátó higanygőz lámpákat használtunk. A 2×2 méter alapterületű vízszintes tesztfelületeket egyidejűleg kínáltuk fel repülő vízi rovarok számára a következő kombinációban: (1) lámpával megvilágított matt fekete vászon, amely csak fototaxist vált ki a polarizálatlan közvetlen lámpafény hatására, (2) meg nem világított, fényes fekete fólia, amely csak polarotaxist indukál, (3) lámpával megvilágított, fényes, fekete fólia, amely a foto- és polarotaxist egyaránt kiváltja, és (4) meg nem világított matt fekete vászon, foto- vagy polarotaxis kiváltása nélküli kontrol felületként. Ezeket a felületeket egy 50×50 méter alapterületű négyzet sarkaiban helyeztük a talajra, melynek közepe a mocsár legközelebbi partvonalától 500 m-re helyezkedett el. A négy alkalmazott egységet óránként véletlenszerűen a pozíciók között áthelyeztük a pozícióból fakadó hatások kiküszöbölésére. A kísérleti elrendezés sematikus rajzát a 3.2. ábra mutatja be.

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 keretrendszert.



3.2. ábra. A fototaxis és a polarotaxis interakcióját vizsgáló kísérlet elrendezésének sematikus bemutatása. (Boda et al. 2014 nyomán)

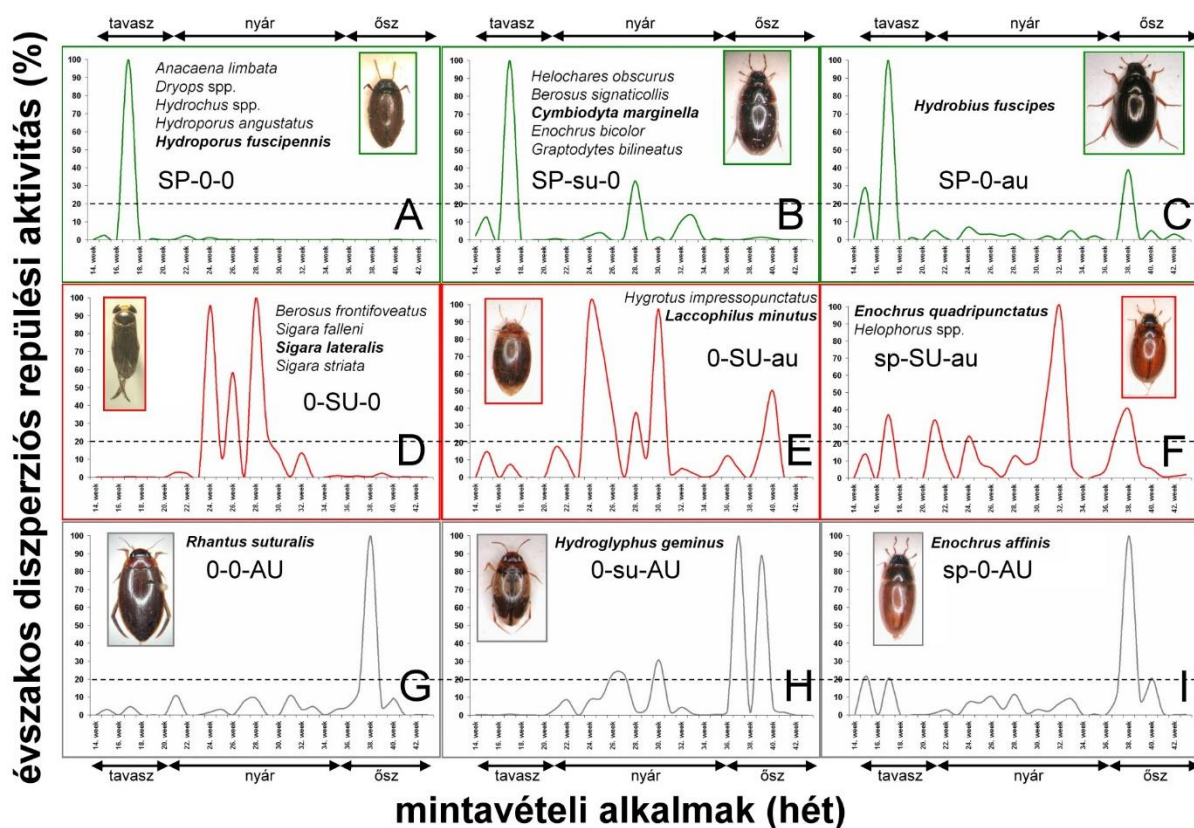
3.3. Az évszakos repülési mintázatok

A diszperziós repüléssel kapcsolatban talán az egyik leggyakrabban felmerülő és ennek okán talán a leggyakrabban vizsgált kérdés, hogy az egyes fajok milyen időszakokban repülnek. A vízi bogarak és vízpoloskák esetében is történtek vizsgálatok erre vonatkozóan bizonyos területeken, azonban általában csak egyedi megfigyelésekként, néhány napos vagy néhány hónapos időintervallumban (pl. Barr és Brown 2016, Brown 1954, Boix et al. 2011, Bogan és Boersma 2012, Fernando 1963, Miguélez és Valladares 2008, Thomas 1938, Tronstadt et al. 2007, Weigelhofer et al. 1992). Leginkább a korábban már említett módszertani nehézségek miatt hosszú távú és részletes adatsorok nem igazán álltak rendelkezésünkre. A meglévő információk is leginkább csak egy-egy vagy néhány fajra vonatkozóan elérhetők (pl. Behr 1990, Benedek és Jászai 1972, Fernando és Galbraith 1973, Landin 1980, Landin és Stark 1973, Landin és Vepsäläinen 1977, Lundkvist et al. 2002, Pintar és Resetarits 2017a, van der Eijk 1983, 1987).

A repülési időszakot legtöbbször a fenológia és a szaporodási stratégia által meghatározott időszakként kezelték („a tavaszi-kora nyári időszakban repülnek leginkább”), és szórványos megfigyelési adatok és leginkább fényen fogott egyedek adatai alapján próbálták definiálni az évszakos repülési aktivitást, amely nyilván mind a földrajzi szélességgel, mind a tengerszint feletti magassággal, és az élőhelyi sajátosságokkal is változik fajon belül is. Az általános megállapításokon túl nagy mennyiségű megfigyelési adaton alapuló, jól definiált évszakos repülési mintázatokat eddig senki határozott meg és bármely területen alkalmazható kategóriarendszert korábban senki nem hozott létre. A két évben végzett részletes, minden napszakra és a teljes aktivitási időszakra (kora tavasztól késő őszig) kiterjedő mintavételeink alapján erre tettünk kísérletet (Boda és Csabai 2013).

Az évszakos repülési mintázatokat magába foglaló kategóriarendszerünk alapja, hogy a repülési mintázatokat az egyes évszakokban megjelenő repülési csúcsidőszakok alapján azonosítjuk. Jellemző évszakos csúcsnak tekintettük azt a napi repülési aktivitási csúcsot, amelyre igaznak bizonyult, hogy az adott faj repülő egyedeink száma alapján az adott évi legnagyobb, 100%-osnak tekintett napi repülési aktivitásnak legalább a 20%-át eléri. Azaz, ha az adott faj esetében az összes mintavételi nap közül a legnagyobb aktivitást mutató napon pl. 1000 egyed repült (=került a megfelelő módszerrel regisztrálásra), akkor minden olyan napi csúcs jelentős repülési aktivitásnak tekinthető az adott faj éves aktivitása szempontjából, amely legalább elérte a 200 egyed/nap értéket. Az adott fajra jellemző évszakos repülési mintázat jellemzésénél azt az évszakot, amelyben a legnagyobb repülési intenzitás (100%) volt megfigyelhető, a főmintázat meghatározójaként tekintettük, míg minden olyan további évszakot, amelyben volt legalább 20%-os repülési intenzitású nap, az almintázatok elkülönítésére alkalmaztuk. Az előbbi példából kiindulva, ha az 1000 egyeddel regisztrált napi repülés egy nyári napon volt, akkor az adott faj a nyári repülési főmintázatot követi, de mivel tavasszal és ősszel is volt legalább egy olyan nap, amelyen 200-nél több egyed repült, így azon belül a tavasz-NYÁR-ősz almintázatba tartozik (sp-SU-au). Amennyiben a nyári legnagyobb aktivitás mellett csak tavaszi kisebb csúcsot regisztráltunk volna és őszit nem, akkor a tavasz-NYÁR (sp-SU-0) mintázatba soroltuk.

Természetesen igény szerint a délebbi, földközi-tengeri vagy trópusi területeken vagy akár a déli féltekén a rendszer ugyanilyen alapelvek mentén egyszerűen 'négyévszakossá' tehető. Ez a kategóriarendszer, mivel nem konkrét dátumokat és nem konkrét egyedszámokat használ a besoroláshoz, a világ bármely pontján és bármely faj évszakos repülési mintázatának regisztrálására, továbbá ezek egymással összehasonlítására is alkalmas, hiszen a helyi viszonyoknak megfelelően lehet definiálni az évszakok határait. Ugyanakkor sikerrel csak akkor alkalmazható, ha releváns, nem csalogató csapdatípussal rögzített, és minden évszakot felölelő, azokon belül több, teljes napra kiterjedő (0-24) időtartamban végzett mintavételen alapuló adatsor áll rendelkezésre. Nem alkalmas például fénycsapda adatok alapján történő kategorizálásra, hacsak nem egyértelműen és igazoltan csak alkonyat után repülő és pozitív fototaxissal rendelkező fajt szeretnénk vizsgálni, azonban ilyen, mint később látjuk majd, a korábbi vélekedéssel ellentétben, a vizsgált csoportokban is csak nagyon kevés van. További alkalmazási korlát, hogy egy adott faj csak akkor értékelhető, ha az év során kellően nagyszámú egyed repülése került rögzítésre. A saját adatsorunk alapján alsó egyedszámkorlátnak a legalább 100 egyed/év értéket javasoljuk. Ez alatt is besorolható a repülési aktivitás, de azt mindenképpen érdemes erős fenntartásokkal kezelni. Az 3.3. ábra a saját kétéves adatsorunk alapján mutatja be az általunk azonosított évszakos repülési mintázatokat és példafajokat. A tavaszi, nyári és őszi főmintázatok mindegyike esetében három-három almintázatot azonosítottunk. Csak a nyári főmintázat esetén fordult elő, hogy egy adott faj mindhárom vizsgált évszakban mutatott jelentős ($\geq 20\%$) repülési aktivitást (3.3F. ábra). A többi esetben a fő mintázat mellé csak egy további évszak repülési aktivitása csatlakozott (3.3B-C-E-H-I. ábra), vagy az adott faj csak a főmintázat szerinti évszakban repült jelentős aktivitással. Ez utóbbi „egyévszakos” repülés mindhárom főtípusban előfordult (3.3A-D-G. ábra), és az is látványos, hogy a csak tavaszi vagy a csak nyári repülési aktivitás számos faj jól meghatározott repülési mintázata.



3.3. ábra. Évszakos diszperziós repülési mintázatok és a saját adataink alapján realizált almintázataik. A félkövérrel kiemelt faj konkrét adatai és fényképe látható az adott panelen, míg az esetleges további felsorolt fajok ugyanazt a mintázatot és almintázatot mutatták, mint ami az adott panelen látható. A–C: tavaszi fő mintázat (SP), zölddel bekeretezve. A: tavaszi főmintázat csak tavaszi almintázata (SP-0-0), B: tavaszi főmintázat tavasz–nyár almintázata (SP-su-0), C: tavaszi főmintázat tavasz–ősz almintázata (SP-0-au). D–F: nyári főmintázat (SU), pirossal bekeretezve. D: nyári főmintázat csak nyári almintázata (0-SU-0), E: nyári főmintázat nyár–ősz almintázata (0-SU-au), F: nyári főmintázat nyár–tavasz–ősz almintázata (sp-SU-au). G–I: őszi főmintázat (AU), szürkével bekeretezve. G: őszi főmintázat csak őszi almintázata (0-0-AU), H: őszi főmintázat ősz–nyár almintázata (0-su-AU), I: őszi főmintázat ősz–tavasz almintázata (sp-0-AU). A szaggatott vonalak az almintázat kialakításához figyelembe vett repülési aktivitás küszöbértékeiként az adott fajra vonatkozó maximális napi repülési aktivitás 20%-át mutatják. (Boda és Csabai 2013 nyomán)

3.4. A napszakos repülési mintázatok

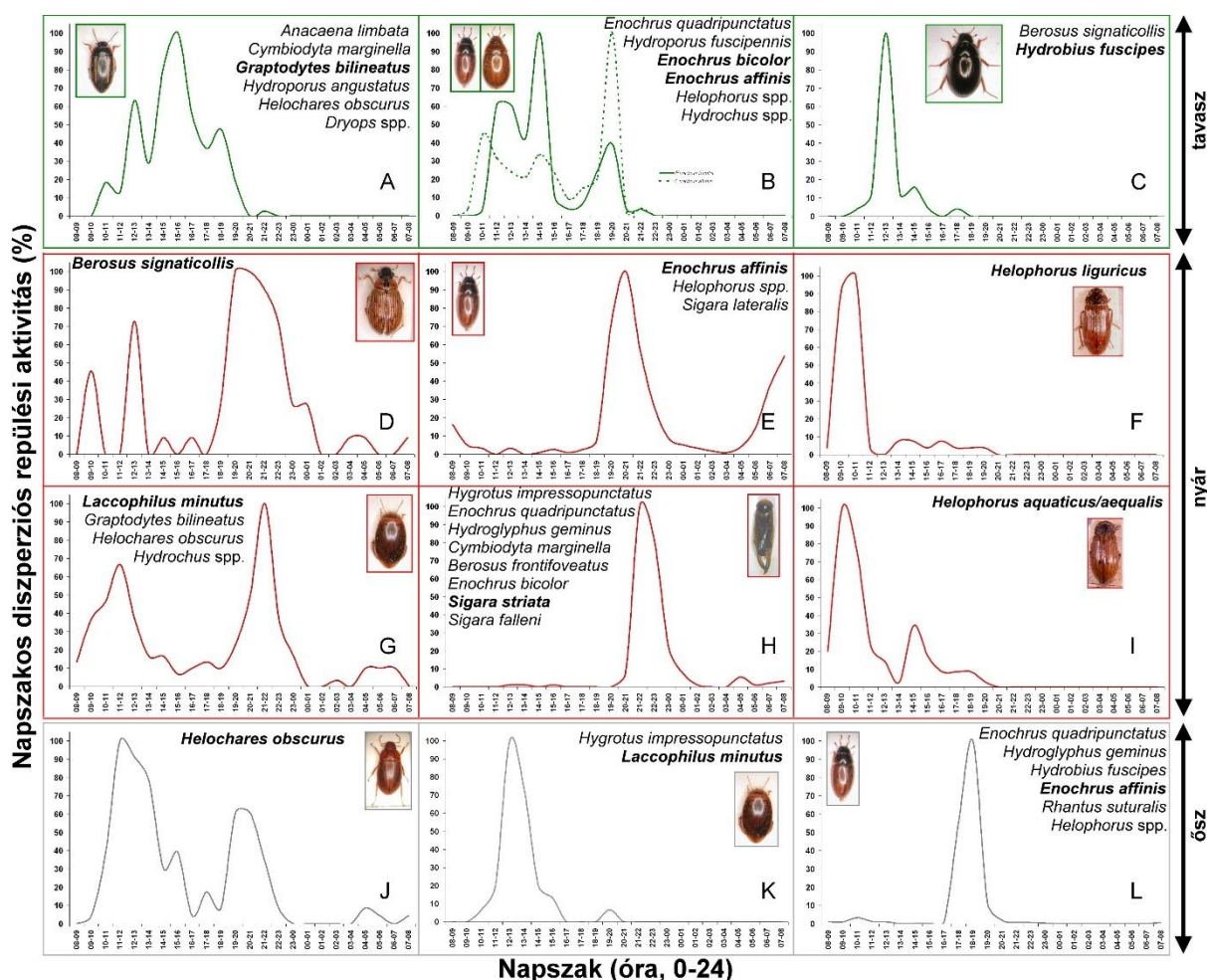
Az évszakos mintázatok mellett a napszakos mintázatokról is találunk információt az irodalomban, de főképpen általánosan a rovarokkal kapcsolatban vannak nagyobb adatsoron alapuló tanulmányok (Chernyshev 1961, Lewis és Taylor 1965), a vízi gerinctelenek kapcsán – főképpen módszertani nehézségek miatt – kevés ilyen tanulmányt találunk (pl. Zalom et al. 1979, 1980, Fernando 1958, 1959), azok egy része is csak egy-egy fajra vagy kisebb csoportra vonatkozik (pl. Popham, 1964, Landin 1968, Landin és Stark 1973), valamint csak nagyon kevés alkalommal végzett, sokszor csak egyedi megfigyelésekről számolnak be (Richardson 1907, Popham 1953, 1964, Macan 1939, Leston és Gardner 1953, Jäch 1997, 2003, Nilsson 1997).

Ahogy a bevezetőben is említettük, a nappali időszakban nehéz a fénycsapdák hatékonyságához hasonló módszert találni, még a mesterséges fények alkalmazásának erősen vonzó és szelektív hatása miatti nem kellő reprezentativitástól most eltekintve is. Az UV fények alkalmazása sem hoz kielégítő eredményt, bár a fent már említett tanulmányok közül több is

ezzel próbálkozott. Forgó hálók (Zalom et al. 1979, 1980), különböző polarizáló felületekkel (Nilsson 1997, Jäch 1997, Stevens et al. 2007) és üveg vagy ablakcsapdákkal kísérleteztek néhányan (Fernando 1958, Landin 1968, Landin és Stark 1973), ami ugyan minden napszakban használható, de a kisebb felület miatt általában nagyságrendekkel kisebb fogást biztosít, csak a legintenzívebben repülő fajok aktivitása értékelhető, jelentősen nagyobb ráfordítást igényelve. Különböző be- és kivándorlást, megtelepedést, kolonizációt vizsgáló kísérletekben vízzel teli különböző méretű tartályokkal, tálcákkal is gyűjtöttek repülve beérkező vízbogarakat (pl. Fernando és Galbraith 1973, Binckley és Resetarits 2009, Boix et al. 2011), de ezekben, lévén a kísérletek célja más volt, a konkrét beérkezés idejét az adott napokon nem rögzítették. A vízirovarok polarotaktikus vízetektálási képességét és a csillogó fekete vízszintes mesterséges felületek (pl. a mezőgazdasági fóliák) rovarok számára vízimitáló hatását kihasználva kiváló lehetőségünk volt a vízbogarak és vízipoloskák repülési aktivitásának mennyiségi alapú vizsgálatára gyakorlatilag minden napszakban azonos hatékonysággal, azaz az évszakos mintázatok minden korábbinál pontosabb leírásán túl a napszakos mintázatok felderítését is egyedülálló részletességgel végezhetjük el (Csabai et al. 2012).

Mint az előző fejezetben láttuk, vannak olyan fajok, amelyek elsősorban tavasszal, mások nyáron repülnek, de olyanok is, amelyek több évszakban is kifejezetten aktívak. Részben ebből következően, már az adatok első áttekintése során nyilvánvalóvá vált, hogy mind a legnépszerűbb mintázatok fajonkénti megoszlása, mind az egyes fajok által követett napszakos mintázatok az egyes évszakok folyamán változnak. Vannak olyan fajok, amelyek esetében a napszakos mintázat nem változik drasztikusan az évszakok között, csak a repülési csúcsok időzítése csúszik későbbre vagy korábbra a nap folyamán, igazodva a környezet változásaihoz és a nap járásához. Más fajok esetében azonban az évszakok váltásával akár a napszakos repülési mintázatuk is megváltozhat. Ebből következően egy hosszabb távú monitoring vizsgálat adatainak elemzésekor a napszakos mintázatokat nem lehet az év teljes időszakára egységesen értelmezni, és összevont adatokkal leírni egy-egy faj napszakos mintázatát. Ennek megfelelően évszakos összevonásokat végeztünk el oly módon, hogy az évszakok határait nem feltétlenül a naptári évszakok, hanem a környezeti/meteorológiai paraméterek és a repülési mintázatokban látott drasztikusabb változások által meghatározott pontokon választottuk szét. Ezek egyébként a 2000-es és a 2005-ös években kifejezetten erős egyezést mutattak a naptári határokkal.

A repülési intenzitás, azaz az adott faj esetében évszakonkénti bontásban a legnagyobb egy óra alatt detektált egyedszámhoz viszonyított %-os értékek mintavételi óránkénti ábrázolása során kiválóan kirajzolódtak a jellemző repülési mintázatok (3.4. ábra). Minden olyan repülési csúcsot, amely az adott évszakban elérte a 20%-os aktivitási szintet (a legnagyobb repülési aktivitású óra egyedszámát 100%-nak tekintve), számottevő repülési aktivitásként értékeltünk és figyelembe vettünk a mintázatok definiálásánál. A mintázatok leírása és az egyes fajok mintázatokhoz sorolása során csak olyan fajok repülési adatait értékeltük, amelyek esetében legalább 100 egyed repülését detektálhattuk a teljes éves mintavételi periódus alatt. Természetesen lehetőség van feltételezésekbe bocsátkozni ennél kisebb egyedszám esetében is, de ezeket inkább csak jelzésértékűnek tekinthetjük és messzemenő következtetéseket ebből nem vonhatunk le.



3.4. ábra. Napszakos diszperziós repülési mintázatok és a saját adataink alapján realizált almintázataik. A félkövérrrel kiemelt faj konkrét adatai és fényképe látható az adott panelen, míg az esetleges további felsorolt fajok ugyanazt a mintázatot és almintázatot mutatták, mint ami az adott panelen látható. A–C: tavasszal realizálódó napszakos repülési mintázatok, zölddel bekeretezve. A: „napközben (DT)” mintázat, B: „délben-este (NE)” mintázat, C: „délben (N)” mintázat. D–I: A nyári időszakban realizálódó napszakos repülési mintázatok, pirossal bekeretezve. D: „reggel-délben-este (MNE)” mintázat, E: „reggel-este (ME)” mintázat, F: „reggel (M)” mintázat, G: „délben-este (NE)” mintázat, H: „este (E)” mintázat, I: „reggel-délben (MN)” mintázat, J–L: Az őszi időszakban realizálódó repülési mintázatok, szürkével bekeretezve. J: „délben-este (NE)” mintázat, K: „délben (N)” mintázat, L: „este (E)” mintázat. A tavasszal megjelenő „délben-este (NE)” mintázat (B) esetén a folytonos és a szaggatott vonalak a mintázat két típusát jelzik, attól függően, hogy melyik időszak bizonyult a nagyobb intenzitásúnak. (Csabai et al. 2012 nyomán)

A tavaszi időszakban három, a nyári időszakban hat, míg az őszi időszakban szintén három különböző repülési mintázatot azonosítottunk (3.4. ábra). Egy kivétellel minden repülési mintázatban az aktivitási csúcsok napkelte, napnyugta vagy a déli órák körül jelentkeztek (v.ö. Csabai et al. 2006), ezért a mintázatok elnevezését is erre alapoztuk, a reggel-délben-este különböző kombinációi jelennek meg a mintázatok elnevezésében. A tavaszi időszakban azonban számos faj nem követte ezeket, hanem a nap folyamán 11 és 19 óra között mutatott többé-kevésbé folyamatosan nagyobb repülési aktivitást, változó repülési csúcsokkal. Ezt a csak tavasszal jelentkező repülési mintázatot „napközben (DT)” mintázatnak neveztük el (3.4A. ábra). Tavasszal e mintázaton felül bizonyos fajok a „délben-este (NE)” (3.4B. ábra) és a „délben (N)” (3.4C. ábra) mintázatokot követték. A nyári időszakban hat mintázatot detektáltunk, találtunk példákat a „reggel-délben-este (MNE)” (3.4D. ábra), a „reggel-este (ME)” (3.4E. ábra),

a „reggel (M)” (3.4F. ábra), a „délben-este (NE)” (3.4G. ábra), az „este (E)” (3.4H. ábra) és a „reggel-délben (MN)” (3.4I. ábra) mintázatokra. A lehetséges 7+1 kombinációból csak a „délben (N)” és a „napközben (DT)” nem jelenik meg a nyári időszakban. Az őszi időszakban a repülési intenzitás már alacsonyabb, de egy-egy faj repülési aktivitása egyértelműen hozzárendelhető volt a „délben-este (NE)” (3.4J. ábra), a „délben (N)” (3.4K. ábra) és az „este (E)” (3.4L. ábra) mintázatokhoz.

3.5. A diszperziós repülést befolyásoló hatótényezők új keretrendszere

Az előző két fejezetben láttuk, hogy a vízbogarak és vízpoloskák mind az évszakos, mind a napszakos diszperziós repülésük időzítése során különböző stratégiákat követnek, így adódik az okokat feszegető kérdés, hogy az időszakok és a fajok közötti különbségektől mely hatótényezők a felelősek. E helyütt elsőként foglaljuk keretrendszerbe a diszperziós repülés összes elemét és aspektusát, ezzel lehetőséget biztosítva a különböző eredetű és hatású tényezők szerepének megértésére és bármely konkrét esetre adaptálható modellek létrehozására. Ez a keretrendszer azon vízi gerinctelenek diszperziós repülésének megértésére szolgál, amelyek lárvális fejlődésük után imágó állapotukban is a vízben élnek, de képesek a különböző vizek között repülve, a szárazföldi területeket áthidalva új élőhelyekre eljutni. Ez leginkább a vízbogarak és a vízi- és vízfelszíni-poloskák népes csoportjára igaz. A keretrendszer bizonyos elemei ugyanúgy érvényesek az amfibikus vízirovarok diszperziójára is. E csoportoknál bár a kifejlett rovar szárazföldi életet él, az életében és szaporodásában fontos szerepet játszik a víz, szinte mindig annak közelében fordul elő, ezért diszperziójában a keretrendszer bizonyos hatótényezői ugyanúgy visszaköszönnek.

A keretrendszer áttekintését az 3.5. ábra tartalmazza. A teljes keretrendszer elsőfajú közleményként publikálásra előkészítése, valamint a megalapozásához használt több mint 500 közlemény információira alapozott részletes 'review' közlemény összeállítása folyamatban van. Ezért ehelyütt pusztán egy rövid összefoglalást adunk, amely teljes egészében alkalmas a keretrendszer megértésére, de nem bont ki minden részletet kellő alaposítással. Erre a disszertáció terjedelme sem lenne alkalmas. Ugyanakkor minden olyan részt és elemet, amely nem irodalmi információkon, hanem saját kutatásokon és eredményeken alapul, részletesebben tárgyalunk, bemutatva a keretrendszer összeállításán felüli saját hozzájárulásainkat a téma megértéséhez. A tárgyalás során, bár mindenhol a releváns magyar kifejezéseket szerepeltetjük, zárójelben megadjuk a nemzetközi irodalomban alkalmazott angol elnevezéseket (pl. a repülési fázisok vagy egyes hatások esetén), illetve új, általunk bevezetett elemek esetében szintén megadjuk a javasolt angol elnevezést a későbbi konzisztencia érdekében.

A keretrendszer belső vázát a diszperziós repülés jól ismert szakaszainak (Bonte et al. 2012) egymásutánisága alkotja, amelyben a repülésre való felkészülést (pre-departure) az elindulás (departure), a repülés avagy az út megtétele (transfer vagy transience), az új élőhelyre érkezés utáni megtelepedés (settlement), majd a beilleszkedés (post-settlement) szakaszai követik. Ezeket jelzi az ábrán az öt szakaszra tagolt szürke belső gyűrű. E szakaszokon lép végig egy-egy olyan egyed (de akár populációt vagy fajt is említhetnénk, hiszen a keretrendszer akár egyedi, akár populációs vagy faji szinten is értelmezhető), amely az év egy bizonyos időszakában valamilyen okból diszperziós repüléssel élőhelyváltást hajt végre.

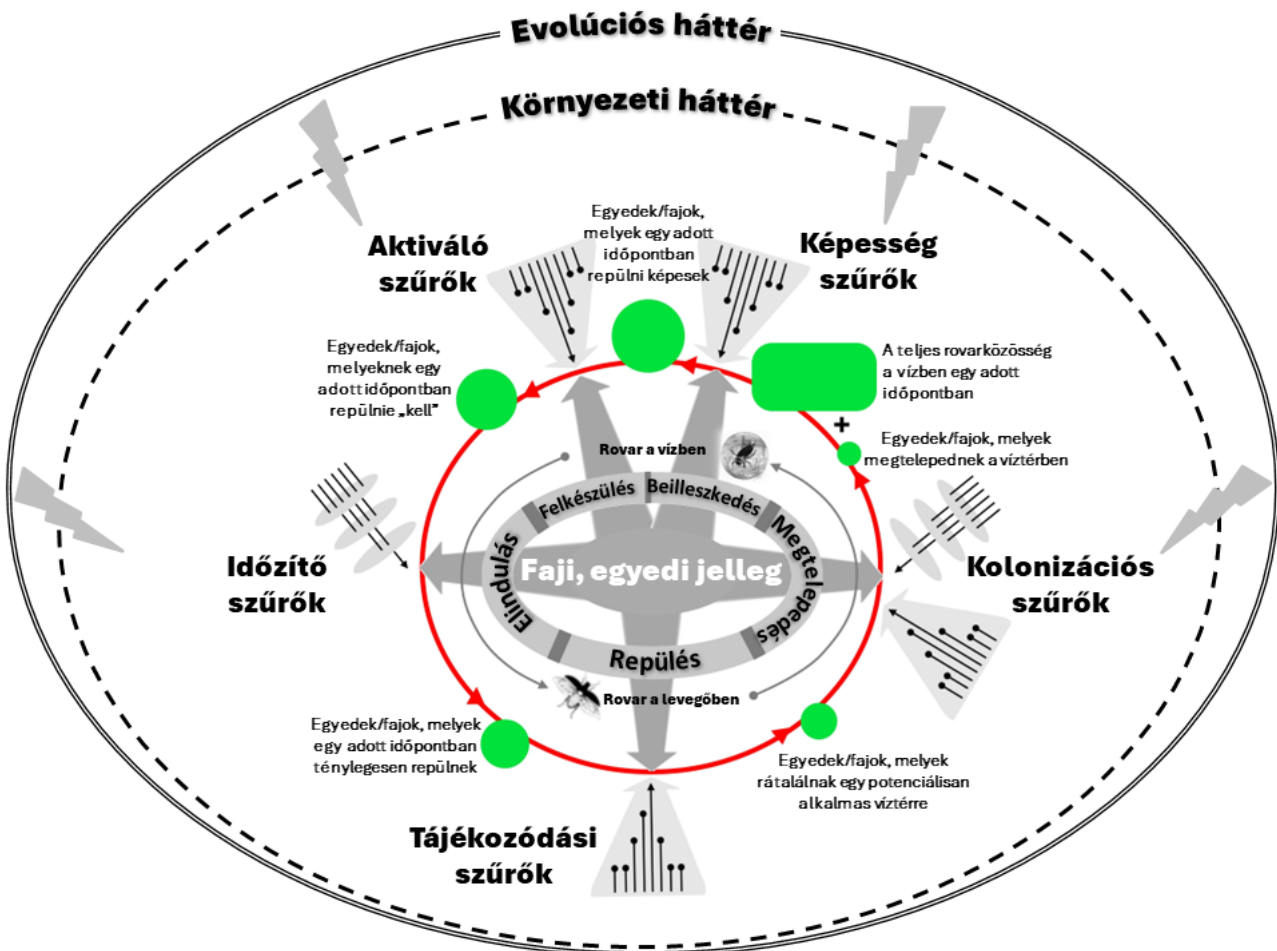
Egy adott élőhelyen egy időpontban a teljes rovarközösségben számos faj számos egyede él együtt. Ezek közül nem mindegyik képes az adott időpontban repülésre, de a röpképes állapotban lévők közül sem mindegyik számára szükséges az adott időpontban a repülés. Azok számára, amelyek készletet éreznek ilyen vagy olyan okokból a repülésre, szintén nem mindegyik számára lehetséges vagy optimális egy adott időpillanatban a szárnyra kelés. A vízbogarak és vízpoloskák számára az élőhely elhagyása és az új megkeresése gyakorlatilag a megszokott életközegük, a víz elhagyását jelenti, azaz egy idegen, szokatlan terepre lépést. A ténylegesen szárnyra kelő egyedekre a kiindulási és a potenciálisan alkalmas új (cél) élőhely között repülve megtett út során számos veszély leselkedik, ami miatt az útra kelő egyedeknek csak egy része éri el egy új élőhelyet. Majd ezek egy része újra útra kel, mert a megtalált élőhely valamilyen ok miatt esetleg mégsem felel meg az igényeiknek, és csak a másik része dönt a beilleszkedés mellett, és válik az adott víztér közösségének részévé. Ezt a folyamatot szimbolizálja az áttekintő ábra közepén a vékony piros gyűrű és a zöld alakzatok egymásutánisága. A folyamat a zöld lekerekített sarkú téglalaptól – mint teljes rovarközösségtől egy adott időpillanatban – indul és óramutató járásával ellentételesen lép végig a fenti említett szinteken. Ezeket a szinteket zöld körök jelenítik meg, melyek egyre csökkenő mérete jelzi, hogy az egymás utáni szintekig (vagy döntésekig) csak egyre kevesebb egyed/faj jut el egy-egy konkrét esetben.

Az egyes szintek közötti egyedszám (vagy éppen fajszaám) csökkenés minden esetben több különböző hatás eredménye, ezek a hatások – akár egymástól függetlenül, akár egymásra épülve, akár egymást erősítve vagy gyengítve – különböző szűrőrendszereket (innenről az egyszerűség kedvéért legtöbbször „szűrők” megnevezéssel használjuk) hoznak létre, amikben a környezeti hatások összekapcsolódnak az élőlények belső meghatározottságából fakadó jellemzőivel (faji jellegek, vagy esetenként egyedi jellegek, species traits, individual traits). Ez alakítja ki a blokkoló vagy éppen megengedő hatást, eldöntve, hogy az adott szinten az élőlény képes-e tovább lépni a diszperzió folyamatában, illetve számára az adott szint túllépése szükséges-e. A külső környezeti és a belső jellegtulajdonságok komplementer viszonya miatt a szűrőkben ezek szerepe egymás nélkül nem értelmezhető, a szűrőket mindkét oldal megfelelő komponenseinek összekapcsolódása együttesen alakítja ki. Az egyes szintek között megjelenő szűrők összetétele, vagyis az azokat alkotó hatótényezők és a rájuk mutatott fogadókészség az evolúciós környezet (azaz mindazon tulajdonságokat evolúciós léptékben létrehozó környezet, amely a jelenlegi faji jellegek kialakításában szerepet játszott) és a környezeti háttér (azaz a környezeti hatások mindenkorai manifesztálódásának, annak módjának és mértékének, valamint az arra adott lehetséges reakcióknak a tárháza) által meghatározott keretek között értelmezhető. Az azonban, hogy egy konkrét időpillanatban mely környezeti hatások érvényesülnek, az éppen érvényesülők milyen intenzitást érnek el, és az adott komplementer belső tulajdonságok állapota éppen arra milyen reakciót ad, fogadókész-e, ignorálja-e, avagy az adott hatás teljesen korlátozó tényezőként lép fel, mindig az adott eset sajátja. Ennek megfelelően egy egyed vagy faj az egyik időpontban akár az első lépésen sem képes túljutni, máskor pedig akár könnyedén „átjut” minden szűrőn és sikerrel kolonizál új élőhelyeket.

E szűrőkből a keretrendszerünkben az egyes szintek között egyet-egyét, a teljes kör folyamat során ötöt azonosítottunk és nevesítettünk. Ilyen szűrőrendszereket alkotnak a folyamat egymást követő szintjeinek sorrendjében a Képesség szűrők (Ability filters), az Aktiváló szűrők (Launcher filters), az Időzítő szűrők (Timer filters), a Tájékozódási szűrők

(Orientation filters) és a Kolonizációs szűrők (Colonization filters). A szűrők két alapvető típusát az ábrán két különböző szimbólummal jelöltük. A párhuzamosan, akár egymástól függetlenül vagy egymást erősítő-gyengítő módon jelenlévő hatásokat tömörítő szűrőket nyílban végződő egyre szűkülő szürke háromszögekben futó vonalakat tartalmazó piktogram, míg az egymásra épülő szűrőket tartalmazó rendszereket egyes szűrőszinteken elakadó vonalakat tartalmazó ábra szimbolizálja. Az alábbiakban áttekintjük az egyes szűrőkhöz sorolt egyedi hatásokat, legtöbbször csak felsorolás és nagyon rövid magyarázat szintjén, de részletesebben bemutatva azokat, amelyek feltárása saját vizsgálati eredményeken alapul. A szűrők által tömörített hatások közül egyeseknek igen nagy irodalma van (pl. a Képesség szűrők, az Aktiváló szűrők, vagy akár a Kolonizációs szűrők egy része), ugyanakkor a folyamat több részéről a kutatásaink előtt szinte semmilyen információval nem rendelkezünk (pl. az Időzítő szűrők vagy a Tájékozódási szűrők egy része).

Míg a szűrők külső, környezeti részét adó hatások általában egy, ritkán több, de akkor is dominánsan egy szintlépés során játszanak szerepet, a szűrőknek az élőlények faji vagy egyedi jellegeivel összefüggő, belső részei akár több szintlépésben is hasonló fontossággal bírhatnak. Például a testméretnek fontos szerepe van a mind a Képesség, a Tájékozódási és a Kolonizációs szűrők által támasztott feltételek teljesülésében, ahogy a fénypolarizáció-érzékelés is szerepet játszik az Időzítő, a Tájékozódási és a Kolonizációs szűrők kihívásainak leküzdése során is.



3.5. ábra. A diszperziós repülés kényszerfeltételeit összegző és folyamatának értelmezését segítő keretrendszer sematikus vázlata. Az egyes elemek, színek, vonalak részletes magyarázata a szövegben van megadva. (eredeti)

3.5.1. A Képesség szűrők – Mi tud repülni és mi nem?

A Képesség szűrők környezeti oldalán a repüléshez szükséges fizikai feltételek állnak míg a belső oldalon az ehhez szükséges anatómiai és fiziológiai jellegek. A legnyilvánvalóbb és a leginkább dokumentált ezek közül a szárnyak és az ezekhez kapcsolódó izomzat megléte és fejlettsége. Több tucat közlemény foglalkozik a vízibogarak és a vízipoloskák esetében a szárnypolimorfizmus jelenségével és formáival (Jackson 1952, 1956a, 1956b, Young 1965a, Vepsäläinen 1974a, 1974b, Dodson 1975, Bilton 1994), annak genetikai (Vepsäläinen 1974c, Fairbairne 1994), fenológiai (Pfenning et al. 2008, Fairbairn 1988), élőhelyi (Kehl and Dettner 1997, Pfenning és Poethke 2006, Järvinen és Vepsäläinen 1976), földrajzi és tájszerkezeti (Ahlroth et al. 1999, 2010) valamint egyéb környezeti (Young 1965b, Zera és Tiebel 1991, Inoue és Harada 1997, Pfenning et al. 2007, 2008) okaival, hormonális szabályozásával (Zera és Denno 1997, Harada et al. 2000), ahogyan a szárnyatlanság evolúciós magyarázatával (Wagner és Liebherr 1992, Roff 1990, 1994), vagy éppen élettani, fejlődésbiológiai és ökológiai előnyeivel és hátrányaival (Zera 1984, Spence 1989, Kaitala 1988, Guerra 2011) is. Minderről kiváló összefoglalót nyújt Gidó (2023) áttekintő munkája. A szárnyizomzat legtöbbször azonos fejlettséget mutat a szárnyakkal, azonban hosszú szárnyú, de fejletlen izomzatú egyedek is gyakran előfordulnak, ami környezeti hatásra is előfordulhat, de legtöbbször közvetlenül a kibújás utáni diszperziós repülést követő hisztolízis eredménye (Kaitala et al. 1989, Kaitala és Huldén 1990), így újabb repülésre már nem képesek, és az így nyert energia peték létrehozására, szaporodásra használdik fel (oogenesis-flight syndrome, Johnson 1963, Dingle 1972). Mindez átvezet a fenológia és az egyedfejlődési állapot szerepéhez is, hiszen nyilvánvaló, hogy az egyed csak akkor képes repülésre, ha már elérte az imágó állapotot és szárnyai és szárnyizmai már vagy még kellőképpen fejlettek. Szintén nyilvánvaló szerepű jelleg a rovartest mérete és általános kondíciója. A kompetíciós viszonyok, a táplálék és egyéb források elérhetősége, a predációs nyomás mind befolyásolja a lárvák fejlődését és ezáltal bizonyos esetekben, fajoként eltérő mértékben és tartományban a kifejlett állatok testméretét és kondícióját, ami egyúttal lefordítható a diszperziós képességek csökkenésébe is. A megfelelő kondíció, az elegendő energiaforrások rendelkezésre állása elengedhetetlen egyáltalán a szárnyra keléshez, vagy a hosszabb távú repülésekhez (Baines et al. 2015, Harada és Nishimoto 2007, Hein et al. 2012). Természetesen a fejlettségi állapoton és kondíción felül, a szárnyméret és a testméret kapcsolata, egymáshoz viszonyított aránya is meghatározó abban, hogy az adott állat képes-e egy adott időpillanatban és kondícióban repülésre. Ugyanakkor mindezek a fent említett összefüggések inkább csak fizikai minimumfeltételként jelentkeznek, nem feltétlenül jár együtt pl. a nagyobb szárnyfelület azonos testméret esetén jobb diszperziós képességgel vagy nagyobb diszperziós hajlammal és aktivitással (pl. Lancaster et al. 2024). Ugyan csak amfibikus rovarrendeket vizsgálva, de Gerber és munkatársai (2023) is arra jutottak számos morfológiai paraméter és a diszperziós képességgel kapcsolatba hozható jelleg összevetésekor, hogy a morfológia ugyan részben magyarázza a diszperzióra való képességet, de messze nem kizárólagos meghatározója annak. Az általunk fókuszba helyezett bogarak és poloskák esetében ilyen vizsgálat még nem történt, de az úszási képességet már vizsgálták a testalak és méret függvényében (Ribera és Nilsson 1995, Ribera et al. 1997), ahol egyértelmű volt ezek szerepe, és ugyan a vízi közegben a nagyobb közegellenállás esetében mások a hátrányok és előnyök bizonyos testalak és méret esetén, de várható, hogy a levegőben

ezeknek szintén van szerepe. A testalak és egyes morfológiai paraméterek változásában a környezeti hatásoknak is lehet szerepe, sőt, ahogy Liao és Lin (2024) bemutatta például az urbanizáció foka is hatással lehet a diszperzióval összefüggő morfológiai jellegek változására.

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).

3.5.2. Az Aktiváló szűrők – A szárnyra kelés oka

Az aktiváló szűrők foglalják magukba azokat a kényszerfeltételeket – legyenek ezek akár belső késztetésből fakadók, akár külső környezeti változások eredői – amelyek hatására megindul a repülés bizonyos egyedekben, akár adott fajok jelentő számú egyedében egyszerre.

Elsőként Mottram (1932) számolt be arról, hogy az amfibikus vízirovarok a patak mentén felvízi irányba repülnek a peterakás előtt, majd Müller (1954), akkor még nem ismerve a korábbi közleményt, az általa javasolt kolonizációs ciklus (colonization cycle) bevezetése során írta le részletesen a kompenzációs repülést, ami a kezdeti kritikák után gyorsan bekerült a patakökológia alapvető elméletei közé. Mindezt részben továbbfejlesztve később Müller (1982) már a vízirovarok repüléseit azok célja, kiváltó oka alapján három csoportba osztotta, 1) táplálékkeresési céllal („in search of food”), 2) párkeresési céllal („copulation flight”) és 2) szétterjedési, új élőhely keresési céllal („propagation flight”) végzett repülésre. Ez utóbbit állította szoros kapcsolatba a kolonizációs ciklussal, amelyen belül már a kompenzációs repülés („compensation for downstream drift”) mellett, az áttelelési hely megtalálására irányuló mozgásokat („overwintering strategies”) és az új, alkalmasabb élőhelyek megtalálására irányuló repülést („exploitation of different biotope”) is megemlíttette. Azonban még ezt megelőzően Fernando (1960) szintén bevezette a kolonizációs ciklus elnevezést, de más, részben általánosabb (bármely vízi élőhely), részben szűkebb (csak repülési mozgások) vonatkozásban, bogarak és poloskák vízterek közötti diszperziójának általános magyarázatára használta, kiemelve ezen belül is a kisvizek kolonizálási folyamatát. Mivel a mi keretrendszerünk is a vízbogarakra és poloskákra, valamint a repülésre értelmezett, így ezt a megközelítést és kategorizálást megfelelőbb kiindulópontnak éreztük az aktiváló szűrők, azaz a tényleges szárnyra kelés okai keresésének kiindulópontjaként. Fernando (1960) kolonizációs ciklus értelmezésében a vízbogarak és vízipoloskák három fő okból kelhetnek szárnyra: 1) a „táplálék” keresésére irányuló („feeding flight”), 2) a szaporodással kapcsolatos („breeding flight”), és 3) a téli (3a) – vagy esetenként a nyári (3b) – hibernációval kapcsolatos (hibernation/aestivation flight) repüléseket különít el. A szaporodási repülés egyértelműen a fenológia által meghatározott forma, a bogarak és poloskák jelentős része a szaporodásához kisebb, könnyebben felmelegedő, ragadozóktól részben mentes, a leendő lárvák számára bőséges táplálékot és menedéket kínáló kisvizet választja. Eredeti élőhelyükről ezekbe a gyakran időszakosan létező kisvizetekbe vándorolnak a tavaszi időszakban. Néhány héttel később az új generáció, a lárvális fejlődés és bábállapot után legtöbb esetben szintén repülve visszatér a nagyobb, állandóbb élőhelyekre. A téli időszak közeledtével a fajok jelentős részének áttelelő egyedei a szárazföldön, moha van avar alatt, egy másik részük esetleg nagyobb vízterek üledékében elvermelve keresnek menedéket, ez a legtöbb esetben szintén repülési aktivitással

jár (hibernációs repülés). Itt jegyeznénk meg, hogy Spence (2000) a molnárpóloskák esetében négy repülési típust különít el, de ezek mindegyike megfeleltethető a fenológia által meghatározott szaporodási és hibernációs repüléseknek, csak időzítésében van különbség. A fentiekkel ellentétben a Fernando (1960) féle „feeding flight” számunkra nem tűnik egy jól meghatározott kategóriának. Nem fordul elő az az eset, amikor egy vízibogár vagy vízipoloska a levegőben keres táplálékot, ezt mindig a vízi élőhelyéhez kötötten, a vízben teszi. Olyan sem ismert, hogy egy vízibogár vagy poloska számára egy adott életszakaszban kifejezetten olyan táplálékra van szüksége, ami miatt mindenképpen élőhelyet kellene váltania. Természetesen az adott időszakban a megfelelő mennyiségű vagy minőségű táplálék hiánya lehet indító eseménye egy akár tömeges diszperziós repülésnek (pl. Ohba és Takagi 2005), de ez csak egy alete annak, amikor bármely forrás hiánya lép fel, vagy bármely más abiotikus vagy biotikus környezeti jellemző éri el a küszöbszintet. Lehet ez akár vízszintcsökkenés, kiszáradás (Bilton 2023, Kingsley 1985, Velasco és Milan 1998, Harada 1998, Longing és Magoulick 2023), áradás (Gray és Fisher 1981), a hőmérséklet emelkedése (Pallarés et al. 2012, Plaza-Buendía et al. 2024), az aljzat és a növényzet elégtelensége (Yee et al. 2009), táplálékhiány (Järvinen és Vespäläinen 1976), predációs nyomás (Binckley és Resetarits 2005, Baines et al. 2014, McCauley és Rowe 2010), túlszűfoaltság (Yee et al. 2009, Baines et al. 2014, Pajunen és Pajunen 2003, Lakovic et al. 2015), sótartalom hirtelen növekedése (Kishi et al. 2006, 2007), toxikus anyagok megjelenése (Wang et al. 2024), vagy hatással lehet erre éppen a parazitáltság is (Regimbal és Baines 2024). Ezek, bár némelyik esetében nem minden időszakban azonos a valószínűsége, nem igazán köthetőek egy jól meghatározott szakához az évnek, bármikor előfordulhatnak. Az ilyen, nem egyértelműen prediktálható diszperziós repülés elnevezésére javasoljuk a kikényszerített repülés („enforced flight”) fogalom használatát, jelezve, hogy ez a repülés, ellentétben a másik két típussal, nem a szabályos életmenethez és a fenológiához kötött, hanem környezeti kényszerfeltételek hatására jön létre.

A fenológiával kapcsolatos repülési időzítésre kiváló példát szolgáltatott Davy-Bowker (2002) jelölés-visszafogás kísérlete, ahol kiválóan illusztrálta vízibogarászok körében jól ismert tényt, miszerint a vízibogarak jelentős része – az ő kísérletében a szegélyes csíkbogár (*Dytiscus marginalis* Linnaeus, 1758) és gyűrűscombú barázdáscsíkbogár [*Acilius sucatus* (Linnaeus, 1758)] – az állandó vízállásban telelés után tavasszal átrepül egy felmelegedő, sekély, általában kiszáradó jellegű kisvízbe, majd a nyár folyamán visszatér az állandó nagyobb tavakba. Ezzel szemben, a kikényszerített repülésre példát adó gyakori gyászcsíkbogár [*Agabus bipustulatus* (Linnaeus, 1767)] csak akkor kelt szárnyra, ha az élőhelyül szolgáló kisvíz teljesen kiszáradt.

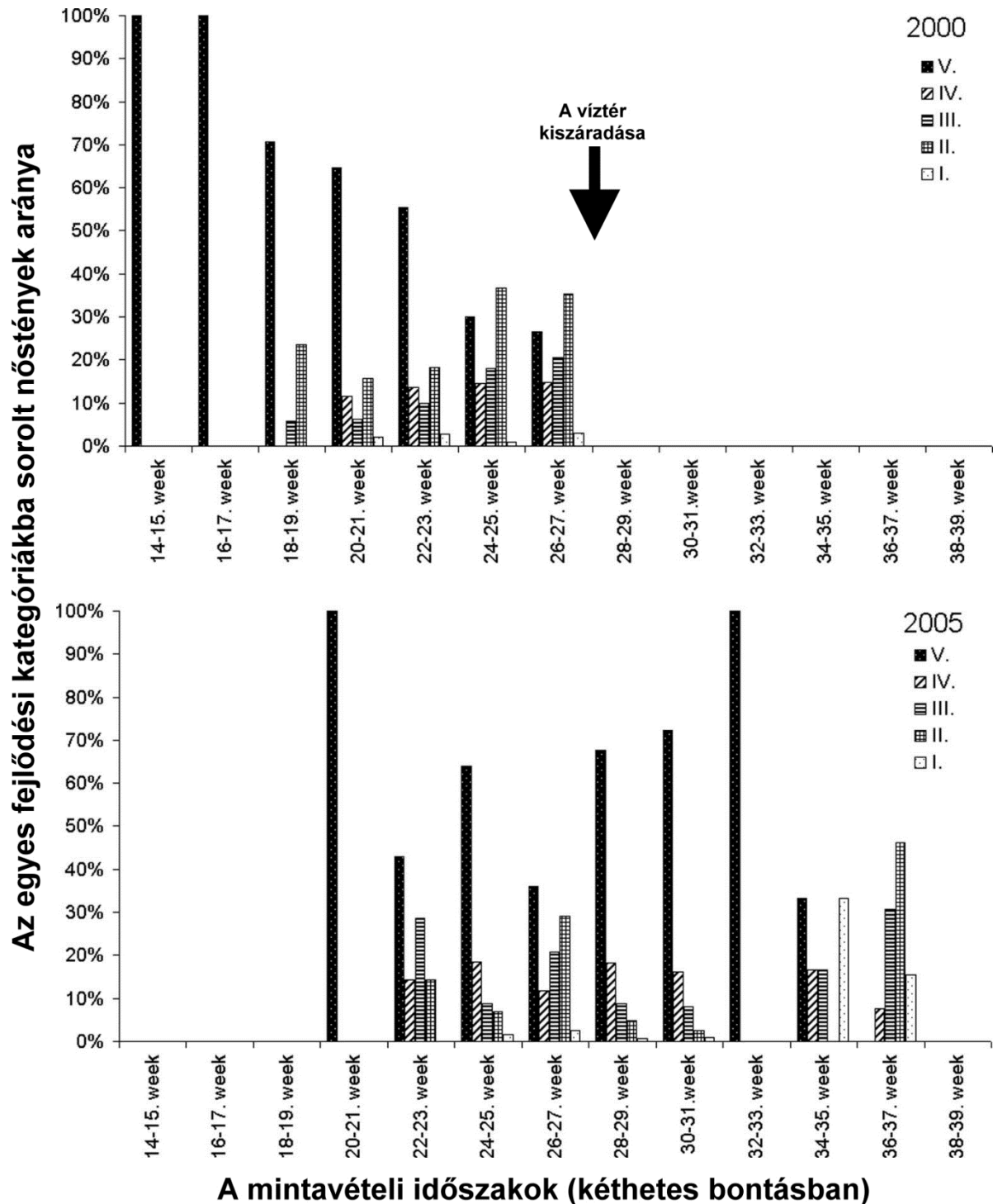
Közele rokon, nagyjából azonos morfológiával, azonos fejlettségű szárnyakkal és szárnyizmokkal rendelkező fajok között is nagy különbség lehet a repülési hajlandóságban. Iversen és munkatársai (2017) vizsgálataiban amíg a barázdáscsíkbogarak (*Acilius* spp.) több évszakra kiterjedő, folyamatos és nagyon aktív repülési aktivitást mutattak, addig a tavicsíkbogarak (*Graphoderus* spp.) csak a kibújásuk után közvetlenül (v.ö. oogenesis-flight syndrome) keltek szárnyra, akkor is messze elmaradva barázdáscsíkbogarak repülési intenzitásától. Voltak olyan egyedek, amelyek soha nem repültek életük során, a populáció repülő és nem repülő egyedekre oszlott, kb. fele-fele arányban. Miután a morfológiai különbségek nem magyarázták ezt az eltérést, és a kísérlet során a körülmények is azonosak voltak, ezért úgy tűnik, hogy a repülésre alkalmas szűk időablakra, ami Skandináviában rendelkezésre áll, a két génusz fajai eltérő stratégiát fejlesztettek, és a tavicsíkbogarak ebből a

szempontból konzervatívabb, kevésbé bátor megoldást választanak. Ugyanakkor ezzel úgy tűnik kevésbé tudják lereagálni a napjainkban zajló gyors környezeti változásokat, legalábbis Skandináviában, ahol mindhárom vizsgált tavicsíkbogár faj ritka és populációik csökkenő tendenciát mutatnak (Iversen et al. 2017).

Baines és McCauley (2017) kísérletesen vizsgálta, hogy a születéskori élőhely minősége, amelyet az elérhető táplálékmenyiség különbségeivel modelleztek, erősen hatással van az egyed későbbi diszperziós hajlamára, függetlenül attól, hogy későbbiekben milyen körülmények alakulnak ki az élőhelyén. A magasabb minőségű (táplálékban gazdagabb) élőhelyen felnőtt egyedek a későbbiekben is magasabb diszperziós kapacitással bírtak, mint szegényebb körülmények között felnőtt társaik, holott testtömegükben és kondíciójukban akkor már nem volt különbség. Hasonló kísérletet végeztek Harada és munkatársai (1997) a közönséges molnárpóloska [*Aquarius palludum* (Fabricius, 1794)] felnövő egyedeivel, ahol a két különböző minőségű környezetet a fajtársak számának különbsége jelentette adott területen, azaz nagy és kis lárvasűrűségben neveltek fel egyedeket. A túlszűfolt csoportban nagyobb volt a makropter (repülésre képes) egyedek aránya és ezek 80%-a a felnevelés után is megtartotta szárnyizmait, a másik csoport mindössze 50%-os arányához képest, vagyis tovább meg őrizték röpképességüket, ugyanakkor a repülési hajlandóságban (tényleges repülési aktivitásban) már nem tudtak különbséget kimutatni a két csoport között.

A repülést kikényszerítő tényezők sokszor nem önállóan hatnak. Baines és munkatársai (2014) vizsgálták a predáció és a fajon belüli kompetíció együttes hatását *Notonecta undulata* Say, 1832 egyedeken, megállapítva, hogy a predáció egészen addig emeli a szárnyra kelő egyedek számát, amíg a túlszűfolt szintje felül nem írja ezt.

A szaporodási állapot szerepét a diszperzióra, gyakorlatilag a szaporodási repülés kialakulásának folyamatát a saját vizsgálatainkban a *Sigara lateralis* faj esetében mutattuk be a legrészletesebben (Boda és Csabai 2009b), ugyanakkor ez a vizsgálat példát szolgáltatott a hibernációs és a kikényszerített repülésre is. Két egymástól eltérő környezeti feltételeket kínáló évben (2000 és 2005) heti bontásban követtük nyomon a különböző szaporodási fázisokba – az éretlen petefészkekkel rendelkezőtől a petével telt állapotig öt kategóriába – sorolt nőstények arányát a repülő egyedek között egy alföldi élőhelyen (3.6. ábra). 2000-ben a víztérben a vízszint folyamatosan csökkent, a nyári időszak közepére teljesen kiszáradt, ezzel szemben 2005-ben egész évben többé-kevésbé stabil vízszint volt megfigyelhető. A kora tavaszi időszakban mindkét évben kizárólag petével telt nőstények repültek, majd az új generáció megjelenésével a többi kategória is megjelent a repülő egyedek között. A petével telt nőstények dominanciája azonban hosszú időn keresztül, 2000-ben a vízszint nagyon drasztikus lecsökkenéséig, míg 2005-ben egészen az őszi lehűlésig megmaradt. 2000-ben arányuk folyamatosan csökkent és a víztér teljes kiszáradásához közeledve már minden egyéb állapotú nőstény is intenzív repülésbe kezdett, menekülve az előnytelennek váló feltételek közül, így a szaporodási repülést felváltotta a kikényszerített repülés. Ezzel szemben 2005-ben a kora tavaszi mellett egy nyári időszakot is azonosíthattunk, amikor csak petével telt nőstényeket találtunk a repülő egyedek között, míg a kora őszi időszakban ezek teljesen eltűntek és helyüket a többi kategóriába tartozó éretlenebb egyedek váltották fel. Utóbbiak repülése feltehetően a hibernációs repülés példája, ugyanakkor ebben a kora őszi időszakban már csak nagyon kevés egyed repülését figyeltük meg, ezért ebből egyértelmű következtetést nem lehet levonni.



3.6. ábra. A petefészek fejlettsége alapján különböző kategóriákba sorolt nőtény egyedek arányának szezonális változása a 2000. és 2005. években. Jelmagyarázat: I – fejletlen petefészek (gyengén pontozott oszlopok), II – érett petefészek megduzzadt petefészekcsövecskék (ovariolák) nélkül (négyzetrácsos oszlopok), III – megduzzadt csövecskék, de peték nélkül (vízszintes csíkozott oszlopok), IV – megduzzadt csövecskék petékkel (haránt csíkozott oszlopok), V – érett petékkel telt potroh (teli oszlopok). (Boda és Csabai 2009b nyomán)

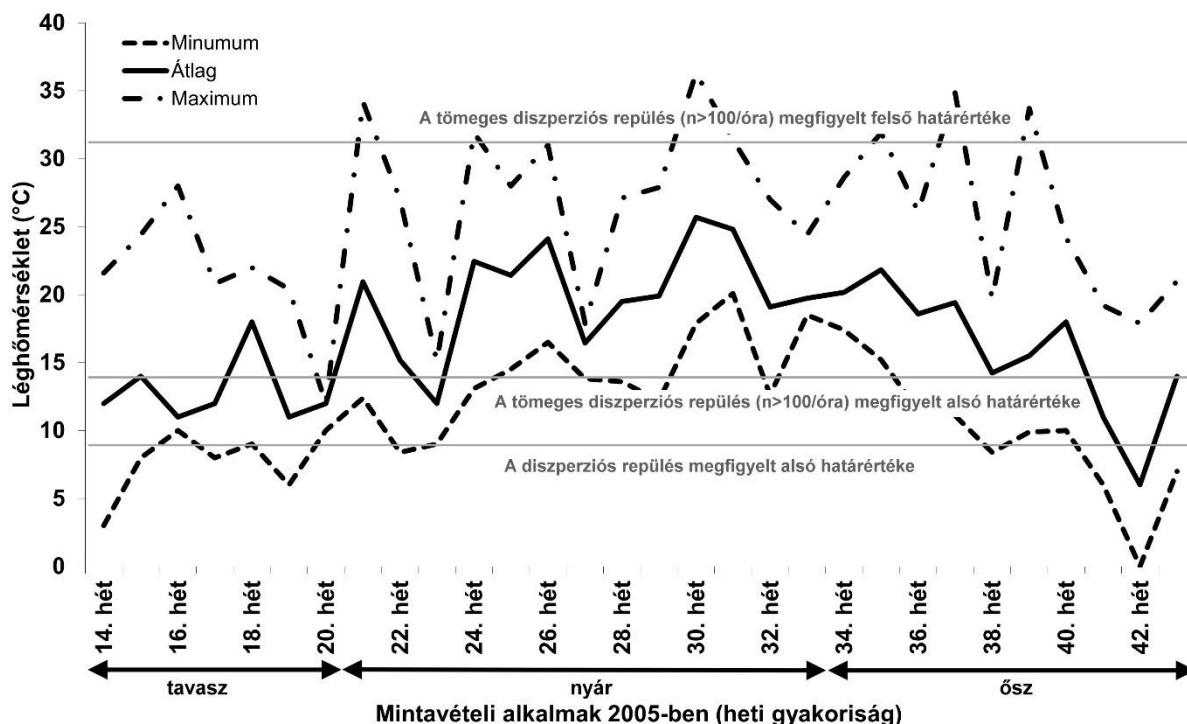
3.5.3. Az Időzítő szűrők – Mikor érdemes és mikor lehet repülni?

Ha már egyértelmű az inger és eldőlt, hogy az adott egyed szárnyra kel, egyáltalán nem mindegy, hogy ezt milyen napszakban teszi. Ahogy az előző fejezetben láttuk, az, hogy egy adott évszakban milyen okból és mely fajok egyedei repülnek a fenológiai sajátosságokon, a szaporodási ciklus által gerjesztett késztetésen, valamint az élőhely és a benne élő közösség állapotán és változásain múlik. Ugyanakkor az, hogy az adott évszakban milyen napszakban előnyös, vagy valósulhat meg egyáltalán sikerrel a repülés más tényezők által meghatározott. Az időzítő szűrők az értelmezésünkben különböznek szinte az összes többi szűrőtől, ugyanis a belefoglalt hatások egymásra rétegezve, egymást követve fogják meghatározni, hogy mely időszakokban mely egyedek/fajok és milyen sikerrel kelhetnek szárnyra.

Mint már említettük, a vízirovarok, köztük a vízibogarak és vízipoloskák is, a polarizációlátásuk segítségével találhatnak rá a vízfelszínre, érzékelve az arról visszaverődő horizontálisan poláros fényt (Schwind 1991, 1995, Horváth és Varjú 2004). Amint azt a 3.4. fejezetben láttuk, a napszakos repülési mintázatoknak három jól meghatározott napszakos csúcsa lehet. Mint azt jelentős mennyiségű biológiai adat és fizikai mérési eredmény felhasználásával egyértelműen igazoltuk (Csabai et al. 2006), ezek a repülési csúcsok kiváló egyezést mutatnak a vízterek vízirovarok általi detektálási valószínűségének potenciális maximum értékeivel, ami a nap állászögének legkisebb és legnagyobb értékeinél fordul elő, vagyis napkeltekor, napnyugtakor, illetve deleléskor. Az, hogy ezek a periódusok év során milyen konkrét időpontra esnek az egyes évszakokban, nyilván a napkelte és napnyugta időpontjával együtt változik, tavasszal és ősszel korábbra, nyáron későbbre tolódnak. A jelenséget szemléletesen a vízirovarok polarizációs napórájaként írtuk le, ez adja az Időzítő szűrők első vagy legfelső szintjét és határozza meg a „reggel-délben-este” fő szabályt (Csabai et al. 2006).

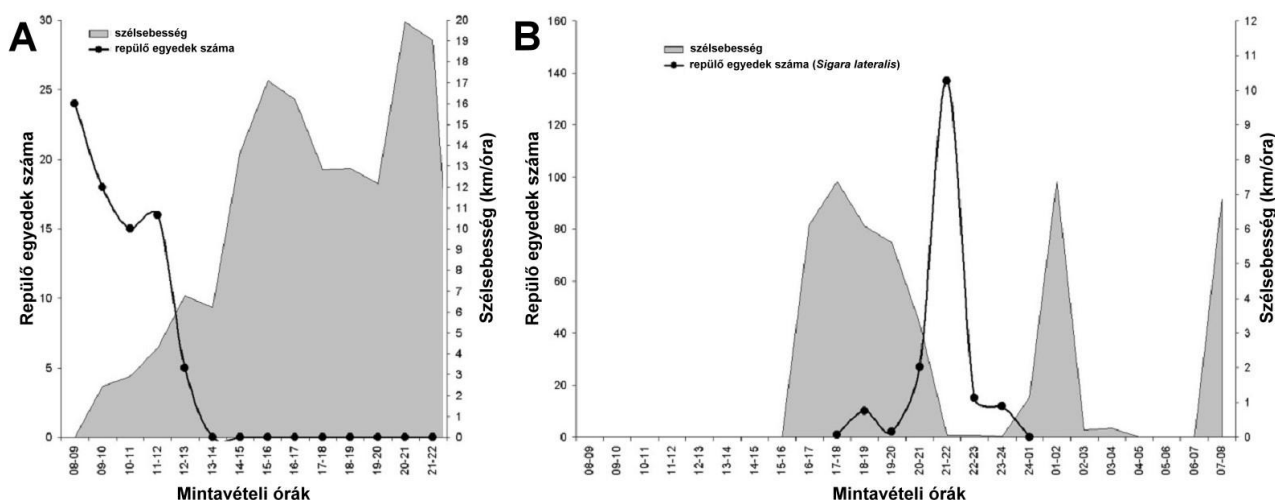
A napszakos repülési mintázatok áttekintése (3.4. fejezet) alapján egyértelmű, hogy nem minden faj minden egyede követi ugyanazt a mintázatot, és nem mindegyik aktív mindhárom optimális időszakban. Ehelyett különböző kombinációk figyelhetők meg, amelyek évszakonként is eltérhetnek. Ráadásul a napszakos mintázatok sem azonosak minden évszakban, sőt, a tavaszi időszakban egy kivétel is megfigyelhető. Mindennek oka az Időzítő szűrők második szintje, avagy a hőmérséklet. A hőmérséklet, illetve tágabb értelemben az időjárás szerepét már sok szerző hangsúlyozta (Landin 1968, Landin és Stark 1973, Zalom et al. 1980, Vander Eijk 1983, Behr 1990, Nilsson és Svensson 1992, Weigelhofer et al. 1992), de mivel korábbi tudásunk leginkább csak epizódszerű megfigyeléseken alapult, így részletes adatsorunkra és méréseinkre támaszkodva első ízben tártuk fel a hőmérséklet központi szerepét a diszperziós repülés időzítésének vezérlésében. A korábbi munkákkal összecsengő eredményekkel meghatároztuk a repüléshez élettani szempontból szükséges minimális hőmérsékletet ($\sim 9^{\circ}\text{C}$), valamint a tömeges diszperziós repülés ($n > 100/\text{óra}$) alsó ($\sim 14^{\circ}\text{C}$) és felső ($\sim 31^{\circ}\text{C}$) hőmérsékleti korlátját a magyarországi viszonyokra. Az 3.7. ábra a mintavételi év (2005) során mutatja a napi minimum, átlag és maximum levegő-hőmérsékleti értékeket a mintavételi napokon (heti gyakoriság). A tavaszi és az őszi időszakban a minimum hőmérséklet, amely mindig a napkeltét megelőző időszakban jellemző, nem éri el a repüléshez szükséges minimum értékeket, a tömeges diszperzióhoz szükséges értéket pedig meg sem közelíti. Ez hozzá magával, hogy hiába lenne a napkelte időszaka optimális a vízfelszínnek polarotaktikus

detektálhatósága szempontjából, nem valósulhat meg ebben az évszakban olyan mintázat, amely tartalmazná a reggeli maximumot, azaz a M, MN, ME, MNE mintázatok hiányoznak ebben az időszakban (Csabai et al. 2012). Az is szembevetendő, hogy amíg a tavaszi és őszi időszakban több olyan faj is van, amely csak a déli időszakban repül (3.4. fejezet 3.4C. és K. ábra), addig nyáron, ez a mintázat, azaz a déli repülés önmagában nem jelenik meg egy faj esetében sem. Ennek oka szintén a hőmérsékletben keresendő, hiszen a nyári időszakban ekkor mérhetők a legmagasabb hőmérsékletek, ezáltal a repülő egyed kiszáradásának valószínűsége is dél körül és kora délután a legnagyobb, ráadásul a szél intenzitása is magasabb ilyenkor, mint az esti órákban. Így hiába optimális ez az időszak a vízfületek polarotaktikus detektálhatósága szempontjából, nem kifizetődő, ha egy adott faj minden egyede kizárólag ebben az időszakban próbálkozik repüléssel. Jobbak az esélyek populáció szinten, ha több alkalmas időszakra osztja el a repülését. Például a *Berosus signaticollis* tavasszal kizárólag „délben (N)” mintázatot mutat (3.4C. ábra), de a nyári időszakban már „reggel-délben-este (MNE)” mintázatra vált (3.4D. ábra). A tavaszi időszakban a hőmérsékletek csak kb. délelőtt 10–11 órától teszik lehetővé a repülést, miközben az esti csúcsnak is le kell zárulnia este 20 óráig. Ugyanakkor a tavaszi időszakban a meleg miatti kiszáradás veszélye nem olyan nagy, emiatt valószínűleg több időt tölthetnek az egyes egyedek a levegőben, így megéri a repülési időszak kiterjesztése a köztes, a vízfületek polarotaktikus detektálhatósága szempontjából nem annyira előnyös időszakokra is. Ez kárpótlást jelenthet taktikai szempontból a reggeli időszak elvesztéséért és az esti időszak lerövidüléséért, egyben esélyt adhat a diszperzió szempontjából nagyon fontos tavaszi időszak tömeges kihasználására (v.ö. szaporodási repülés). Ez vezet oda, hogy csak ebben az évszakban megjelenik a napszakos (DT) mintázat, ami akár felfogható a déli mintázat kiterjesztésének a 11–19 óra közötti sávra.



3.7. ábra. A minimum, átlag és maximum léghőmérséklet változása az egyes mintavételi napokon 2005-ben. A szürke vonalak a diszperziós repülés alsó és a tömeges diszperziós repülés alsó és felső értékeit jelentik, ami alatt vagy felett nem figyelhető meg (tömeges) repülés. (Csabai et al. 2012 nyomán)

Az eddig tárgyalt szűrőszintek alapján meghatároztuk azt, hogy mely évszakokban mely napszakos mintázatok valósulhatnak meg. Azonban, ha bármely időszakban több napon is vizsgálódunk, azt tapasztaljuk, hogy nem minden alkalommal jeleik meg minden adott évszakra jellemző napszakos repülési mintázat, illetve nem ugyanazok a mintázatok jelennek meg az egyes napokon. Ezért az Időzítő szűrők harmadik, egyben legalsó szintjét alkotó hatások felelősek, ezek pedig az aktuális időjárási paraméterek. A hőmérséklet szerepéhez hasonlóan a szél befolyásoló szerepét is több szerző említette a diszperziós repülés kapcsán (pl. Boix et al. 2011, Landin és Stark 1973, Weigelhofer et al. 1992, Zalom et al. 1980), de teljes időszakokra vonatkozó részletes adatok híján ezek inkább csak kvalitatív megfigyelések voltak, vagy csak egy-egy fajra nézve szolgáltatott adatokat. Annyi bizonyos volt korábban is, hogy az erős szél blokkolja a diszperziós repülést, a bogarak és poloskák vagy fel sem szállnak, vagy néhány méteres táv megtétele után, érzékelve a szelet, megszakítják a repülésük (Landin és Stark 1973). Mintavételeink során az egyedek csapdázásán túl folyamatosan mértük a releváns környezeti-időjárási paramétereket, amely alapján sokkal pontosabb képet alkothattunk az időjárási tényezők szerepéről (Csabai és Boda 2005a). Tapasztalataink alapján bármilyen alacsony intenzitású eső, még a szemerkélő is azonnal blokkolja a diszperziós repülést, a csapdáink soha nem fogtak repülő egyedet esőben. Mivel a szél intenzitásának szerepe fajonként, testmérettől és diszperziós képességtől függően eltérő volt, minden faj esetében saját határértékek valószínűsíthetők, de általánosságban elmondható, hogy kb. 6 km/óra szél intenzitásig a repülő egyedek számában nem láttunk csökkenést, míg 6 km/óra felett az egyedszám szignifikáns negatív korrelációt mutatott a szélesebességgel (Csabai és Boda 2005a). 12 km/óra felett a repülés, legalábbis az új élőhelyre történő érkezés teljesen blokkolt. A 3.8A. ábra a szélesebesség blokkoló hatását mutatja be, amely adott nap második felére teljesen 'törölte' az egyébként az időszak miatt igen erősnek ígérkező diszperziós repülési aktivitást, ezzel együtt az esti aktivitási csúcs is teljesen elmaradt. Az 3.8B. ábra pedig egy nyári estén a szél késői elülése miatt egy elcsúsztatott esti repülési aktivitást mutat be: az adott időszakban általában tapasztalható 20–21 órai maximum helyett 21–22 óra közötti maximumot láthatunk.



3.8. ábra. A szélesebesség és a repülő egyedek számának alakulása az egyes mintavételi órákban A: 2000. május 12-én az összes egyedszám esetében, B: 2000. július 22-én a *Sigara lateralis* poloskafaj egyedszáma esetében. (Csabai és Boda 2005a nyomán)

Összegezve tehát, az időzítő szűrők három szintje határozza meg, hogy egy adott időpontban repülni akaró vagy kényszerülő egyedek milyen időszakokat használhatnak optimálisan a repülés sikerének, azaz az új élőhely megtalálási valószínűségének maximalizálása érdekében. A polarotaktikus detektálhatóság a nap állásszögén keresztül definiálja a főszabályt („reggel-délben-este”) és az elméletileg lehetséges napszakos mintázatokat. Ezekből a hőmérsékleti jellemzők meghatározzák, hogy melyek valósulhatnak meg az adott évszakban/időszakban, majd az, hogy ez egy adott napon valóban manifesztálódik-e, már az időjárási faktorokon, elsősorban a szél intenzitásán és az esetleges csapadékon múlik.

Természetesen még így sem minden faj és/vagy egyed használja az összes az adott napon elméletileg lehetséges időszakot. Hogy mely időszakokban kelnek szárnyra ténylegesen, az részben az egyes elemekre (hőmérséklet, szélesebség) nézve különböző tűréshatáraikból, másrészt belső fiziológiai állapotukból, szenzoros képességeikből és esetleg egyedi döntéseikből következik.

3.5.4. A Tájékozódási szűrők – Veszélyek út közben

A vízi szervezetek számára az élőhelyfoltok (vízterek) közötti diszperzió nem „csak” egy megtett utat jelent a megszokott közegükben, hanem a diszperziós repülés során a szárazföldi környezetbe lépve egy számukra idegen, lételemüktől eltérő közegben kell leküzdeniük a távolságot a kiindulási és az új élőhely között. Eközben számos veszély leselkedik rájuk, amely megghiúsíthatja a sikert vagy növelheti a szükséges ráfordítást. Ezek a hatások egymástól függetlenül, egymásra épülve vagy akár egymást erősítve is megjelenhetnek.

A megtett út során felléphetnek olyan hatások, amelyek bizonyos fokú mortalitáshoz vezethetnek. A nap különböző szakaszában predátorok lesnek a repülő rovarokra, ilyenek lehetnek a madarak a nappali vagy denevérek az alkonyati órákban (Fukui et al. 2006, Murakami et al. 2002, Recalde et al. 2021, Rydell et al. 1996, Straka et al. 2020). Szintén az egyed pusztulásához vezet, ha nem talál időben új élőhelyet és kiszárad, hiszen a repülés közben a test vízvesztése igen nagy lehet (Chown et al. 2011), ez főleg a meleg évszakokban lehet fokozott probléma (Pallarés et al. 2015, 2016, Strachan et al. 2015).

A mortalitás veszélye annál nagyobb, minél több időt kell a rovarnak a levegőben töltenie, célszerű a leggyorsabban felderíteni és a legrövidebb úton elérni az új vízteret, amihez minél hatékonyabb érzékelési és navigációs eszközökre van szüksége. Kifejezetten a vízibogarakról és vízipoloskákról áttekintő munka a tájékozódásukat (orientation és navigation) érintően (a polarizációlátást kivéve) nem született, de joggal feltételezhetjük, hogy a többi rovarhoz, de leginkább a bogarakhoz általánosságban hasonló képességekkel rendelkeznek és hasonló érzékeket alkalmaznak (de Jongh 2021). Általánosságban a rovarok tájékozódását segítő külső ingerként tartjuk számon az égbolt fényeit (szoláris iránytű, von Frisch 1950, fototaxis Scapini et al. 1993) és a visszavert poláros fényeket (polarizációlátás, Schwind 1991, **Horváth és Csabai 2014**), a vizuálisan érzékelt mozgás, legyen az saját mozgásból fakadó képváltozás, vagy valami mozgásának érzékelése (Srinivasan et al. 1999, Grob és el Jundi 2023, Junger és Varjú 1990), a szaglási-ízérzési jeleket, feromonokat, kairomonokat, allomonokat (pl. Dettner 2023, Cardé és Willis 2008, Montagné et al. 2021, bár ezek jelentős része leginkább a megérkezés pillanatában értékelődik csak fel), környezetet, tereptárgyakat, tájszerkezetet (pl.

Lin 2012, Hunter 2002, Foley and Holland 2010, Chapman et al. 2011a), a geomágneses és elektromágneses ingereket (Thill et al. 2024), vagy a szél irányát (pl. Müller és Wehner 2007). Tájékozódás közben előnyös, ha a rovar nem csak egy érzékre vagy ingerre hagyatkozik, hanem ezek kombinációját használja (de Jongh 2021). Ezek közül, bár mindegyiknek lehet relevanciája a vízirovarok esetében is, csak azokat tárgyaljuk részletesebben a későbbiekben, amelyek kapcsán van kifejezetten vízirovarok esetében is konkrét információ. Gyakorlatilag bármely olyan érzék és inger, amely segítheti a tájékozódásban a rovar, megváltozott körülmények között akár meg is zavarhatja a tájékozódását.

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. Ezzel szemben jól ismert és az előző fejezetekben ismertetett tény, hogy a vízirovarok mindegyike érzékeli a vízfelszínről visszaverődő vízszintesen poláros fényt (Horváth 2024), amely számára vizet jelent, és ehhez minden vízirovarcsoport igazoltan, erősen és egyértelműen vonzódik (**Horváth és Csabai 2014**). Ez a vonzódás a vízfelület sötétebb foltjaihoz, azon erősebb polarizációja miatt, még kifejezettebb, mint a fényesebb, napsütötte nyílt vízfelszínnekhez (Száz et al. 2023). Az, hogy milyen távolságból észlelhető egy vízfelszín az nagyban függ a tájszerkezettől, a szárazföldi növényborítástól, a víztér kiterjedésétől és természetesen felületének növényzettel borítottságától is. A tájszerkezet befolyásoló hatását Lundqvist és munkatársai (2002) is kimutatták, miszerint az urbánus területeken kevés taxon és azok is alacsony egyedszámban alkották a repülő közösséget. A mezőgazdasági területek és vizes élőhelyek egyvelegéből álló, vegetációjában is sokkal komplexebb szerkezetű tájon sokkal diverzebb volt a repülő egyedek együttese. Mint ők is jelzik, nem igazán lehet elválasztani ez esetben az élőhelyszerkezetet, a növényzeti komplexitást és a vízterek távolságát, véleményük szerint ezek együttese eredményezte a nagyobb fajgazdagságot. Nilsson és Svensson (1995) sokkal magasabb kolonizációs rátát talált a nyílt területeken lévő kistavak esetében, mint az erdővel borított területeken lévőekben, annak ellenére, hogy faunájuk a nyílt területeken lévőeknek bizonyult szegényesebbnek. Vagyis könnyebb rátalálni e vízterekre, de az érzékenyebb, árnyékolt kistavakat kedvelő fajok, ha ide is érkeznek, nem maradnak jelen a közösségben. Molnár és munkatársai (2011) a gyékény eltávolítás hatását vizsgálták a vízi bogarak levegőből történő kolonizációjára, amely során polarimetriai méréseket is végeztek, megállapítva, hogy a szinte teljes borítással jellemezhető állapothoz képest a gyékényes levágása, de a nyersedék helyben hagyása, a levágása majd a nyersedék eltávolítása ezzel nagyobb nyíltvízfelszínnek létrehozása ebben a sorrendben egyre növelte a víztér rovarok általi detektálhatóságának mértékét. Ugyanakkor ezzel nem ebben a sorrendben járt együtt a bevándorló és ott is maradó egyedek és fajok száma, amely a legmagasabb értékeket a levágott, de nem eltávolított gyékényes foltok esetében mutatta, ezzel is jelezve a jól ismert tényt, hogy a növényzet bizonyos fokú jelenléte e fajok számára egy olyan szükséges feltétel, ami kívánatosabbá teszi az élőhelyet a puszta nyíltvízi foltokkal szemben. Ugyanakkor az is világos, hogy a teljes emerz növényzetborítás megnehezíti a repülő, új élőhelyet kereső fajok számára az adott víztér megtalálását. De Szalai és Resh (2000) szintén az emerz növényzet eltávolítását vizsgálták a vízi makrogerinctelenek összetételére különböző borítási mértékű élőhelyfoltokat generálva. Ugyan a levegőből történő bevándorlást elkülönítve ők sem

vizsgálták, de nyilvánvaló, hogy a változások jelentős része, különösen a bogarak és poloskák esetében e folyamat eredménye. Mind a bogarak, mind a poloskák esetében negatív korrelációt mutattak ki az emerz növényzet borításával, amely legalább részben a vizek detektálhatóságának különbségeiből fakad. Mindez kiválóan beleillik abba a képbe, amit általánosítva a vízi makrogerinctelenek diszperziója és az élőhelyszerkezet vonatkozásában felrajzolhatunk a rendelkezésre álló irodalom alapján, azaz, hogy a tájszerkezet átjárhatósága, beleértve a szegélyvegetáció mennyiségét és jellegét, meghatározza az adott élőhely (re)kolonizációs potenciálját (Galic et al. 2013). Az élőhelyfragmentáció erősen megváltoztatja a gyengébb diszperziós képességekkel bíró egyedek/fajok kolonizáló sikerességét a tájban; minél fragmentáltabb egy élőhely, minél nagyobb távolságot kell a foltok között áthidalniuk, annál kevésbé lesznek eredményesek, miközben ez az erős diszperziós képességgel bíró fajokra szinte nem kimutatható hatású (Garcia-Ríos et al. 2022). Ebből az is következik, hogy ugyanaz a tájszerkezet másképpen hat az egyes fajokra a diszperziós képességeikben és az élőhelyigényeikben rejlő különbségeik miatt és mindez különböző mélységű genetikai elkülönüléshez is vezethet egy nagyon fragmentált élőhely esetében, ahogyan azt Phillipsen és munkatársai (2015) kiválóan bemutatták egy kiváló repülő csíkbogár, egy közepes röpképességű álkérés és egy röpképtelen vízipoloska példáján.

Mind a víztér észlelhetősége, mind a megteendő út szempontjából fontos tényező a kiindulási és a célterület közötti távolság. Végeztünk egy előzetes kísérletet (**Csabai és Boda 2005a**), amely ugyan csak kis, néhány százméteres térléptékben és néhány ismétlésben vizsgálta a repülő vízbogarak és poloskák távolságfüggő reakcióját, de kifejezetten érdekes eredményeket hozott. A kiindulási víztér szegélyétől 0, 30, 60, 90 és 120 méteres távolságban egyidejűleg de ismétlésenként változó random elrendezésben felkínált azonos méretű és minőségű élőhelyfolt modellek (9×3 m alapterületű fekete mezőgazdasági fóliák) esetében a távolság függvényében egyre csökkenő egyedszámot, ugyanakkor növekvő majd csökkenő fajszámot regisztráltunk. A „közeli (0 és 30)” és „távoli (60–120)” helyek között nagyon eltérő, ezeken belül viszont nagyon hasonló fajkészletet, valamint fajonként különböző reakciókat találtunk. A kísérlet pilot jellege és kis térléptéke miatt messzemenő következtetést nem tudunk levonni, de úgy tűnik az elérhető új élőhelyek távolsága, azok elérhető mennyisége és egymáshoz viszonyított helyzete jelentős hatással lehet a repülés során az új élőhely kiválasztásának folyamatára. Bogan és Boersma (2012) egy állandó és egy időszakos vízfolyás mentén vizsgálta távolság hatását a vízi gerinctelenek, dominánsan a bogarak és poloskák élőhelyválasztására a repülés során, ahol 5, 75 és 250 méterre a patakmedertől kínáltak fel 60L űrtartalmú táplálékkal és aljzattal gazdagított fekete műanyag tartályokat a kolonizáló állatoknak egy hathetes és egy kéthetes időszakban különböző mintavételi gyakoriságokkal. A távolság növekedésével mindkét helyen a fajszám és az egyedszám általános csökkenését figyelték meg, ugyanakkor bizonyos fajok esetében a távolabbi helyek voltak a gyakrabban választott foltok. A kéthetes kísérlet során választott távolság és a megjelenés gyakorisága és mennyisége alapján öt kategóriába sorolták a fajokat és kolonizációs mintázataikat: a „widespread common” (elterjedt gyakori), amelyek minden távolságnál, minden héten nagy egyedszámban megjelentek, a „widespread haphazard” (elterjedt rendszertelen), amelyek térbeli mintázat nélkül, minden távolságnál, de 5-50%-os gyakoriság között kolonizáltak, a „cue-limited” (jelzéshez kötött), amelyek valamilyen jelzés, inger hatására repültek, jelen esetben az esőzések megindulása után több mint két és félszeresére nőtt a számuk, a „range-

restricted” (területhű), amelyek nagy mennyiségben csak a legközelibb foltokat kolonizálták, és az „infrequent” (ritka), amelyeket csak néhány példányban regisztráltak (Bogan és Boersma 2012). McCauley és munkatársai (2009) a *Notonecta irrorata* Uhler, 1879 hanyattúszó poloska faj esetében sokkal nagyobb térléptéken, 18 darab, 1,9 méter átmérőjű, fél méter mély kádak kihelyezésével vizsgálták a repülő és kolonizáló egyedek abundanciájának alakulását. A kádakat úgy helyezték el, hogy azok különböző, maximálisan 1230 méteres távolságra helyezték el a legközelebbi szomszéd, illetve a legközelebbi természetes forrásélőhelyhez képest. Mind a legközelebbi szomszédhoz viszonyított, mind a populáció eredeti élőhelyétől mért távolságot alapul véve a legnagyobb kolonizáló egyedsűrűséget a közepes távolságokon (500–800 méter) mérték, míg a távolabbi és a közelebbi helyeken ez egyre kisebbnek adódott, azaz minél izoláltabb egy élőhely annál kevesebb kolonizáló egyed, ugyanakkor a kapcsolat nem monoton a távolsággal, a leginkább beágyazott, közeli élőhelyek a várttal ellentétben ugyanúgy kevesebb beérkező egyedszámmal lehetnek jellemezhetőek bizonyos fajok esetében, mint az izoláltak.

Ahogy a diszperziós hajlam és aktivitás, a repülés és a tájékozódás során alkalmazott egyedi vagy faji stratégia is nagyban függhet attól is, hogy egy adott egyed vagy faj mekkora út megtételére képes. Már említettük a 3.5.1. fejezetben a képesség kapcsán, hogy bizonyos morfológiai, egyedfejlődési és kondíciós jellemzők minimumfeltételként jelentkeznek, és ezek teljesülésén túl a morfológia önmagában már nem feltétlenül magyarázza a repülési aktivitást vagy mintázatot, ugyanakkor az tagadhatatlan, hogy a biomasszának, testméreteknek és a szárny morfológiájának továbbra is meghatározó szerepe van abban, hogy az adott faj repülési képessége és hatótávolsága milyen. A diszperziós képesség jellemzésére ezek proxyjait nem egyenkénti jellemzőként, hanem kombinációban alkalmazzák: leggyakoribb metrikák a szárnyterhelés (wing loading, a test biomassza / szárny területe) és a szárny méretaránya (wing aspect ratio, szárny hossza / szárny szélessége) (Angelo és Slansky 1984, Gibb et al. 2006, Arribas et al. 2012). Azok a fajok vagy egyedek, amelyek kisebb szárnyterheléssel rendelkeznek (ezek leginkább az evolúciós léptékben az áramló vizekhez képest sokkal kevésbé állandó környezetet biztosító állóvízi élőhelyek fajai) nagyobb röpképességgel és hatótávolsággal jellemezhetőek, amit általában elterjedési területük és kolonizációs potenciáljuk is igazol (Arribas et al. 2012). Az ilyen fajok számára nagyobb terület bejárható egyetlen repüléssel és valószínűleg némiképp kisebb a kockázata annak, hogy egy tájékozódási tévedés vagy váratlan környezeti hatás (pl. széllelés) végzetes kimenetelű legyen.

Érdemes figyelembe vennünk a vizek távolságán túl, hanem az elérhető víztér vagy vizek, vagy mozaikos élőhely esetén a foltok méretét, ami egyrészt befolyásolhatja annak észlelhetőségét, másrészt a méret már távolról információ lehet a rovar számára, hogy mennyiben felel meg az adott folt az élőhelyi igényeinek. Jól ismert, hogy – a többi vízi makrogerinctelenhez hasonlóan – a vízibogarak és poloskák legtöbb faja meghatározott élőhelyi preferenciával bír, sok faj esetében a szaporodási ciklus által meghatározott élőhelyváltás történik, azaz különböző időszakokban különböző élőhelyekre van szüksége (Gioria és Feehan 2023, Polhemus és Polhemus 2008, Brown 1951). Joggal feltételezhető, hogy amennyiben lehetőség van rá, az élőhelyváltás során azt a foltméretet fogják választani a rovarok, amely leginkább megfelel az adott időpontban az élőhelyigényeiknek. Resetarits és munkatársai (2019) vizsgálták első ízben célirányos terepi kísérletekben az élőhelyfolt méretének hatását a vízibogarak és vízipoloskák diszperziójára és kolonizációjára. Kísérleteikben a bogarak egyedszáma a kis foltmérettől a nagyobb felé csökkent, míg a

poloskák éppen a legnagyobb foltokat részesítették előnyben, ugyanakkor jelentős fajonkénti különbségeket is detektáltak. A bogarak között is voltak olyan fajok, amelyek a nagyobb foltokat preferálták, a döntések azonban fajon belül nagyrészt konzekvensnek tűntek. Mindezzel egybevágó megállapításokat tettek Scott és munkatársai (2021) is, szintén detektálva fajonként különbségeket a kis és nagy foltok preferálása terén. Ahogy Deacon és munkatársai (2023) szitakötők kapcsán rámutattak, a foltméret és a tájszerkezeti mátrix együttes hatása is befolyásolja a kolonizáció folyamatát. Egy pilot kísérletben mi is vizsgáltuk a foltméret hatását a vízibogarak és vízipoloskák repülése során történő élőhelyválasztására (**Csabai és Boda 2005a**), melyben egyidejűleg egy-egy 2×2, 5×2, 9×3 és 10×5 méter oldalhosszúságú élőhelyfoltot modellező fényes, fekete mezőgazdasági fóliákat kínáltunk fel a repülő vízirovaroknak, az ismételések között a foltok pozícióját véletlenszerűen változtatva. A legnagyobb faj és egyedszámot a 9×3 méteres folton tapasztaltuk, több mint kétszer annyi egyed és faj érkezett erre a foltra, mint az 5×2 vagy a 15×5 méteresre, amelyek nagyjából azonos értékeket adtak. A legkevesebb faj és egyed a 2×2 méteres foltra érkezett, jelezve, hogy ez már a legtöbb faj számára még nem megfelelő méretű élőhely. A 15×5 méteres folt esetében pedig visszaigazolódni látszik Resetarits és munkatársai (2019) megállapítása, hogy a „nagy” foltok már nem annyira vonzóak a bogarak számára.

A diszperzió során szintén fontos szempont lehet a vízterek háttérszíne, leginkább sötét vagy világos mivolta, azaz még helyesebben az aljzat színe, mint háttér által meghatározott kép a víztérről, amit a rovar érzékelhet. Williams és munkatársai (2007) kísérletesen vizsgálták a különböző sötét és világos tónusú kísérleti tartályokat kolonizáló vízi szervezeteket. A legtöbb rovar esetében azt tapasztalták, hogy a sötét foltokat részesítették előnyben a világosakkal szemben, de például pont a vízibogarak esetében ezzel ellentétes fajszintű reakciókat is is találtak. Részben a jelenség magyarázatául szolgálhat Száz és munkatársainak (2023) polarimetriás mérések alapján tett megállapítása, miszerint a víztér árnyékolt vagy valamilyen egyéb okból sötétebb foltjai a polarotaktikus érzékelhetőség oldaláról vonzóbbak a rovarok számára, mint a fényes vízfelszínek.

Több szerző is említette a szél befolyásoló hatását a vízibogarak és poloskák repülési aktivitására (pl. Weigelhofer et al. 1992, Landin és Stark 1973), többiek között mi is (**Boda és Csabai 2005b**), de azon túl, hogy bizonyos szélesebesség felett erős negatív korreláció van a repülő egyedek számával és a repülés egy határérték felett a repülés megszűnik, valamint, hogy bizonyos poloskafajok nem ritkán – bár nem egyértelmű, hogy szándékosan-e – nagyon nagy magasságokba (>200m) is felrepülnek, ezáltal kihasználva a szélben rejlő potenciált nagy távolságok megtételéhez (Reynolds et al. 2013), további információ nem igazán áll rendelkezésre arról, hogy milyen további hatásokkal kell számolnia a szél kapcsán egy vízirovarnak, ha szárnyra kel. Minden bizonnyal ez az egyik leggyakoribb és leginkább veszélyeztető tényező lehet, hiszen a kis rovartest elsodrásához, eredeti irányától eltérítéséhez nem szükséges viharos erejű szél. Konkrétan vízibogarak és poloskák kapcsán ugyan nem született arra vonatkozó kutatás, hogy a diszperziós repülés közben milyen módon képesek kihasználni a szelet vagy kompenzálni annak eltérítő hatását, de nagy irodalma van a témának a szárazföldi rovarok (pl. Srygley et al. 1996, Srygley és Oliviera 2001, Riley et al. 2003, Chapman et al. 2011a, Menz et al. 2022), a szúnyogok (pl. Service 1997, Huestis et al. 2019) és a migráló szitakötők (pl. Srygley 2003, Ranjan et al. 2023) terén, amiből képek kaphatunk a kihívásokról és megoldásokról. Chapman és munkatársai (2011b) kiváló összegzését nyújtják a

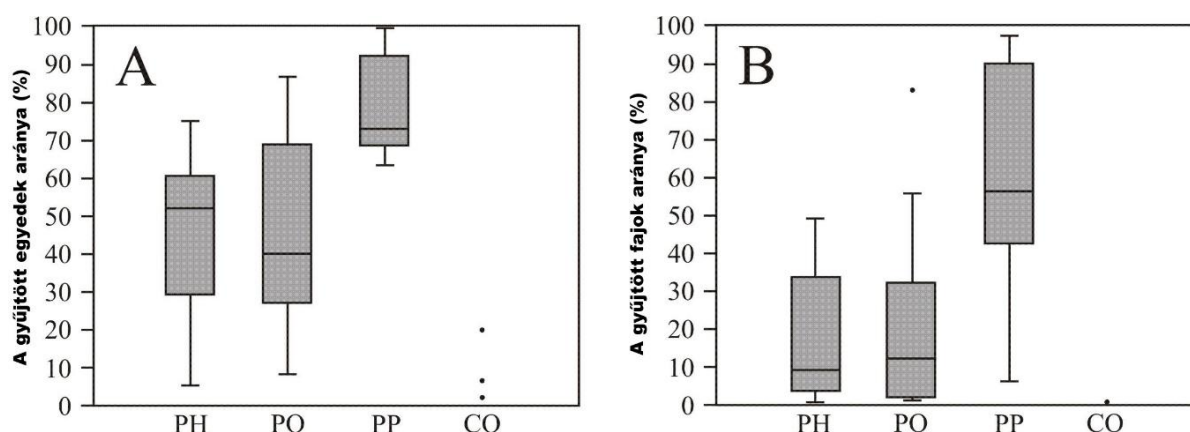
rovarok által használt kompenzációs mechanizmusoknak, ebből valószínűsíthető, hogy a vízbogarak és poloskák a részleges vagy a teljes kompenzációt valósítják meg repülésük során.

Az ökológiai fényszennyezés (ecological light pollution, ELP) magába foglalja az összes olyan emberi tevékenységből eredő megnövekedett fényrészecske koncentrációt (fényszennyezést) amely megbontja az élőlények által érzékelt természetes fény és sötét mintázatot (Longcore és Rich 2004). E mesterséges fények fajonként különböző mértékben vonzzák vagy taszítják az élőlényeket (fototaxis, Fabian et al. 2024), ami jelentősen megváltoztathatja a viselkedésüket. Ez hatással lehet a táplálékkeresési, szaporodási, utódgondozási tevékenységükre, a tájékozódásukra, átalakíthatja a táplálkozási és kompetíciós viszonyokat és jelentősen kihat a közösségek szerkezetére (Longcore and Rich 2004, Sanders et al. 2021). A fény vonzó (vagy taszító) hatására kialakuló mozgást, a fototaxist, elsorban a mesterséges fény intenzitása és színe váltja ki, azonban van más olyan jellemzője is a fénynek, amit az élőlények képesek érzékelni és felhasználnak bizonyos folyamataik és tevékenységük során, ez pedig a fény polarizáltsága (polarizáció foka és iránya, Marshall és Chronin 2011, **Horváth és Csabai 2014**). A mesterséges felületekről visszavert polarizált fény is megzavarhat élőlényeket, hiszen ugyanúgy felborítja a természetes visszavert fény mintázatot a környezetben, ami kihat az ezt a mintázatot érzékelő és a benne rejlő információt különböző tevékenységeik során felhasználó élőlényekre. Ez alapján Horváth és munkatársai (2009) javasolták egy új típusú ökológiai fényszennyezés, a poláros fényszennyezés (polarized light pollution, PLP) fogalmának bevezetését, amely magába foglal minden olyan fényt, amely lineáris polarizáción ment keresztül azáltal, hogy visszaverődött bármilyen ember alkotta tárgyról vagy a légkörben vagy a vízburokban természetellenes időpontokban vagy helyeken szóródik. A hagyományos fényszennyezéssel ellentétben, ami bár nem kizárólagosan, de leginkább éjjel érezteti hatását, a poláros fényszennyezés nappal is ugyanúgy aktív, hiszen bármely természetes vagy mesterséges fény visszaverődését magába foglalja a mesterséges felületekről. Korábban már említettük, hogy a bármely felületről visszaverődő vízszintesen poláros fény a vízirovarok számára egyet jelent a vízfelszínekkel, hiszen a természetes tájban gyakorlatilag a vízfelszín az egyetlen felületek, amelyek visszavert fényt ilyen irányban polarizálják (Horváth 2024). A poláros fény korábban mindig megbízható vízfelületi jelzés volt, mivel a mesterséges felületek megjelenése előtt minden polarizáló felület valóban víz volt. Ennek eredményeként ez az észlelési mechanizmus evolúciósan rögzült a vízirovarokban. Az emberiség azonban számos a fényt hasonló módon visszaverő anyagot gyártott és ilyen felületekkel tarkította a környezetét mind a városi, mint az agrártájakon, de még az átalakító tevékenysége által kevésbé érintett természeti területeken is. Ráadásul e felületek képesek a fény akár 90-100%-át polarizálni, miközben a vízfelületek 30-80%-ot, így kvázi szupernormális ingerként működnek (Horváth és Varjú 1997, Horváth et al. 2009). Ilyen felületek például a mezőgazdaságban használt sötét, fényes, műanyag fóliák (Bernáth et al. 2001), az aszfaltutak (Kriska et al. 1998), a sötét színű autók bizonyos karosszériaelemei (**Kriska et al. 2006a**), a vízparti épületek függőleges üvegfelületei (Kriska et al. 2008), a sírkövek (Horváth et al. 2007), a napelemek (Horváth et al. 2010), vagy részben akár a leégetett tarlók (**Kriska et al. 2006b**). Mind a fényszennyezés különböző formái a fototaxison keresztül, mind a mesterséges polarizáló felületek a polarotaxison keresztül – mint ahogy azt az előzőekben citált közlemények kimerítően bemutatják – óriási egyedszámban tudják becsapni a szárnyra kelő, új élőhelyeket és vízfelületeket kereső rovarokat, amelyek e fényforráshoz vagy felületekhez

vonzódva, azok nagyon erős jelétől képesek elszabadulni és ott legnagyobb részben elpusztulnak, azaz e fényforrások és polarizáló felületek ökológiai csapdaként működnek (Horváth és Kriska 2008, Robertson et al. 2017).

Egy terepi kísérletünkben a két eltérítő hatás (a pozitív fototaxist kiváltó fényforrás és a pozitív polarotaxist kiváltó polarizáló felületek) interakciójának hatását vizsgáltuk a vízibogarak és a vízipoloskák repülési intenzitására (**Boda et al. 2014**). Hipotézisünk szerint a két, önmagában is erős és káros hatás együttesen még hatékonyabban csapdázza az új élőhelyet kereső rovarokat. A 3.2. fejezetben részletesen ismertetett kísérleti elrendezésben négyféle kombinációját kínáltuk fel a két hatásnak (csak fototaxis, csak polarotaxis, mindkettő, egyik sem). A kísérlet három órányi időtartama alatt a kontrol felületen mindössze 7 faj 13 egyedét fogtuk, a csak fototaxist kiváltó kezelés 49 faj 7922 egyedét, a csak a polarotaxist kiváltó kezelés szintén 49 faj 8510 egyedét eredményezte, míg a két kezelés kombinációja, a fototaxis és polarotaxis kiváltására egyidejűleg alkalmas beállítás 72 faj 29.682 egyedet vonzott ugyanannyi idő alatt. Az egyes kezeléseken fogott faj és egyedszamarányokat a kísérlet során a 3.9. ábra mutatja be: A rovarok mintegy 65%-a érkezett a kombinált hatásra, míg az egyenkénti hatások a 17% és 18%-át fedték le fogásnak.

A két hatás interakciója több mint háromszor annyi vízirovart vonzott, mint az önálló hatások, ami valószínűleg azzal a nem túl öröndetes ténnyel áll összefüggésben, hogy a polarizáció „csak” akkor hatásos, ha a rovar olyan közel kerül a polarizáló felülethez, hogy arra „rálát”, és érzékelni tudja a hamis jelet. A fényforrások azonban ezt a csalogatási és egyben fogási rádiust nagyságrendekkel nagyobb területre képesek kiterjeszteni, hiszen a fényforrások az éjszakában sokkal messzebből észlelhetők, és ezt csak még inkább fokozza, hogy általában a magasan a talajszint felett üzemelnek. A két hatás kombinációja sokkal gyakoribb, mint amit elsőre feltételeznék, hiszen az ember által életvitelszerűen használt helyeken gyakorlatilag mindenhol megvilágítjuk a polarizáló felületeket, gondoljunk csak az utakra, bejárókra, fal és üveg felületekre, partmenti sétányokra. Ezek esetében a lámpafények a távoli vizezerekről felszálló rovarokat is odavonzzák, és a poláros felületek csapdaként működve minden este rovarok ezreinek pusztulását okozzák.



3.9. ábra. Az egyedek (A) és fajok (B) aránya a fototaxis és a polarotaxis interakcióját vizsgáló terepi kísérlet során az egyes kísérleti beállítások között. PH: megvilágított, matt vászon, ami csak a fototaxist váltotta ki; PO: nem megvilágított fekete fényes mezőgazdasági fólia, ami a csak a polarotaxist váltotta ki; PP: megvilágított, fekete, fényes mezőgazdasági fólia, ami mind a fototaxist, mind a polarotaxist kiváltotta; CO: megvilágítatlan, matt vászon, ami egyik mozgásformát sem váltotta ki. A doboz az interkvartilis tartományt, a vonal a mediánt, a pontok a kiugró értékeket, a bajuszok az átlag hibáját (SE) jelölik. (**Boda et al. 2014** nyomán)

Összegezve az orientációs szűrők szerepét, e segítő és egyben akár gátló és megzavaró hatások együttese fogja eldönteni azt, hogy mely egyedek és fajok képesek lokalizálni az elérhető távolságon belül lévő új, az igényeiknek megfelelő méretű élőhelyeket és eljutni odáig, dacolva a kiszáradás és a ragadozók, vagy éppen a szél általi elsodródás veszélyével, érzékelve a tájszerkezet és a táj áteresztőképességétől függően a vízfelszín polarizációs mintázatát, lehetőleg nem megtévesztve egy mesterséges felület által keltett ingerrel és nem felülírva mindezt a fények vonzó hatásával. Ezek a szűrők egymással összekapcsolódva, együttesen fogják meghatározni a már levegőben lévő közül az egyes foltokat kolonizálni képes egyedek összességét, és későbbiekben a kolonizációs szűrőkkel együtt meghatározni az új élőhely közösségének összetételét.

3.5.5. A Kolonizációs szűrők – Megérkeztünk. Maradunk?

A mátrixon sikerrel átrepülő, az új élőhelyként megcélzott vízteret elérő vízibogár és vízipoloska számára már csak egy kérdés maradt. Az az élőhely, ahová eljutott, megfelelő-e a számára, kínálja-e azokat a feltételeket, amelyek reményében elindult (pl. sikeres szaporodás, több táplálék, kevesebb ragadozó, kisebb zsúfoltság, életben maradás, stb). Ha igen, akkor elkezdődik a beilleszkedése, ha nem, akkor előbb vagy utóbb továbbáll. Mindezek eldöntése a kolonizációs szűrők segítségével történik. Tulajdonképpen e szűrők magukban foglalják a környezeti szűrők [v.ö. landscape filters (Poff 1997), environmental filtering (Leibold et al. 2004, Cotteine 2005, Ruhí et al. 2014)] hatásait, azaz minden élőhely aktuális közösségében csak azok az élőlények létezhetnek, amelyek átjutnak e szűrőrendszeren, rendelkeznek az ehhez szükséges jellegekkel, azaz az élőhely minden jellemzője legalább elfogadható számukra. Bár ez elvileg minden hatást magába foglalhat, nagyon nagyra, szinte végtelenre emelve a maradást eldöntő elemek számát, ezek közül csak azok lesznek meghatározók, amelyek az adott tényezőre vonatkozó alsó vagy felső tűréshatárt megközelítik. Elvileg a környezeti szűrés magába foglalhatja az a biotikus és abiotikus tényezőket is, de több esetben ezeket elkülönítve tárgyalják, felbontva abiotikus környezeti (environment filters) és biotikus interakciók (species interaction filters) komponensekre (pl. Brown et al. 2011). A környezeti rész jól ismert és nagyon széleskörű irodalma van, ezért ehelyütt most az utóbbira, a biotikus interakciókra említünk néhány példát, amelyek hatását a beilleszkedésre kifejezetten vízibogarak és vízipoloskák esetében vizsgálták. A mezokozmosz kísérletekre alapozó kolonizációt vizsgáló tanulmányok jelentős része, amellet, hogy értékes információt szolgáltat számunkra arról, hogy mi alapján választanak az élőlények kolonizálásra alkalmas vízteret (tájékozódási szűrők), egyben – kellő időtávot felölelő vizsgálat esetén – informálhat arról is, hogy a felkeresett víztér mennyire bizonyult alkalmasnak a rovar számára. A legtöbb kolonizációval kapcsolatos mezokozmosz kísérlet ilyen célkitűzésű és egy-egy ilyen hatás felderítésére épített kísérleti elrendezésen alapul.

A ragadozók jelenléte talán a legeggyértelműbb hatás, ami azt eredményezi, hogy a beérkező egyedek, vizuálisan vagy kémiai ingerek alapján szembesülve a ragadozó jelenlétével, elhagyják az élőhelyet (Åbjörnsson et al. 1997, 2002, Resetarits 2001, Binckley and Resetarits 2005, Brodin et al. 2006). Šigutová és munkatársai (2022) nem a beérkező, hanem a ragadozó jelenlétére utaló vizuális és kémiai ingerek hatására eltávozó (élőhelyet váltó) egyedek számát vizsgálták, miszerint a ragadozó halak jelenléte magasabb kirepülési hajlandóságot és több

eltávozó egyedet jelent, ugyanakkor jelentős fajonkénti időzírtési különbségeket is azonosítottak. Resetarits (2008) igazolta elsőként, hogy a legtöbb faj egy több foltból álló rendszerben nemcsak a ragadozó által benépesített konkrét foltot, hanem a közelében lévő foltokat is jobban elkerüli (elhagyja), a távolság növekedésével pedig nő a beilleszkedő egyedek száma is. Resetarits és Binckley (2009) az egy sokkal bonyolultabb struktúrában megismételték az előző kísérletet és ismét igazolták, hogy nem csak a ragadozót, hanem annak közelségét, a ragadozó nélküli, de ragadozóhoz közeli foltot is elkerülik, vagyis nemcsak az adott folt sajátosságai, hanem a közelében lévő foltok jellemzői is fontosak. Trekels és Vanschoenwinkel (2017) szerint a ragadozó tényleges jelenlétére azonnal reagálnak az egyedek egy újonnan kialakult rendszerben, de ha csak a veszélye (kémiai jele) adott, akkor csak hetekkel később indult csökkenésnek a beilleszkedő egyedek száma. Resetarits és Binckley (2013, 2014) bemutatta, hogy az is befolyásolja a beilleszkedő egyedek számát, hogy mennyi a ragadozóval valóban fertőzött folt a területen és azok milyen eloszlásban vannak jelen a rendszerben. Kraus és Vonesh (2010) szerint a területen már jelenlévő makrogerinctelen közösség mennyisége és összetétele képes valamilyen szinten mediálni a ragadozó elkerülésének mértékét, míg Amoroso és Chalcraft szerint (2015) a korábban érkező kolonizálók és a kolonizáció lezajlásának időtartama is befolyásolja a későbbi beilleszkedési folyamatot. Nem csak a ragadozó jelenléte befolyásolja a vízibogarak beilleszkedését, hanem a ragadozó vízibogarak számára rendelkezésre álló táplálék mennyisége is befolyásolja, hogy mennyi ragadozó bogár fog az érkezők közül beilleszkedni, míg a növényevő csiborokra ez nincs igazolható hatással (Pintar és Resetarits 2017a). Pintar és Resetarits (2017b) szerint kiemelten fontos a foltminőség (rejtőzés és táplálék), amelyet kísérletükben különböző avartípusok hozzáadásával modelleztek, és a bogarak sokkal nagyobb mennyiségben kolonizálták és illeszkedtek be a jó minőségű foltokban. További kísérletekkel (Pintar és Resetarits 2017c) azt is igazolták, konzisztens eredményeket kapva minden gyakori faj esetében, hogy a komplex rendszerek esetében a jó minőségű foltok mellett azokat is gyakrabban kolonizálták a bogarak és poloskák, amelyek közel helyezkedtek el a jó minőségű foltokhoz. Pintar és munkatársai (2018) az eddigi megállapításokat kombinálva a ragadozó és a forrás különböző mennyiségű kombinációját tesztelték, megállapítva, hogy a ragadozó hatása alapvetően felülírja a forrás elérhetőségét, de fajonként eltérő reakciót tapasztaltak és néhány esetben azonos ragadozó abundanciák esetén a forrás nagyobb mennyisége magasabb kolonizáló egyedet vonz és tart ott.

Mint láttuk a kolonizáló szűrők rendszere hatások és erre adott válaszok nagyon bonyolult hálózatából áll, de mindegyik eredője az, hogy miután már a repülés közben a méret, a növényborítás és a sötéttonus alapján előzetesen szelektáltak, az adott víztérbe beérkező egyedek érzékelik az új élőhely jellemzőit és ez alapján dől el, hogy megfelelő-e számukra és beilleszkednek-e, avagy sem.

3.6. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek

Az előző, egymásra épülő fejezetekben részletesen bemutattuk a vízibogarak és vízipoloskák évszakos és napszakos repülési aktivitását, meghatároztuk és kategorizáltuk a fajokra jellemző évszakos és az egyes évszakokban megjelenő napszakos repülési mintázatokat, majd egy egységes keretrendszerbe foglalva, a repülés teljes folyamatán végigvezetve, a képesség és a készítés létrejöttétől a tényleges élőhelyváltást eredményező repülési

folyamaton át a megérkezésig és beilleszkedésig különböző szűrőrendszerek egymásutánosságán értelmezve bemutattuk a diszperziós repülésre ható abiotikus és biotikus tényezőket.

A repülési mintázatok megismerésére általunk használt módszer, bár igen munkaigényes, de az eddig alkalmazottakhoz képest sokkal kevésbé elfogult és torzítatlan becslését teszi lehetővé a repülő/kolonizáló rovar együttesek mennyiségének és fajösszetételének, mindezzel elősegítve a közösségek dinamikájának minél teljesebb megértését. A befolyásoló tényezők keretrendszerbe foglalása segítheti az elméleti modellek pontosítását, teljesebbé tételét, ami a gyakorlatban pontosabb előrejelzéseket, hatékonyabb természetvédelmi és élőhelykezelési tervezést vagy beavatkozásokat eredményezhet. A befolyásoló tényezők jelentős része antropogén eredetű hatás, aminek pontosabb ismerete, a hatásmechanizmus és a konkrét károkozás mértékének feltárása segítheti olyan megoldások kidolgozását, amivel csökkenthető a negatív hatás és legalább mérsékelhető az ökológiai csapdaként fellépő jelenségek gyakorisága és intenzitása, ezáltal érdemben csökkenthető azok pusztító hatása.

4. Életmenet – a Balkáni hegyiszitakötő életmenetének, igényeinek és túlélési stratégiáinak feltárása

„The more you know about a species, the more you understand about how better to help protect them.”

- Alan Clark -

Az értekezés e fejezete főképp a következő közleményeken alapul:

Boda R, Bereczki C, Pernecker B, Mauchart P, **Csabai Z** 2015a: Life history and multiscale habitat preferences of the red-listed Balkan Goldenring, *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 (Insecta, Odonata), in South-Hungarian headwaters: does the species have mesohabitat-mediated microdistribution? *Hydrobiologia* 760: 121–132, DOI: [10.1007/s10750-015-2317-y](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2317-y)

Boda R, Bereczki C, Ortmann-Ajkai A, Mauchart P, Pernecker B, **Csabai Z** 2015b: Emergence behaviour of the red listed Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) in Hungarian upstreams: vegetation structure affects the last steps of the larvae. *Journal of Insect Conservation* 19(3): 547–557, DOI: [10.1007/s10841-015-9776-3](https://doi.org/10.1007/s10841-015-9776-3)

Pernecker B, Mauchart P, **Csabai Z** 2020: What to do if streams go dry? Behaviour of Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros*, Odonata) larvae in a simulated drought experiment in SW Hungary. *Ecological Entomology* 45(6): 1457–1465, DOI: [10.1111/een.12931](https://doi.org/10.1111/een.12931)

E fejezet szakmai tartalma két általam vezetett PhD hallgató doktori disszertációjának is részét képezte:

Boda, R. 2015: A kétcsíkos hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) életciklusának vizsgálata hegyvidéki vízfolyásokban: lárvális fejlődés, élőhelypreferencia és kirepülési viselkedés. PhD értekezés, Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola, Pécsi Tudományegyetem

Pernecker, B. 2025: Patak az alagsorban - természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű fajokkal végzett ökológiai kísérletek. PhD értekezés, Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola, Pécsi Tudományegyetem

4.1 Bevezetés

Az alfejezet tárgyát képező balkáni hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) testhossz (akár 96 mm) és szárnyfesztávolság (akár 115 mm) tekintetében is Európa legnagyobb szitakötőfajának tekinthető (Askew 2004). A mintegy 50 fajt tömörítő, nagyrészt holarktikus elterjedésű Cordulegastridae családon belül a faj a *boltonii* fajcsoport egyik jellegzetes, balkáni elterjedésközpontú, de Kelet-Közép-Európában is jelentős populációkkal bíró tagja (Schneider et al. 2021, 2024). Jelenleg Ausztria (első ellenőrizhető közlés ezen a néven: Theischinger 1979), Albánia (Murányi 2007), Bosznia-Hercegovina (Sućeska és Karačić 2011), Bulgária (Beutler 1987), Horvátország (Theischinger 1979), Csehország (Staufer és Holuša 2010), Görögország (Theischinger 1979), Magyarország (Ambrus et al. 1992a), Olaszország (Bedjanič és Šalamun 2003), Macedonia (Adamović et al. 1992), Montenegró (De Knijf et al. 2013), Románia (Beutler 1988), Szerbia (Adamović et al. 1992), Szlovákia (Blaškovič et al. 2003), Szlovénia (Bedjanič 1994) és Ukrajna (Bernard és Daraž 2015) területéről ismerjük (4.1. ábra). Hazai előfordulása (v.ö. Ambrus et al. 2018) tekintetében legtöbb lelőhelyét és legerősebb populációit a Mecsekben és a Zselicben (Ambrus et al. 1992b, 1996b, **Boda et al. 2011**, Borsos 2021, Bozóki et al. 2022, Csordás et al. 2009, Kovács et al. 2004, Müller et al. 2006, **Szivák et al. 2010a** és Szita 2021, Tóth 2004, 2006a, 2006b, 2009b, 2010, 2011), valamint az Őrségben, a Soproni- és Kőszegi-hegységekben (Ambrus et al. 1992a, 1992b, 1995b, 1996a, 1998, Kovács és Ambrus 2002, 2010, Kovács et al. 2006, Müller et al. 2006, Rozner et al. 2010, Tóth et al. 2011, Gerencsér 2013, Szita 2021) találjuk, de ismerjük előfordulásait a Bakonyból

(Rozner et al. 2012), és egy kvázi publikálatlan, de ellenőrzött előfordulása van egy közösségi adatgyűjtő oldalon az Aggteleki-Karsztról is (Káldi, J. 2022, <https://www.izetlabuak.hu/>), ami a szlovákiai elterjedését tekintve egyáltalán nem meglepő (Buczyński et al. 2020).



4.1. ábra. A balkáni hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros*) ismert elterjedési területe (narancssárga színel jelölve). (Pernecker 2025 nyomán)

Magyarországról a munkánk megkezdése előtt csak a fenti publikációkban felsorolt faunisztikai adatok voltak elérhetők, a faj tér- és időbeli mennyiségi előfordulási jellemzői, annak dinamikája, a faj életciklusa, kibújási viselkedése hazai viszonylatban csak e cikkekben elszórtan megtalálható, egyedi megfigyeléseken alapuló megjegyzésekből volt némiképp sejthető. Hazai populációkon végzett, részletesen megtervezett ökológiai jellegű vizsgálatokról korábban még senki sem publikált, de relatíve szűk elterjedéséből fakadóan európai kitekintésben sem állunk sokkal jobban. Lang és munkatársai (2001) szerint feltehetően a génusz korábban tárgyalt taxonómiai problémáinak is a következménye, hogy nemzetközi viszonylatban is gyakorlatilag csak az ő tanulmányuk az első, ami a balkáni hegyiszitakötő ökológiai igényeinek, életciklusának és mennyiségi előfordulási viszonyainak feltárásával, az előfordulását befolyásoló tényezők szerepének megértésével foglalkozik. Ugyanakkor más, szélesebb elterjedésű *Cordulegaster* fajok esetén több ökológiai témájú publikáció is készült (Ferreras-Romero és Corbet 1999, Lang et al. 2001, Liebelt et al. 2011, Marczak et al. 2006, Tennessen 2004, van Pelt 1996, Weihrauch 2003), amik támpontot adhatnak a *C. heros* vizsgálatához is.

Mindezek alapján tudjuk, hogy a hegyiszitakötők az egyik leghosszabb lárvális fejlődési idővel jellemezhető szitakötő család: a földrajzi szélesség és a tengerszint feletti magasság függvényében Európában a lárvális fejlődésük 2–5 évig tart (Ferreras-Romero és Corbet 1999).

Tóth (2010) megjegyzése szerint a *C. heros* lárvális fejlődése Magyarországon feltehetően 4–5 évig tart, melyhez Csordás és munkatársai (2009) szerint állandó vízborítás, gazdag makrogerinctelen fauna és magas oldott oxigén tartalom szükséges, ugyanakkor ezeket a megállapításokat konkrét vizsgálatokkal nem igazolták. A korábbi információk alapján hazai élőhelyein a faj többnyire alacsony egyedszámban fordul elő, de a jelentősebb mecseki és nyugat-magyarországi élőhelyein nagyobb egyedsűrűség is tapasztalható (Tóth 2010, Szita 2021). A *Cordulegaster* fajok tipikusan hegy- és dombvidéki patakokban, azok felső szakaszain élnek; előnyben részesítik az erdővel borított, árnyékolt, elsősorban köves-kavicsos mederanyagú szakaszokat, ahol az aljzatot jelentősebb mennyiségű finom homok és szerves törmelék is borítja, a víz sekély és lassan áramló medencés szakaszok is megtalálhatók (Bedjanič és Šalamun 2003, Marczak et al. 2006). A lárvák hatékony, ásó típusú, 'sit and wait' stratégiát követő, legtöbbször csúcsragadozó szerepet betöltő ragadozók (Corbet 1999). Marczak és munkatársai (2006) *C. dorsalis* (Hagen in Selys, 1858) lárvák mikroélőhely preferenciáját vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy a kis méretű, korai lárvastádiumú lárvák a nagyobb arányú finom szemcsés üledékkel és magas szervesanyag tartalommal jellemezhető élőhelyfoltokban voltak gyakoriak, míg a nagyobb méretű, idősebb lárvák a kevesebb homok frakciót tartalmazó, nagyrészt sóderes-kavicsos, nagyobb kövek által változtatossá tett foltokban éltek. Lang és munkatársai (2001) hasonló megállapításra jutottak a *C. heros* esetében is, ugyanakkor az egy vízrendszerben élő *C. bidentata* és *C. heros* lárvák mikro- és longitudinális eloszlási mintázataiban is találtak eltéréseket: a *C. heros* a vízfolyások felsőbb, durvább szemcseméretű üledékkel borított, másodrendű szakaszait preferálta, ezzel szemben a *C. bidentata* a finomabb szemcseméretű üledéktípusokat részesítette előnyben.

Egyedi imágó adatok összesítése alapján a *C. heros* repülése a Mecsekben május közepétől augusztus közepéig tart, a kirepülés maximuma nagyjából június vége és július közepe között lehet (Tóth 2010), de részletes vizsgálat híján megfelelően definiált kibújási időszakok a vizsgálataink előtt még nem lettek megadva hazánkra vonatkozóan. A *C. heros* kirepülést megelőző viselkedéséről is csak nagyon kevés, egy-egy megfigyelésen alapuló információt közöltek, azonban más *Cordulegaster* fajokról részletesebb vizsgálatok eredményei állnak rendelkezésre. Tóth (2006b) megfigyelte, hogy a Zselicben a kirepülési aljzatot kereső lárva a víztől nem távolodott el messzire (maximum 2 méter), rendszerint a vízfolyást szegélyező fatörzseken, 2 méternél alacsonyabb magasságon történt meg a bújás. *C. bidentata* és *C. boltonii* fajok németországi populációiban végzett megfigyelések alapján a fajok lárvái sem távolodnak el 1-2 méternél távolabbra a víztől, de az egyedi variabilitás igen nagy, mind a vízszintes (420–1000cm) mind a függőleges (350–600cm) távolságok esetében (Gerken és Sternberg 1999, Weihrauch 2003, Liebelt et al. 2011). A kirepülési viselkedés valószínűleg nagymértékben eltérhet a különböző földrajzi régiókban és különböző környezeti körülmények között. Még kevesebb információ áll rendelkezésünkre kirepülési aljzat kiválasztásáról, mindössze Tóth (2006b, 2010) munkáiban találunk említést, miszerint a *C. heros* esetében a kibújás a partmenti fák törzsét aljzatként használva történt.

Saját vizsgálataink (2011-) óta, részben az ezekből megjelent közlemények (Boda et al. 2015a, 2015b, Perneckner et al. 2020) által inspirálva, több a faj életmenetével és kirepülésével foglalkozó közlemény is született. Balázs és munkatársai (2020) felmérték a faj imágóinak napszakos repülési aktivitását egy szlovákiai populációban, meghatározva a legaktívabb időszakokat. Šalamun (2016), tudomásunk szerint elsőfajú közleményként azóta sem publikált

diplomamunkájában, összefoglalva az addigi ismereteket, igen nagy számú, majd 1000 előfordulási adatot elemezve arra a következtetésre jutott, hogy a faj Szlovéniában is az alsóbb térszíneken jellemző, 500–700 méteres tengerszint feletti magasságig hatol, és téridőbeli előfordulási dinamikáját elsősorban a kiszáradás, a partfalak meredeksége és az erdőborítás megléte határozza meg. A kirepülés idejeként a május közepétől augusztus elejéig tartó időszakot jelölte meg. Holuša és Holušová (2022) Csehországban 10 élőhelyen mérte fel a faj élőhelypreferenciáját elsősorban az üledék szemcseösszetételére koncentrálva, valamint a kirepülési időszakot és a lárvák által a kirepülési helyig megtett távolságot is vizsgálták. Mindkét esetben a Magyarországon tapasztaltakkal konzisztens eredményekre jutottak. Holuša és munkatársai (2023) a természetközeli erdőgazdálkodási gyakorlat hatását vizsgálták a Csehországi perempopulációk dinamikájára, megállapítva, hogy negatív hatások a faj fejlődésére pusztán az erdészeti utak mentén és közelében tapasztalhatók a finom talajszemcsék nagyobb mértékű bemosódása következtében.

A klímaváltozás, a csapadék időbeli eloszlásának megváltozása, a talajvízszint csökkenése és a növekvő vízkivétel eredőjeként napjainkban egyre több, korábban állandó vízforgalmú, folyamatos vízborítású vízfolyás vízjárása változik meg drasztikusan (Datry et al. 2014, 2017, Larned et al. 2010, Leigh et al. 2016, Messenger et al. 2021, **Mimeau et al. 2025, Tramblay 2021**). Korábban nem látott villámárvizek és egyre gyakrabban jelentkező és egyre hosszabb ideig tartó kiszáradások állítják soha nem látott kihívások elé a pataklakó élővilágot (Datry 2012, Leigh és Datry 2017), különösen a vízrendszerek felső, hegy és dombvidéki szakaszain, az újonnan kiszáradó szakaszokon nagyon hamar a kiszáradás válik a fő közösségsszervező erővé (**Bozóki et al. 2024**, Crabot et al. 2021, Řezníčková et al. 2007). A vízi makrogerinctelenek a kiszáradás átvészelésére többféle stratégiát alkalmazhatnak és számos jellegük játszik ebben szerepet (Bogan et al. 2017, Bonada et al. 2017, **Sarremejane et al. 2020**, Stubbington et al. 2017). A stratégia lehet a helyben átvészelés valamilyen módja (rezisztens stratégiák: pl. nyugalmi állapot, beásás, kiszáradástűrő peték), vagy az élőhely elhagyása egy időre, majd visszatelepülés (reziliens stratégiák: pl. gyors fejlődés és kibújás, diszperzió különféle módjai, leginkább a levegőben történő terjedés). Az olyan fajok számára, amelyek hosszabb fejlődési idővel és adott fejlődési állapotukban korlátozott diszperziós képességgel bírnak az élőhely kiszáradásakor a még nedves üledékrétegek és/vagy a hiporheikus régió lehet az egyik legfontosabb refúgium (pl. Boulton 2003, Datry et al. 2011, Vander Vorste et al. 2016a, 2016b), mert esetükben a reziliens stratégiák életük nagy részében nem jöhetnek szóba, és a rezisztens stratégiák közül sem mind elérhető számukra. Ebből a szempontból a hegyiszitakötő-fajok a lassú, többéves lárvális fejlődési idejük miatt különösen hátrányos helyzetből néznek szembe az élőhelyük kiszáradásával. Ugyanakkor a család fajainak lárvái valószínűsíthetően rendelkeznek valamilyen kiszáradástűrő mechanizmussal, hiszen különösen a *boltonii* fajcsoportba tartozó fajok jelentős része mediterrán, anatóliai vagy iráni-turáni elterjedésű (Schneider et al. 2021), és a *C. heros* is mediterrán és balkáni elterjedésközpontú faj, még ha középeurópában sikeresnek bizonyul is. A génusz több képviselőjét is regisztrálták időszakos vízfolyásokból más régiókban is, ahol a kiszáradás nem annyira magától értetődő jelenség, mint a fent említett régiókban: *C. dorsalis* Hagen, 1858 előfordulásokat ismerünk Kanadából (Brit Kolumbia, Marczak et al. 2006) és az Egyesült Államokból (Kalifornia, Bogan et al. 2015) ilyen élőhelyekről, míg a *C. vanbrinkae* Lohmann, 1993 esetén Holuša és munkatársai (2015) említik, hogy a lárvák valószínűsíthetően képesek túlélni egy száraz periódust a kiszáradt

vízfolyás hiporheikus régiójába való leásással. Mindezek azonban vagy pusztán előfordulási adatok, vagy eseti megfigyelések, és nem lehet fel semmilyen konkrét vizsgálaton alapuló információ a szakirodalomban a *Cordulegaster* genus bármely képviselőjének a kiszáradástűrő stratégiáiról vagy módszereiről. Az általánosságban ismert, hogy a nagyobb méretű szitakötőlárvák (főképpen az Anisoptera alrend képviselői) képesek átvészelni az élőhelyeik kiszáradását a nagyobb kövek alatt található nedves aljzatba való beásással (Chester és Robson 2011), ugyanakkor csak igen csekély számú kísérletes tanulmány vizsgálta eddig a nagyszitakötők kiszáradásokra adott válaszreakcióját, és ezek mindegyike állóvízi fajok lárváival foglalkozott (pl. Rebora et al. 2007b, Willey és Eiler 1972).

A *C. heros* természetvédelmi szempontból mind hazai, mind európai viszonylatban kiemelt jelentőségű faj. Natura 2000-es jelölőfaj, az élőhelyvédelmi irányelv II. és IV. mellékletében is szerepel (EC 1992, 92/43/EGK, Dévai 2014). Hazánkban fokozottan védett, pénzben kifejezett természetvédelmi értéke 100 000Ft (VM 2012). Az IUCN Vörös Lista (International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species) korábban veszélyeztetettség közeli (Near Threatened, NT) kategóriába sorolta (Boudot 2010), de az elmúlt 15 évben kelet-közép-európai terjeszkedésére utaló új előfordulások (v.ö. Holuša és Kúdela 2010, Staufer és Holuša 2010, Holuša et al. 2011, Rozner et al. 2012, Bernard és Daraž 2015, Buczyński et al. 2020), és a populációit általánosan stabil állapotúnak értékelő vizsgálatok (Kalkman et al. 2010, Holuša and Holušová 2022) nyomán a közelmúltban átkerült a nem fenyegetett (Least concern, LC) kategóriába (Vinko et al. 2023, de Knijf et al. 2024). Magyarországi helyzete alapján a legfrissebb csoportspecifikus vörös lista (Kovács et al. 2017) a sérülékeny (VU) kategóriába sorolja, ami valószínű az azóta eltelt idő fejleményeinek tükrében felülvizsgálatra szorul. Dévai (2014) az állomány jövőbeli nagysága tekintetében egyre inkább csökkenő tendenciát valószínűsített, de a jelenlegi ismereteink és adataink alapján az elterjedési területek modellezése a legvalószínűbb klímamodelleket felhasználva az area jelentős növekedését jósolja (Fekete et al. 2023), azaz többek között e faj lehet a klímaváltozás jelenlegi irányának egyik 'nyertese', részben rokona, a sötét hegyiszitakötő (*C. bidentata* Selys, 1843, melyet legújabban a *bidentata* fajcsoport többi tagjával együtt újabban a helyreállított *Thecagaster* Selys 1854 génuszba sorolnak, v.ö. Schneider et al. 2024) rovasára.

A korábbi irodalmak, de még a IUCN RedList legutóbbi módosításai is a balkáni hegyiszitakötő esetén a veszélyeztető tényezők között leginkább általános elemeket sorolnak fel: az élőhelyeinek (fokozottan sérülékeny hegy- és dombvidéki kisvízfolyások) pusztulása, átalakítása, a globális éghajlatváltozásra visszavezethető egyre gyakrabban jelentkező kiszáradások, az erdőirtás, erdőtüzek (főképpen a déli területeken), a háztartási szennyvízbevezetések, mezőgazdaság és erdészet révén tápanyagtöbblet bejutása az élőhelyekre, gátak és egyéb vízkormányzási műtárgyak és a az elhibázott vízgazdálkodási megoldások (Dévai 2014, Boudot 2010, 2020 Boudot and Holuša 2015, Vinko et al. 2023). Mindezek kétségtelenül fontosak, de további ismeretek hiányában nem igazán lehetséges ezeket természetvédelmi kezelési tervekbe megfelelően beépíteni. Mindennek tükrében nem meglepő, hogy jelenleg nincs gyakorlatban semmilyen konzervációs eljárás kifejezetten a *C. heros* megóvására. A gyakorlatban is működőképes, egy-egy faj egy-egy területen történő megóvását szolgáló természetvédelmi kezelési tervek nem hozhatók létre anélkül, hogy az érintett fajt, annak életmenetét, pontos ökológiai igényeit és viselkedését, valamint a környezetének változására adott válaszreakcióit nagyon alaposan ne ismerjük (Primack 2010).

4.1.1. Célkitűzések

Mivel a balkáni hegyisítakötőről korábban szinte semmilyen előzetes ökológiai ismeretekkel nem rendelkezünk, egyre sürgetőbb feladatnak tartottuk a faj hazai populációinak alapos megismerését. Így a fajt középpontba helyező kutatásaink fő célja volt a természetvédelmi célok megvalósításához felhasználható alapadatok és információk szolgáltatása a faj életmenetéről, lárvális fejlődéséről, élőhelypreferenciájáról, a tér és időbeli előfordulási mintázatairól, a kirepülési viselkedéséről és az élőhelyének kiszáradására adott válaszreakcióiról, és a mindezeket befolyásoló környezeti tényezőkről.

Ennek kapcsán három fő alaphipotézist teszteltünk: I) Az élőhelystruktúra mindhárom szintje, de különösképpen a mezo- és mikroélőhelyek szerkezete befolyásoló hatással van a faj mennyiségi mikroeloszlására (**Boda et al. 2015a**). II) A partmenti vegetáció összetétele és szerkezeti felépítése befolyásolja a kirepülés előtti viselkedést (**Boda et al. 2015b**). III) Az élőhelyük kiszáradása esetén a túlélés érdekében a nedves aljzatba leászó lárvák túlélési sikerét jelentősen befolyásolja a lárvatestmérete és az üledék szemcsemérete (**Pernecker et al. 2020**).

Ezek kapcsán számos, többszörösen egymásra épülő kérdésre kellett válaszokat kapnunk. Részletes célkitűzéseink a következők voltak: 1) A faj előfordulásának részletes feltérképezése a mecseki kisvízfolyásokban a hozzávetőleges mennyiségi viszonyok feltárásával. 2) A lárvális fejlődés idejének dokumentálása, az egyes fejlődési fázisok meghatározása, a populációszerkezet jellemzése a stádiumok mennyiségi viszonyai tér- és időbeli alakulásának vizsgálatán keresztül. 3) A kirepülés idejének, nagyságának, dinamikájának, és ütemezésének feltárása. 4) A különböző környezeti feltételeket kínáló élőhelyek abundancia viszonyaiban rejlő különbségeinek feltárása, ezek alakulását befolyásoló tényezők szerepének vizsgálata. 5) A medence-gátló szerkezet, valamint az egyes mikroélőhelyek előfordulása és arányaik abundancia-viszonyokra és populációszerkezetre kifejtett hatásának megértése. 6) A különböző szerkezetű és összetételű partmenti vegetáció szerepe a kirepülés előtti viselkedés és a kirepülési aljzatválasztás kialakításában. 7) A faj kiszáradástoleranciájának feltárása, különös tekintettel a „leásás az üledékbe”, mint kiszáradásra adott válaszreakció sikerességének értékelésére (gyakoriság, mélység, idő, túlélési ráta) a lárvák mérete és az üledék szemcseösszetétele függvényében.

4.2. Főbb módszertani és technikai vonatkozások

A fenti kérdések megválaszolásához részletes, bizonyos elemeiben több éven át ismétlődő terepi vizsgálatokat és a mesterséges pataklaboratóriumban egyedi kísérletet is végeztünk. Mindezek részletei, a terepi mintavételi elrendezés, a kísérleti dizájn és az értékelés módszereinek kimerítően részletes ismertetése megtalálható **Boda és munkatársai (2015a, 2015b), Pernecker és munkatársai (2020)** munkáiban, illetve a témából készült két doktori értekezésben (Boda 2015, Pernecker 2025). Jelen alfejezetben mindössze az eredmények megértéséhez szükséges fontosabb információkat összegezzük.

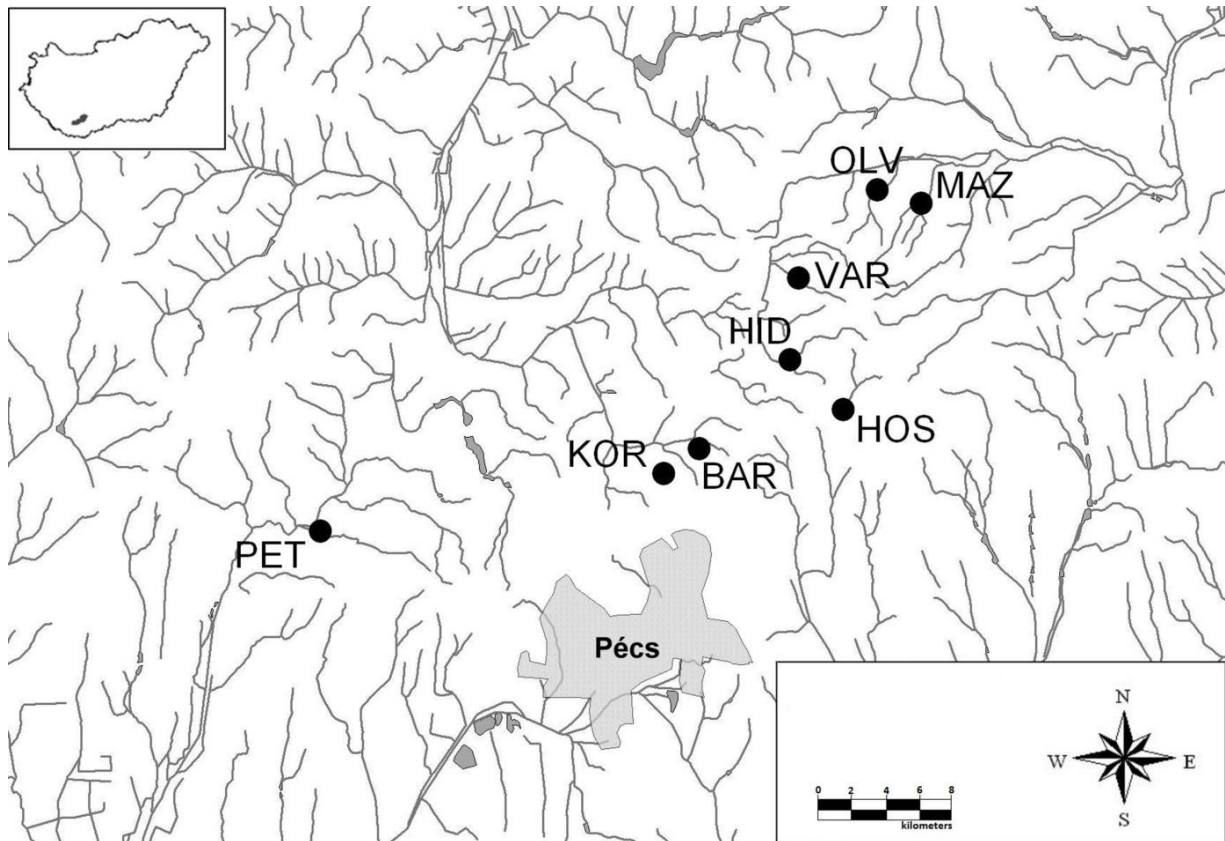
Az életciklus és a mikroélőhely-preferencia vizsgálata során nyolc mecseki vízfolyáson (4.2. ábra) végeztünk mennyiségi alapú lárvavizsgálatokat 2011 júniusától 2012 májusáig havi rendszerességgel, összesen 12 alkalommal. A mintavétel során minden patak esetében egy 200 méter hosszú szakaszon minden egyes időpontban újra és újra random módon kiválasztott 10

gázló és 10 medence típusú mezoélőhelyről vettünk mintát egy 1,5 m-es nyéllal ellátott, 25 cm élhosszúságú, 1 mm-es lyukbőségű, 40 cm hálóhosszúságú „standard pond net” segítségével, „kick and sweep” módszer alkalmazásával, két négyzetméteres alapterületről, egységnyi (3 perc) időráfordítással, folyásiránnyal szemben haladva az egymást követő mintavételek során. A helyszíni válogatást követően minden egyes lárvá esetében digitális tolómérővel megmértük a fejszélességet, a teljes testhosszt, a szárnytok hosszát, a labium hosszát, a metaferur hosszát és a mentum átmérőjét. A lárvastádiumok [a kibújás előtti utolsó (F), az azt megelőző három (F-1, F-2, F-3) valamint a korai stádiumok (E)] elkülönítéséhez egy izometrikus (fejszélesség) és egy allometrikus (szárnytok hosszúság) növekedésű testparamétert használtunk (Corbet 2002). Szintén rögzítettük a lárvák legutóbbi vedlésének idejét a testfelszínüket borító allochton részecskék mennyisége alapján egy háromfokozatú skálán [„nagyon tiszta” (kevesebb mint 24 órája vedlett), „tiszta” és „piszkos” (Ferrerias-Romero és Corbet 1999)], valamint a fiatal stádiumú (E) lárvák kivételével az állat ivarát is (Askew 2004). A mérések befejeztével az összes befogott lárvát visszaengedtük az eredeti mezoélőhelyére.

A mennyiségi eloszlásra potenciálisan hatótényezőnek tekinthető környezeti jellemzőket három csoportra bontva rögzítettük. 1) A lokális környezeti paraméterek közé soroltuk a vízfolyás karakterét közvetlenül a mederben meghatározó és befolyásoló tényezőket, vagyis a medermorfológiai és fizikokémiai jellemzőket. Minden mintázott mezoélőhely (gázló és medence) esetében feljegyeztük a mikroélőhely-összetételt (Hering et al. 2004), a vízmélyiséget, a vízszélességet és a vízsebességet. Az adott szakaszra nézve rögzítettük a medencék, gázlók, kanyarulatok számát. A patakok vízkémiai karakterének meghatározását egy későbbi időpontban, csapadégmentes időszakban, kisvízes állapotban végeztük el a helyszínen 9 paraméterre [vízhőmérséklet (°C), víz vezetőképessége (μS/cm), összes sótartalom (mg/l), szalinitás (psu), oldott oxigén (mg/l), pH, redoxpotenciál (mV), turbiditás (FNU), klorofill-tartalom (μg/l), YSI EXO2 multiparaméteres vízminőségmonitorozó szonda segítségével], majd laboratóriumba szállított vízmintákból további 12 paraméterre [p-lúgosság (mmol/l), m-lúgosság (mmol/l), kémiai oxigénigény (mg/l), ammónium-ion koncentráció (mg/l), nitrit-ion koncentráció (mg/l), nitrát-ion koncentráció (mg/l), foszfát-ion koncentráció (mg/l), klorid-ion koncentráció (mg/l), szulfát-ion koncentráció (mg/l), nátrium-ion koncentráció (mg/l), kálium-ion koncentráció (mg/l), kalcium-ion koncentráció (mg/l), Nanocolor VIS spektrofotométerrel és FOF 7 lángfotométerrel) nézve. 2) A vegetációt jellemző paraméterek rögzítése részben terepi felmérések alapján részben a Magyarország Élőhelyeinek Térképi Adatbázisa (MÉTA, Molnár et al. 2007, Molnár és Horváth 2008), valamint az az alapján a patakparti, a völgytalpi, és a domboldali vegetációra számított természetességi indexek (természetes és másodlagos élőhelyek száma) alapján történt. 3) A regionális környezeti változók csoportját 18 klimatikus változó alkotta, melyeket a WordClim adatbázisból töltöttünk le [évi és havi átlagos középhőmérséklet (°C), hőmérsékleti szezonális (szórás*100) (°C), legmelegebb és leghidegebb hónap hőmérsékleti maximuma (°C), Évi hőingás mértéke (klim4-klim5) (°C), legcsapadékosabb, legszárazabb, legmelegebb és leghidegebb negyedév átlaghőmérséklete (°C), Évi csapadékmennyiség (mm), Legcsapadékosabb és legszárazabb hónap csapadékmennyisége (mm), csapadékmennyiség szezonális (szórás*100), legcsapadékosabb, legszárazabb, legmelegebb és leghidegebb negyedév csapadékmennyisége (mm) www.worldclim.org, Hijmans et al. 2005], valamint ide sorolódott a tengerszint feletti magasság és a forrástól vett távolság is. A mennyiségi viszonyok összehasonlítására egyutas

varianciaanalízist (ANOVA), a magyarázó változók hatása összegzéséhez és elemzéséhez főkomponens analízist (PCA), permutációs többváltozós varianciaelemzést (PERMANOVA), valamint általános lineáris (GLM) és általánosított additív modellépítést (GAM) alkalmaztunk.

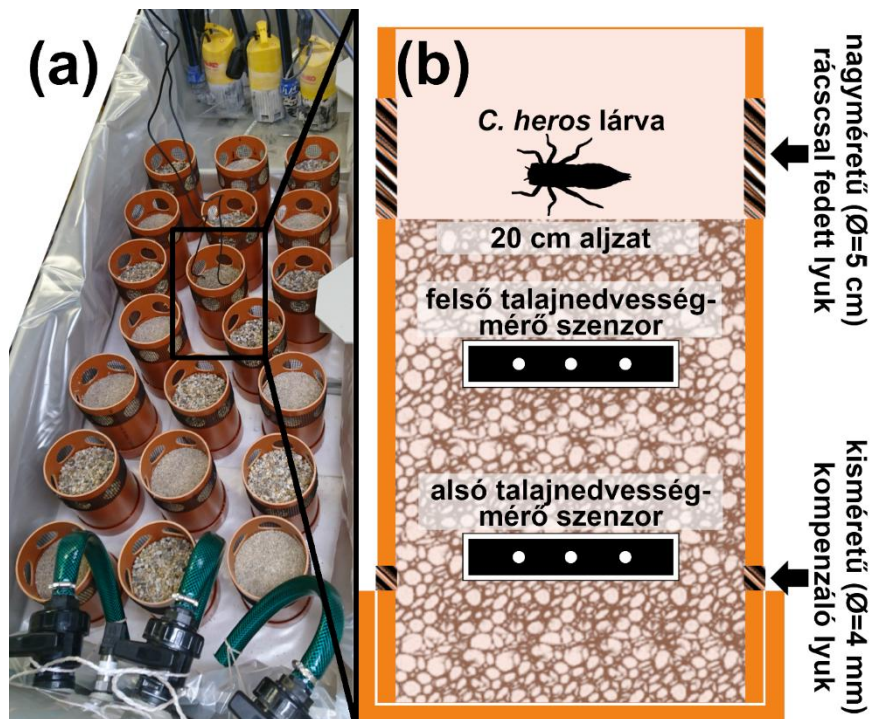
A kirepülési viselkedés és ritmus feltárásához két eltérő összetételű és szerkezetű vegetációval szegélyezett vízfolyást, a lárvavizsgálatba szintén bevont, széles völgytalppal bíró völgyben futó, diverz vegetációval, egyik parton gazdag aljnövényzettel és cserjeszinttel jellemezhető Petőczy-árkot (PET), és a mély, helyenként sziklás völgyben futó, érintetlen bükkössel, a cserjeszint és a lágyszárú aljnövényzet teljes hiányával jellemezhető Körtevényesi-forrást (KOR) választottuk. E helyeken két egymást követő évben végeztünk exuvium gyűjtéseket: 2011-ben 6-3-6 naponta, 2012-ben pedig háromnaponta, a teljes rajzási időszakot lefedve, május közepétől augusztus elejéig (2011) vagy július végéig (2012). Mindkét vízfolyás mentén a patak 200 méteres szakaszát 10×10 méteres oldalhosszúságú kvadrátokkal 'fedtük le' (20-20 kvadrát az egyes partoldalakon). A PET élőhely esetében 2013-tól a mintavételeket minden évben a kirepülési időszakban hatnapos ismétléssel egészen 2024-ig folytattuk, így arról az élőhelyről összesen 14 évnnyi exuvium adat áll rendelkezésre. Minden kvadrátban a megadott időközönként alaposan átvizsgáltuk a talajfelszínt, a vegetációt és a partszegélyeket is. Minden megtalált exuvium esetében feljegyeztük a lárvá által a vízszegélytől a kibújási helyig megtett (1) vízszintes, illetve (2) függőleges távolságokat, (3) a kirepüléshez választott aljzattípust [használt kategóriák: fa, cserje, lágyszárú, alámosás, exuvium, avar], valamint (4) az egyed ivarát (Askew 2004). Mindkét patakszakasz mentén részletes partmenti vegetáció felmérés is készült. Minden kvadrátban feljegyeztük az előforduló fa, cserje és lágyszárú növényfajokat (továbbiakban: összetétel) valamint a fa, cserje, lágyszárú növényzet százalékos borítását, illetve az alámosások százalékos borítási értékeit is (továbbiakban: szerkezet) rögzítettük. A cserje, lágyszárú és alámosás borítási értékeit becsléses módszerrel (Whitaker 1980) határoztuk meg, míg a fák borítását – mivel a kirepülés szempontjából a korona borítása nem releváns, csak a fatörzsek fontosnak, – az adott mintavételi hely összes kvadrátjából a legmagasabb fa darabszámhoz viszonyítva adtuk meg. A vegetáció kvadrátmódszeres felmérése biztosította, hogy így minden egyedhez a hozzárendelt összetétel és szerkezet értékek azt a tényleges szakaszt jellemezték, amelyen át kellett haladnia a kibújási helyig. Mivel a részletes vegetációfelmérés csak az első két évre született, így a részletes elemzéseket a kibújási viselkedésre és választott aljzatra nézve csak a két kezdeti év adatai alapján végeztük, míg a teljes adatsor esetében vizsgáltuk a kirepülési időszak kezdetét és hosszát és az összes adott szakaszon kirepült egyed számát. A kirepülési viselkedés vizsgálata során rögzített pozíció- és aljzatadatok, valamint a növényzeti jellemzők adatainak elemzéséhez nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS), főkomponens analízist (PCA) és permutációs többváltozós varianciaelemzést (PERMANOVA), valamint Kétmintás-t, Mann-Whitney-U és χ^2 próbákat használtunk.



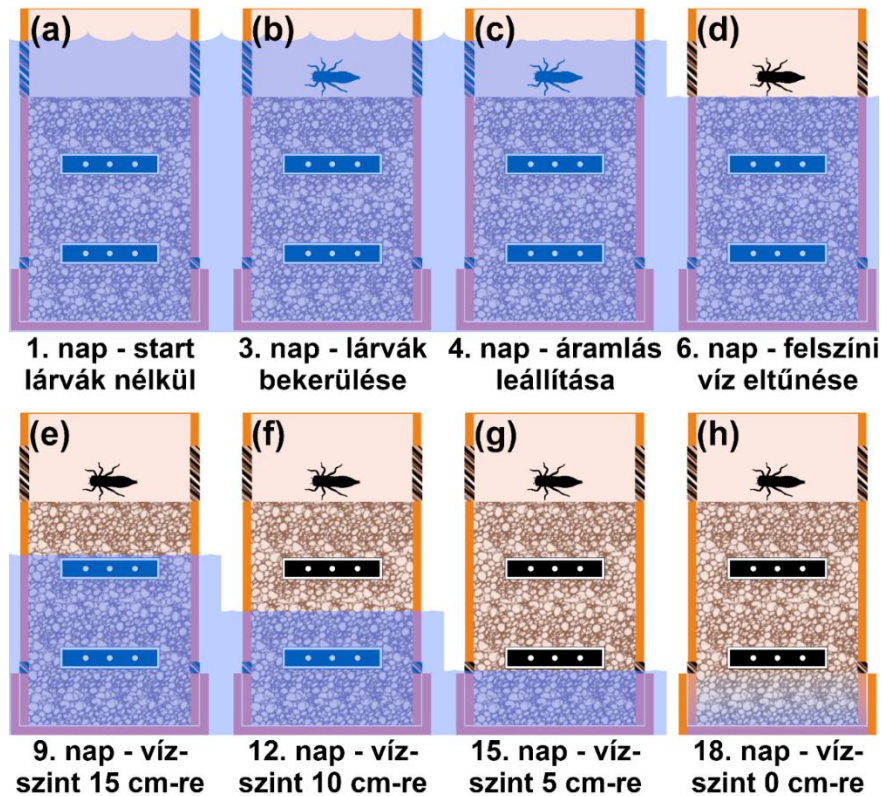
4.2. ábra. Mintavételi helyek a Mecsek-hegységben. BAR: Baranya-csatorna; HID: Hidasi- völgyi-patak; HOS: Hosszúhetényi-vízfolyás; KOR: Körtvélyesi-forrás; MAZ: Mázai-vadvíz; OLV: Ól-völgyi-patak; PET: Petőczy-árok; VAR: Vár-völgyi-patak. (Boda et al. 2015a nyomán)

A kiszáradástolerancia vizsgálatához egy mesterséges patakmodell alkalmazásával terveztünk összehasonlító kísérletet. A mesterséges patakrendszerben négy darab, egyenként 2,4 m hosszú, 0,8 m széles, egymástól teljesen elválasztott és független, automatikus keringtetéssel és vízsebességszabályozással működő, egyenként 0,25 m³ puffertartállyal rendelkező medret (továbbiakban kismeder) hoztunk létre, melyekben átszellőztetett csapvizet keringtettünk. A lárvák egymásra hatását kizárandó, valamint a kísérlet technikai lebonyolítását és az egyedi viselkedés feltárását megkönnyítendő, a kismedrekbe egyenként 20 darab, azonos méretű (16 cm átmérőjű, 28 cm magasságú), és azonos összeállítású {20 cm magasságig 10–10 csőnél durva kavicsos [$\varnothing$ =6–8 mm, jelölése a továbbiakban C (coarse)], további 10–10 csőnél kvarchomokos [$\varnothing$ =1–2 mm, jelölése a továbbiakban F (fine)] átmosott aljattal feltöltött}, alsó oldalán zárt, a víz be- és kiáramlását biztosító furatokkal preparált PVC csövet helyeztünk (4.3. ábra, v.ö. **Pernecker et al. 2020**). Előzetesen 90 lárvagyedet gyűjtöttünk be egyetlen élőhelyről (engedély száma: PE/KTFO/01675-9/2018, az adott helyen tapasztalható kiemelkedően magas denzitás alapján mindez nem befolyásolta jelentősen az ottani populáció fennmaradását és szerkezetét), melyekből 45 utolsó vagy utolsóelőtti (F, F-1) lárvastádiumú „nagy”, jelölése a továbbiakban B (big)], míg szintén 45 ezt megelőző (F-2 vagy annál fiatalabb) lárvastádiumú „kis”, jelölése a továbbiakban S (small)] volt (v.ö. **Boda et al. 2015b**). Egy órás akklimatizáció és testtömegmérés után 40 „nagy” és 40 „kis” lárv (csövenként egy) került a kísérletbe a következő elrendezésben. A kétféle lárvaméret (B és S) és a kétféle aljzatszencseméret kategória (C és F) alapján négyféle kezelést hoztunk létre (SF,

SC, BF, BC), majd tökéletes blokk elrendezésben (a négy kategória mindegyikéből egy-egy alkotott egy blokkot) 5 blokk (5*4 cső) került egy kismederbe. A négy kismeder közül három esetben kiszáradást modelleztünk Boulton (2003) elméleti modellje alapján, ahol a lárvák bekerülését követő napon vízáramlást megszüntettük, további két nap múltán a vízszint csökkentésével a felszíni víz eltűnt, majd további 14 nap alatt fokozatosan csökkentettük az üledékben is a víz szintjét (4.4. ábra). A negyedik kismeder folyamatos vízáramlás és vízszint biztosítása mellett kontrolként szolgált. A lárvák állapotát és viselkedését, azok megzavarása nélkül naponta ellenőriztük. A leásás mélységét és a testtömeg változását a 14. 21. és 28. (utolsó) napokon rögzítettük, 5-5 random módon kiválasztott blokkot a kísérletből a zavarás és a testtömegméréshez alkalmazott rehidráció miatt végleg eltávolítva. A kontrol lárvákat a kísérlet végén (28. nap) távolítottuk el és mértük le. A kísérlet során 30 percenként mértük a talajnedvességet, a léghőmérsékletet a kísérlet teljes időtartama alatt 18°C-on tartottuk és 12-12 óra fény-sötét periódust biztosítottunk napfényfehér LED fénycsövek alkalmazásával. A kísérlet eredményeinek értékelése során klasszikus statisztikai tesztek (χ^2 , Kruskal-Wallis, páronkénti Wilcoxon előjel-, és Mann-Whitney-U tesztek) és Kaplan-Meier túlélési analízist alkalmaztunk. A jobb vizualizálás érdekében döntési fákat építettünk CHAID osztályozó algoritmussal, kis mintaelemszámra igazított Likelihood Ratio χ^2 tesztekkel és Bonferroni-korrigált szignifikancia értékekkel paraméterezve.



4.3. ábra. (a) A kísérleti elrendezés egy kismederben (az alsó részen látható a puffertartály a zöld vízbevezető elemekkel, felső szegélynél a szivattyúrendszer részei, a kijelölt kísérleti „csőből” kivezető fekete kábelek a talajnedvességmérő szondákat kötik össze az adatrögzítő egységekkel). **(b)** Egy kísérleti „cső” sematikus keresztmetszete (belső Ø=15,5 cm, magasság=28 cm). **Pernecker et al. 2020 nyomán)**

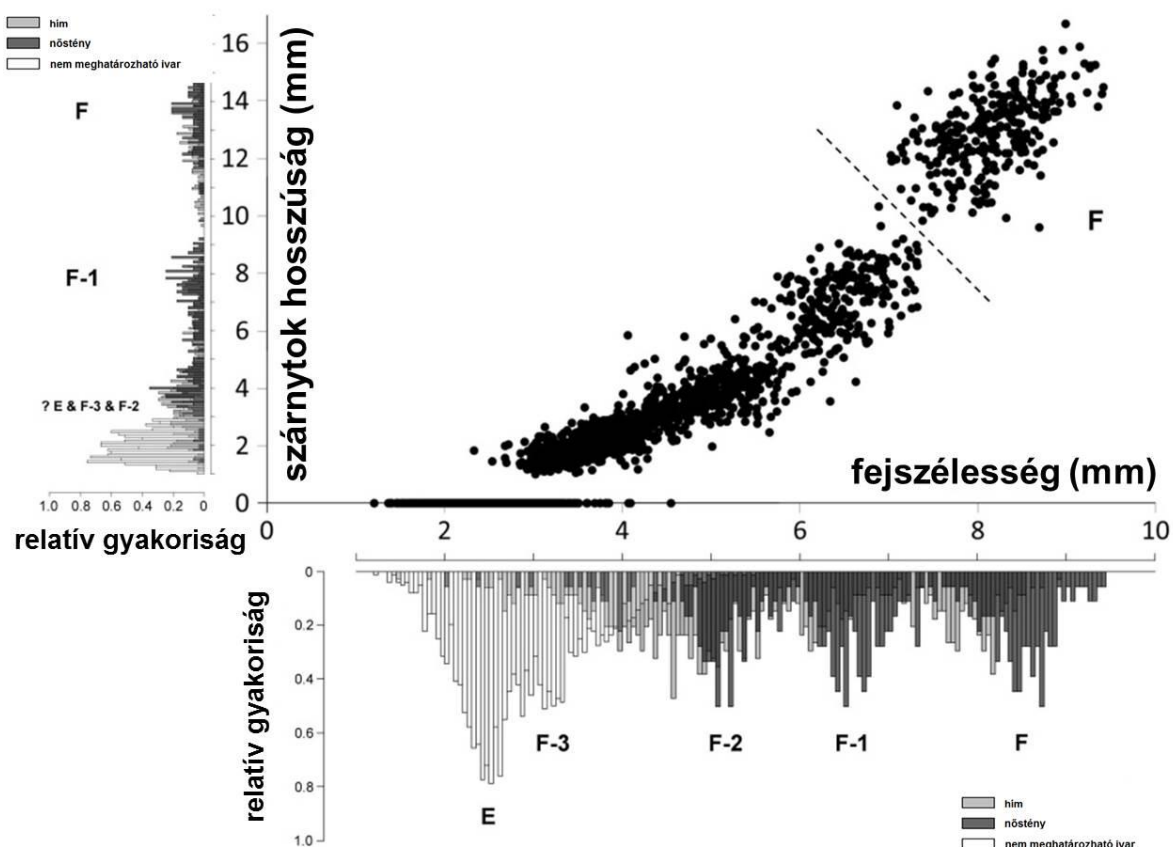


4.4 ábra. A vízborítás csökkentésének ütemezése. (a) A kísérlet elindítása lárvák nélkül, 25 cm mély áramló vízzel. (b) A lárvák behelyezése a „csövekbe.” (c) A vízáramlás leállítása, 25 cm mély álló víz. (d) A vízszint csökkentése 20 cm-re. (e) A vízszint csökkentése 15 cm-re. (f) A vízszint csökkentése 10 cm-re. (g) A vízszint csökkentése 5 cm-re. (h) A külső vízszint csökkentése 0 cm-re, a „csövek” alsó 5 cm-re mindvégig nedves maradt. A „csövek” összetételének leírását a 4.3B ábra tartalmazza. (Pernecker et al. 2020 nyomán)

4.3. A Balkáni hegyiszitakötő fejlődési, előfordulási és mikroélőhely-választási sajátosságai mecseki patakokban

Az egy éves lárvavizsgálat 12 mintavételi alkalma során a 8 mintavételi helyen összesen 2562 lárvát regisztráltunk és mértünk le, amelyekből 680 hím és 359 nőstény volt (F, F-1 és F-2), 1523 egyed nemét azok fiatal kora (E) miatt nem lehetett meghatározni. Az egy mintavételi helyről egy év alatt regisztrált legkevesebb egyed 41 darab (HID) míg a legtöbb 1152 volt (BAR), az átlagos egyedsűrűségek 0,17 és 4,8 egyed/m² között alakultak.

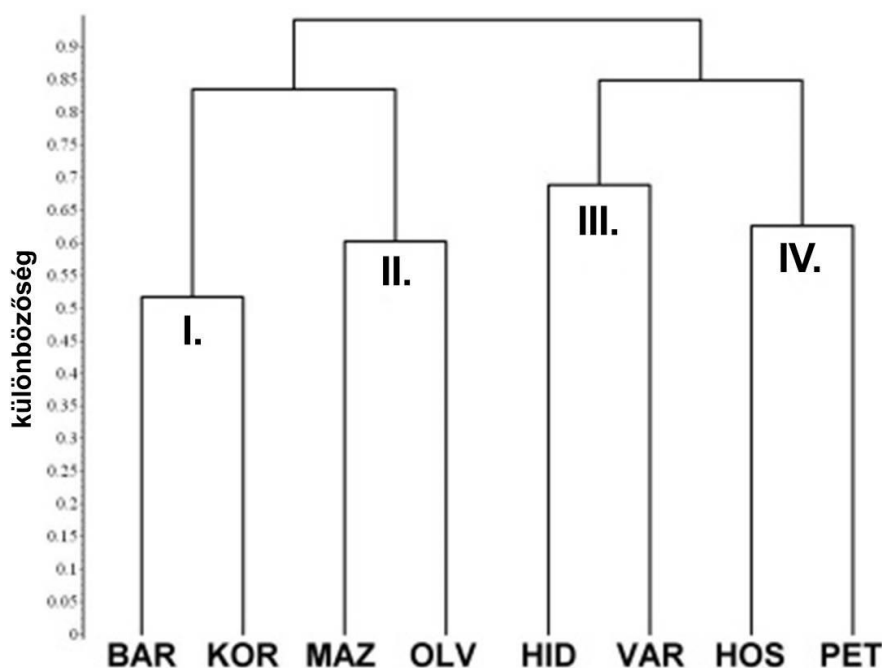
A lárvastádiumok elkülönítését a fej szélesség és szárnytok-hossz adatok eloszlása, valamint e két morfológiai paraméter egymáshoz való viszonya alapján végeztük (4.5. ábra), majd diszkriminancia analízis segítségével validáltuk, ahol a csoportosításunk 95,1%-ban helyesnek bizonyult, csak a fiatalabb stádiumú lárvák között volt néhány bizonytalan besorolás. A regisztrált lárvák testhossza 3 mm-től közel 43 mm-ig, fej szélességük 1,2 mm-től közel 10 mm-ig terjedt. Az F, F-1 és F-2 stádiumú lárvák esetében az ivararány nem különbözött szignifikánsan 1:1-től, bár a hím lárvák aránya magasabb (63,59%) volt, mint a nőstényeké (36,40%).



4.5. ábra: A fejszélesség és a szárnytok hosszának egymáshoz való viszonya az összes egyed adatai alapján, szórási diagramon ábrázolva, az egyes tengelyeken kiegészítve az adott testparaméterek ivaronként egymásra vetített gyakorisági eloszlási hisztogramjaival (F: utolsó stádiumú lárvák, F-1: utolsó előtti stádiumú lárvák, F-2 és F-3: az utolsó előtti megelőző további két stádiumú lárvák, E: az említetteknel fiatalabb, korai stádiumú lárvák. (n=2562). (Boda et al. 2015a nyomán)

4.3.1. A lárvastádiumok tér- és időbeli eloszlása

A lárvastádiumok hónaponkénti eloszlását tekintve a legkevesebb egyedet a nyolc helyen összesítve februárban (93), a legtöbbet (536) augusztusban regisztráltuk. A korai stádiumú lárvák aránya júliustól októberig volt magas, míg a végső stádiumú lárvák december és április között érték el a legnagyobb arányt. A lárvastádiumok arányai az egyes vízfolyások között igen változatosnak bizonyultak. Az átlagos havi denzitás értékek alapján a vízfolyások négy jól elkülönülő csoportba sorolhatók (4.6. ábra), melyek eltérő populációs struktúrával jellemezhetők. Az I. csoportba tartozó vízfolyások (BAR, KOR) közös jellemzője a fiatal lárvastádiumok (F-3, E) magas aránya (68%, 37%). A II. csoport vízfolyásaiban (MAZ, OLV) szembevető az F-2 és F-3 stádiumok rendkívül magas részesedése (82%, 74%). A III. csoportban (HID, VAR) a nagyon alacsony egyedszám miatt nem értelmezhető megbízhatóan a lárvastádiumok megoszlása. Az IV. csoportban (HOS, PET) az utolsó stádiumokat (F, F-1) regisztráltuk legmagasabb arányban (72%, 75%).

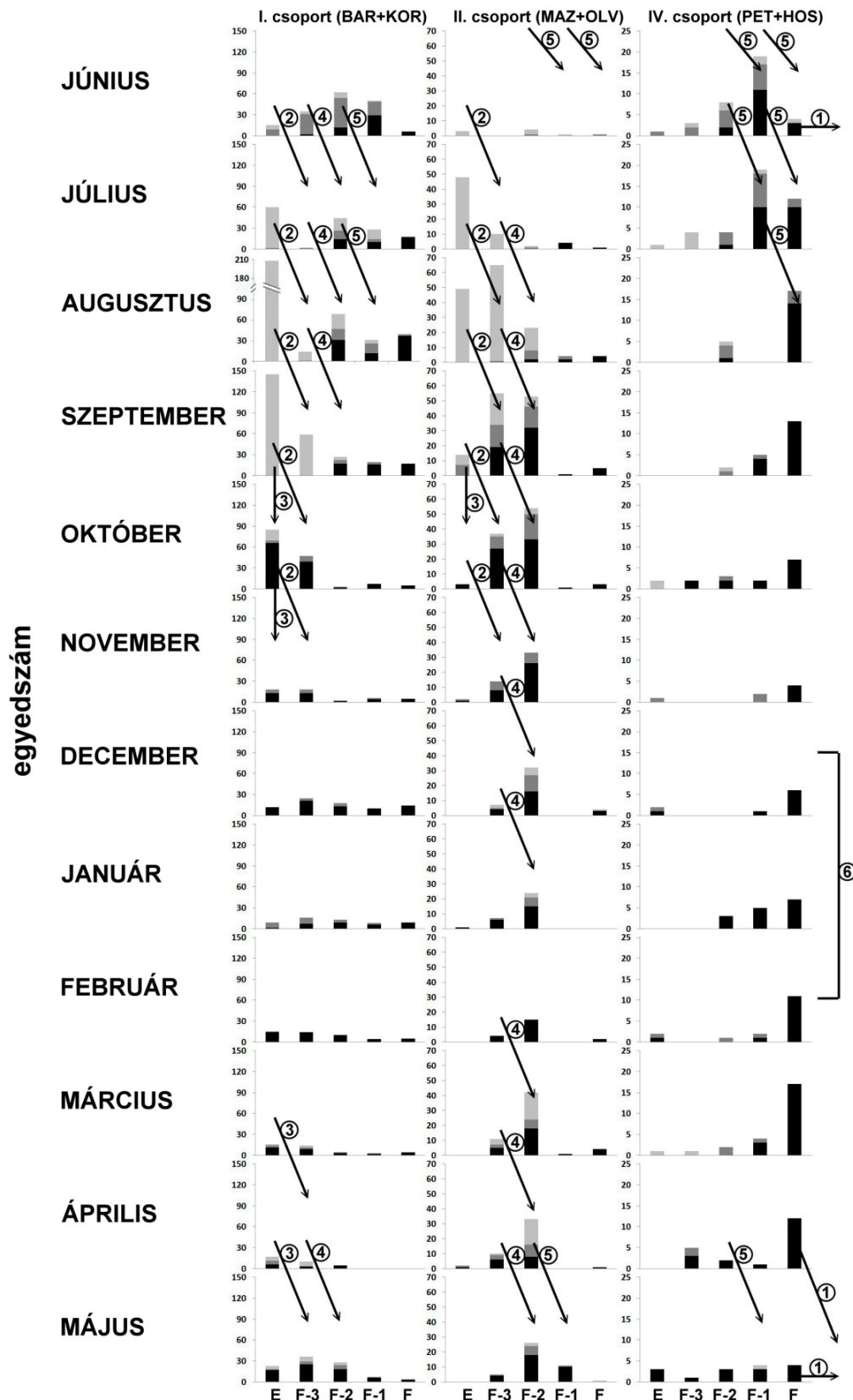


4.6. ábra. A vizsgált szakaszok csoportosítása a lárvastádiumok havi átlagos denzitása alapján (Klaszteranalízis, Bray-Curtis távolság, UPGMA csoportképző eljárás). (Boda et al. 2015a nyomán)

A mintavételi helyek közötti változatos populációszerkezetet magyarázhatná az eltérő mezo- és mikroélőhely struktúra (v.ö. 4.3.3. alfejezet), de a szerkezetileg különböző populációk eltérően reagálhatnak hasonló élőhelyszerkezet és környezeti viszonyok esetén is (Dixon és Baker 1988, Suhling 1999, Purse és Thomson 2002, Assandri 2021). A vízfolyásokat érintő erőteljes zavarás (akár kiszáradás, szennyezés, élőhelyátalakítás, bármely más antropogén eredetű hatás) következtében a faj eltűnhet az adott szakaszból akár hosszabb időre is, majd a zavarás megszűnése után viszonylag rövid idő alatt képes lehet újra benépesíteni az adott élőhelyet (Buczyński et al. 2016, Beukema 2021). Hosszú lárvális fejlődése révén, bizonyos helyeken elképzelhető, hogy emiatt még csak fiatal lárvákat találunk (pl. I. és II. csoport). Egyes helyeken, ahol rendkívül alacsony denzitást találtunk (III. csoport), a vízfolyások jelentős alapkőzet kibúvásokkal tarkított mederben futnak, a mikroélőhely diverzitás is igen alacsony, nincs jelentős üledékfelhalmozódás, így ez nem kedvez az „ásó” életmódú fajoknak. Egyes vízfolyásokban (IV. csoport) erőteljesen az utolsó lárvastádium dominál, aminek több magyarázata is elképzelhető, de pontos adatok hiányában csak feltételezésekbe bocsátkozhatunk. Ezeken a helyeken a csúcsragadozó szerepét a halak tölthetik be, amelyek számára a fiatalabb lárvák táplálékot jelentenek, de a nagy méretűek már nem. Kicsi a valószínűsége, de azt sem zárhatjuk ki teljesen, hogy a faj korábban még nem fordult elő ezekben a vízfolyásokban, vagy korábban lokálisan kipusztult, de két vagy három évvel ezelőtt néhány nőstény imágó e szakaszra tévedve itt rakta le a tojásait, ezzel újra benépesítve azt. E folyamat azonban a következő két évben nem folytatódott újabb nőstények megjelenésével, így csak a nagy lárvák ’maradtak’. A kannibalizmus sem ritka jelenség a szitakötőknél (pl. Van Buskirk 1989), más táplálék híján előfordulhat, hogy a nagy lárvák elfogyaszthatják a kisebbeket, ez is szerepet játszhat bizonyos élőhelyeken a sajátos populációszerkezet kialakulásában.

4.3.2. A lárvális fejlődés jellemzői

A lárvák kültakarójának keménysége, színe és az allochton borítás mennyisége alapján meghatároztuk, hogy az egyes lárvák a befogásuk előtti időszakban vedlettek-e vagy sem. A végső stádiumban (F) lévő lárvákból csak kis számban találtunk vedlett példányokat, de ezeket szinte mind május és augusztus között regisztráltuk, ami arra utal, hogy a lárvák majdnem kizárólag a nyári hónapokban lépnek az utolsó stádiumba (F). A többi lárvastádium vedlési időszaka is túlnyomórészt a nyári és kora őszi hónapokra korlátozódik, azonban egy (F-2, F-3) vagy két (E) nagyságrenddel kisebb mértékben megfigyelhető az év más időszakaiban is. A 4.7. ábra mutatja be a faj lárvális fejlődésének jellemzőit és jellegzetes szakaszait az előzőekben meghatározott, különböző populáció szerkezettel rendelkező vízfolyás csoportok (I., II. és IV.) szerinti bontásban, bekarikázott arab számokkal jelölve a fontosabb lépéseket. 1) A végső stádiumú (F) lárvák aránya májusban és júniusban a kirepülésnek köszönhetően jelentősen lecsökkent (4.7. ábra, IV. csoport). 2) A nyáron lerakott tojásokból újonnan kikelő lárvákkal júliusban és augusztusban jelennek meg és a korai stádiumokban nagyon rövid időt töltenek el, jelentős részük novemberre már átlép az F-3 stádiumba (4.7. ábra, I. és II. csoport). 3) Ugyanakkor szintén jelentős számú fiatal lárva E stádiumban töltik a telet, és csak tavasszal lép át F-3 stádiumba (4.7. ábra, I. és II. csoport). 4) Néhány esetben látható, hogy azok a lárvák, melyek a tojásokból legkorábban kelnek ki, még ugyanabban az évben akár az F-2 stádiumot is elérhetik. 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 (4.7 ábra, II. csoport). 5). A lárvák átalakulása F-2-ből F-1-be és F-1-ből F stádiumba szinte kizárólag május és augusztus között fordult elő, a kirepülési periódussal párhuzamosan. Az utolsó két stádiumban (F, F-1) a lárvák 1-1 teljes évet töltenek. 6) Télen minden stádiumból jelentősen kevesebb egyedet regisztráltunk.



4.7. ábra. A *C. heros* Lárvális fejlődésmenete a különböző populációszerkezettel jellemezhető vízfolyás csoportok esetén. A nyilak és a számok (1-6) a lárvastádiumok közötti időbeli fejlődési folyamatokat jelzik (bővebben lásd a szövegben). A III. csoportot a rendkívül alacsony egyedszám okozta megbízhatatlanság miatt nem tüntettük fel. Az oszlopok színezésében a fekete a „dirty”, a sötétszürke a „clean”, a világosszürke a „very clean” egyedek részeseződését jelzi. A mintavételi helyek rövidítéseinek magyarázata az 4.2. ábra feliratában található. (Boda et al. 2015a nyomán)

Egy éves lárvavizsgálat alapján nem lehetséges minden részletre kiterjedően leírni a faj teljes lárvális fejlődésmenetét és életciklusának, de számos fontos megállapítást tehetünk. A *C. heros* lárvális fejlődése a Mecsek hegységben legalább három, de maximum négy évig tart. Mindezt befolyásolhatják az élőhely környezeti, elsősorban klimatikus és hidrológiai viszonyai. Konkrétan e fajjal kapcsolatban életmenet információ csak Corbet (1983) könyvében található, ami a lárvális fejlődést 4-5 évre teszi, és aki valószínűleg ezt a közeli rokon, de jobban ismert fajok adataiból általánosította. A *C. boltonii* fejlődési idejének hosszát a földrajzi elhelyezkedés határozza meg: Dél-Spanyolországban és Dél-Franciaországban 2-3 évig (Ferrerias-Romero és Corbet 1999, Schütte, 1997), a Pireneusokban, az Alpokban, az Észak-Balkán hegyvidékein és Dél-Németországban 4-5 évig fejlődik (Robert 1958 és Kiauta 1964, hivatkozva Ferrerias-Romero és Corbet 1999; Donath 1987), az Egyesült Királyságban viszont már több mint 5 évig is eltarthat a faj lárvális fejlődése (Corbet et al. 1960).

Módszertani szempontból fontos megállapítás, hogy a téli hónapokban regisztrált alacsonyabb egyedszámok minden bizonnyal nem valós csökkenésből eredeztethetők, hanem a téli hónapokban jellemző alacsony aktivitásból (Böcker 1993, Buchwald 1988, Heidemann és Seidenbusch 1993) és az „ásó” életmódból fakad, ugyanis a téli hónapokban akár több cm-es mélységig beássák magukat a lárvák a mederüledékbe (Corbet 1999, Lang et al. 2001).

4.3.3. A multihabitat struktúra hatása a faj térbeli mennyiségi eloszlására

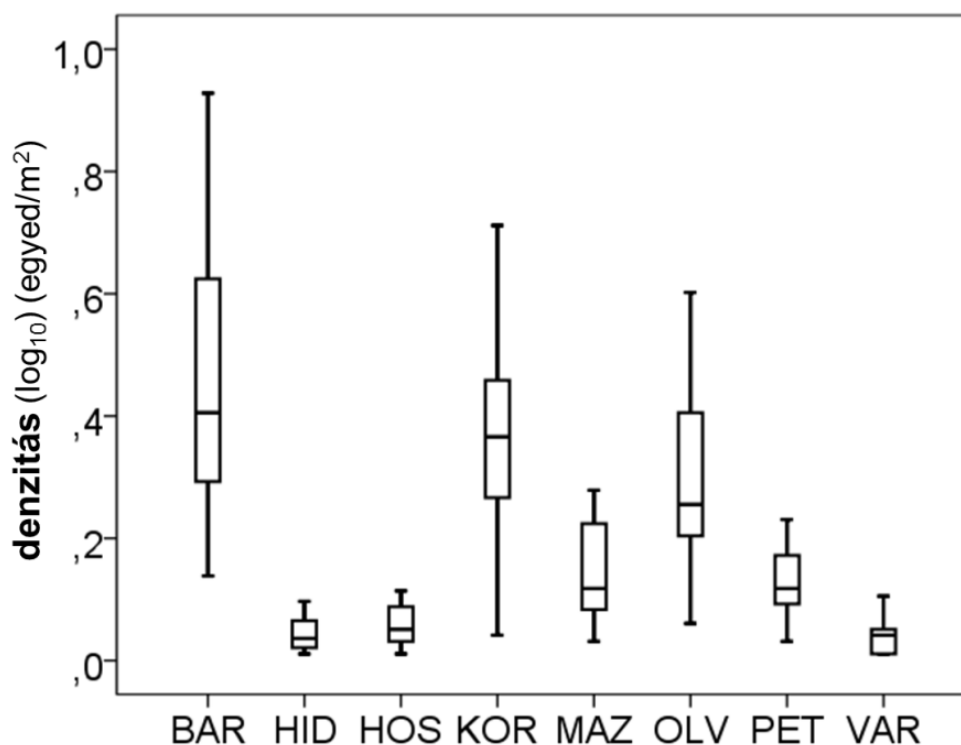
A faj lárváinak térbeli mennyiségi eloszlását befolyásoló tényezők megismeréséhez, szerepük megértéséhez több térbeli léptéken érvényesülő hatásokat kell feltárnunk. Ehhez az élőhelyszerkezet mindhárom szintjén vizsgáldtunk, azaz bevontuk az elemzésekbe (GLM) az élőhelyek (mintavételi helyek), a mezoélőhelyek (medence-gázló szerkezet), valamint mikroélőhely típus változatosságát is. A lárvák térbeli mennyiségi eloszlására szignifikáns hatással volt mind a három szint variabilitása. A végső modellben az élőhely szintű (mintavételi helyek közötti) különbségek magyarázzák a legnagyobb varianciahányadot (a teljes magyarázott varianciából 46,7%), míg a mezoélőhely szerkezet (medence-gázló) 22,4%-ot, az élőhely-mezoélőhely interakció pedig 27,4%-ot fed le. A mikroélőhely diverzitás hatása bizonyult a legalacsonyabbnak, mindössze 1,7%, de ez a hatás is szignifikáns.

A vizsgált élőhelyek denzitás (négyzetméterre vonatkoztatott átlagos egyedszám) értékeiben szignifikáns különbségeket találtunk (4.8 ábra), de az összesített egyedszámokra potenciálisan ható, élőhely szinten értelmezett tényezők (lokális, környező vegetáció, regionális, 4.1. táblázat) szerepének feltárását célzó, többszörös lineáris regressziós modell (a tényezőcsoportok főkomponens analíziseinek két-két komponensét használva független változóként) egyetlen tényezőcsoportra sem mutatott szignifikáns hatást.

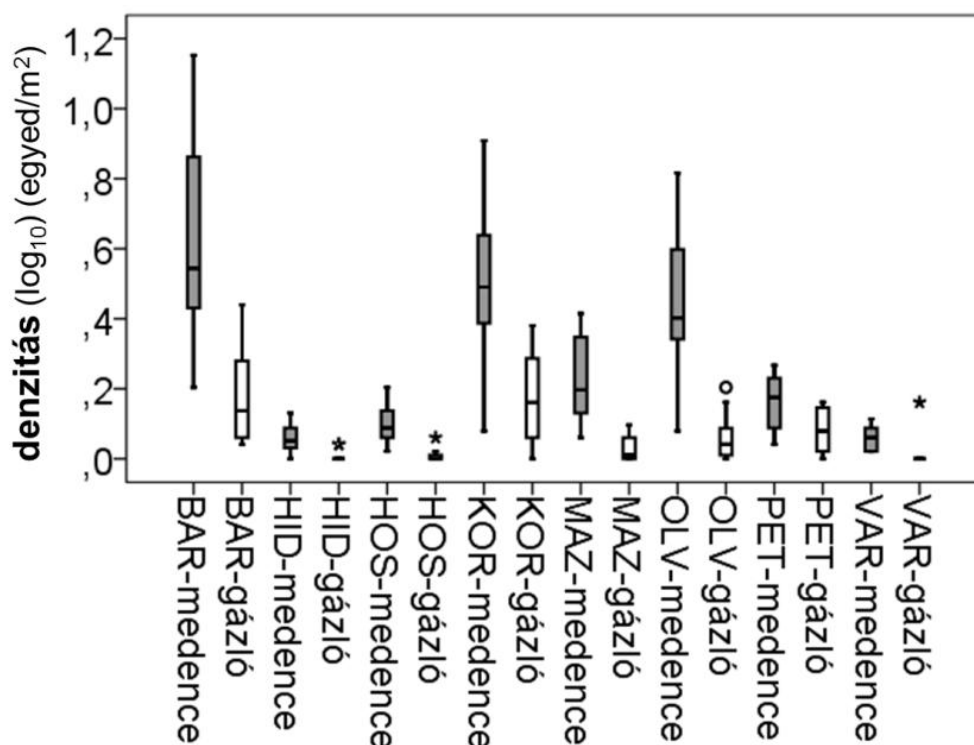
4.1. táblázat. Az elemzések során használt csoportosított patakszakaszokat jellemző környezeti háttérváltozók átlag, szórás, minimum (min) és maximum (max) értékei a Mecsekben. (Boda 2015 nyomán)

Környezeti háttérváltozók	átlag	szórás	min	max
1) Lokális környezeti paraméterek				
<i>Medermorfológiai paraméterek:</i>				
átlagos vízsebesség (m/s)	0,22	0,06	0,11	0,28
átlagos vízszélesség (cm)	192,97	69,17	75,98	307,18
átlagos vízmélység (cm)	12,73	3,91	6,26	17,15
medencék száma db/200m	18,75	11,42	12,00	46,00
gázlók száma db/200m	16,63	4,63	12,00	26,00
kanyarulatok száma db/200m	2,25	1,67	0,00	4,00
Hydropetric (%)	0,59	0,24	0,26	1,06
Megalithal (%)	0,22	0,09	0,10	0,34
Macrolithal (%)	3,12	0,56	2,40	4,13
Mesolithal (%)	15,91	4,91	8,40	23,45
Microlithal (%)	8,33	2,95	4,19	12,63
Akal (%)	10,20	2,58	6,91	14,12
Psammal (%)	29,27	1,82	26,58	31,45
Argyllal (%)	11,67	4,09	5,58	17,69
CPOM (%)	12,04	1,91	8,82	14,79
FPOM (%)	6,15	2,46	2,33	9,82
Xylal (%)	2,40	0,45	1,63	2,96
<i>Fizikokémiai paraméterek:</i>				
p-lúgosság (mmol/l)	0,11	0,10	0,00	0,28
m-lúgosság (mmol/l)	5,22	0,58	4,28	6,16
kémiai oxigénigény (mg/l)	0,96	0,40	0,51	1,61
ammónium-ion koncentráció (mg/l)	0,31	0,11	0,20	0,50
nitrit-ion koncentráció (mg/l)	0,08	0,03	0,03	0,12
nitrát-ion koncentráció (mg/l)	2,24	1,19	0,38	3,71
foszfát-ion koncentráció (mg/l)	0,15	0,11	0,10	0,40
klorid-ion koncentráció (mg/l)	9,00	17,42	1,00	52,00
szulfát-ion koncentráció (mg/l)	94,25	34,93	56,00	144,00
nátrium-ion koncentráció (mg/l)	28,25	15,58	10,00	50,00
kálium-ion koncentráció	1,63	0,52	1,00	2,00
kalcium-ion koncentráció	46,75	2,49	44,00	50,00
víz hőmérséklet (°C)	12,16	1,69	9,18	14,35
víz vezetőképessége (µS/cm)	427,09	53,16	345,85	486,10
összes sótartalom (mg/l)	368,13	43,14	302,42	415,26
szalinitás (psu)	0,28	0,03	0,22	0,31
oldott oxigén (mg/l)	9,71	0,47	8,90	10,22
pH	8,29	0,22	7,94	8,51
redoxpotenciál (mV)	329,34	62,50	177,91	364,23
turbiditás (FNU)	21,98	37,50	4,16	113,67
klorofill-tartalom (µg/l)	1,26	1,13	0,04	3,73

Környezeti háttérváltozók	átlag	szórás	min	max
2) Vegetáció				
<i>Patakkal érintkező vegetáció szerkezete:</i>				
MÉTA természetességi mutató	3,94	0,19	3,67	4,17
Élőhelyek száma (db)	2,63	0,92	1,00	4,00
Természetes élőhelyek száma (db)	2,63	0,92	1,00	4,00
Másodlagos élőhelyek száma (db)	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Völgytalpi vegetáció szerkezete:</i>				
MÉTA természetességi mutató	3,68	0,53	2,50	4,00
Élőhelyek száma (db)	3,63	2,07	0,00	7,00
Természetes élőhelyek száma (db)	3,63	2,07	0,00	7,00
Másodlagos élőhelyek száma (db)	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Domboldali vegetáció szerkezete:</i>				
MÉTA természetességi mutató	3,69	0,45	2,83	4,20
Élőhelyek száma (db)	1,63	0,92	1,00	3,00
Természetes élőhelyek száma (db)	1,50	0,76	1,00	3,00
Másodlagos élőhelyek száma (db)	0,13	0,35	0,00	1,00
<i>Összes vegetáció szerkezete:</i>				
MÉTA átlagos természetességi mutató	3,69	0,41	2,75	4,00
Élőhelyek száma (db)	5,25	1,49	3,00	8,00
Természetes élőhelyek száma (db)	5,00	1,60	3,00	8,00
Másodlagos élőhelyek száma (db)	0,25	0,46	0,00	1,00
3) Regionális környezeti paraméterek				
Évi középhőmérséklet (°C)	10,16	0,43	9,40	10,80
Havi átlagos középhőmérséklet (°C)	9,01	0,11	8,90	9,20
Hőmérsékleti szezonális (szórás*100) (°C)	803,54	6,53	792,70	812,20
Legmelegebb hónap hőmérsékleti maximuma (°C)	26,05	0,56	25,10	26,80
Leghidegebb hónap hőmérsékleti maximuma (°C)	-4,59	0,29	-5,00	-4,10
Évi hóingás mértéke (klim4-klim5) (°C)	30,64	0,28	30,10	31,00
Legcsapadékosabb negyedév átlaghőmérséklete (°C)	18,04	0,51	17,20	18,80
Legszárazabb negyedév átlaghőmérséklete (°C)	1,41	0,37	0,80	1,90
Legmelegebb negyedév átlaghőmérséklete (°C)	19,54	0,51	18,70	20,30
Leghidegebb negyedév átlaghőmérséklete (°C)	-0,25	0,35	-0,80	0,30
Évi csapadékmennyiség (mm)	667,38	25,44	624,00	693,00
Legcsapadékosabb hónap csapadékmennyisége (mm)	91,00	4,66	83,00	96,00
Legszárazabb hónap csapadékmennyisége (mm)	35,75	1,39	35,00	39,00
Csapadékmennyiség szezonális (szórás*100)	28,23	0,99	26,50	29,10
Legcsapadékosabb negyedév csapadékmennyisége (mm)	224,75	10,85	206,00	236,00
Legszárazabb negyedév csapadékmennyisége (mm)	120,00	3,85	113,00	125,00
Legmelegebb negyedév csapadékmennyisége (mm)	221,25	11,17	202,00	232,00
Leghidegebb negyedév csapadékmennyisége (mm)	133,75	4,27	126,00	139,00
Tengerszint feletti magasság (m)	264,63	44,13	210,00	312,00
Forrástól vett távolság (km)	2,20	1,39	0,08	3,89



4.8. ábra. A lárvák havi denzitása az egyes mintavételi helyeken. [A mintavételi helyek rövidítéseinek magyarázata az 4.2. ábra feliratában található, □: interkvartilis terjedelem, ┴: SE (az átlag szórása), –: medián; n=2562]. (Boda et al. 2015a nyomán)



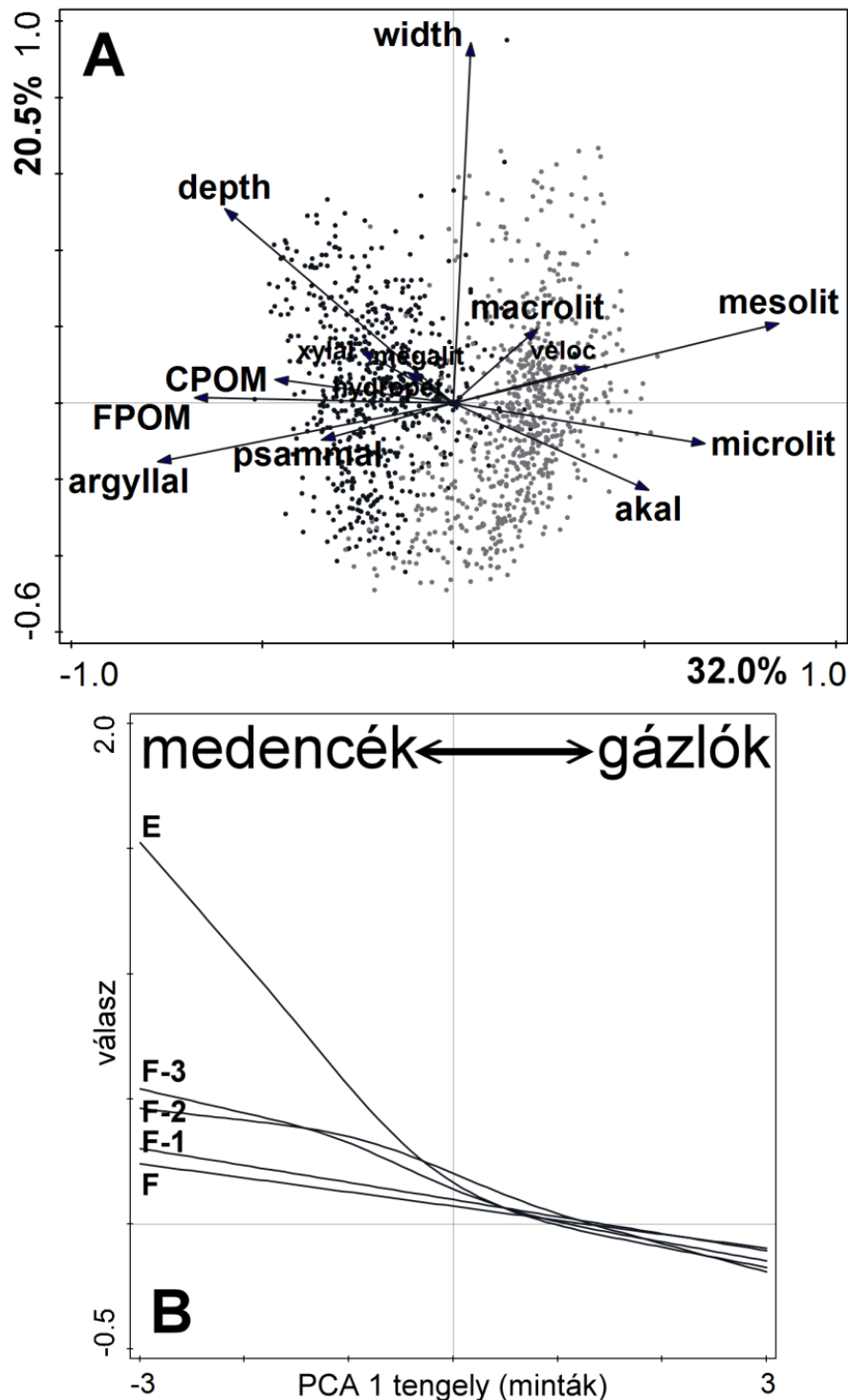
4.9. ábra. A lárvák havi denzitás értékei a vizsgált vízfolyások medencéiben és gázlóiban. [A mintavételi helyek rövidítései az 4.2. ábra szerint, □: interkvartilis terjedelem, ┴: SE (az átlag szórása), –: medián, o: kiugró értékek, *: extrém kiugró értékek; n=2562]. (Boda et al. 2015a nyomán)

A különböző patakszakaszok (élőhelyek) különböző populációszerkezetének létrejöttében (v.ö. 4.3.1. alfejezet, 4.6 ábra) jelentős szerepet játszhat adott szakaszon megtalálható mezo- és mikroélőhely szerkezet és a populáció arra adott válasza. A medencék és gázlók (mezoélőhelyek) között minden mintavételi hely esetében szignifikáns különbséget találtunk a regisztrált egyedszámokban, a medencékben jelentősen magasabb volt a lárvák denzitása (4.9. ábra). Fő jellemzőik (vízszélesség, vízmélység, vízsebesség), valamint a bennük előforduló mikroélőhelyek szerkezeti változatossága alapján a medencék és gázlók jelentősen eltértek egymástól, amely elválás a főkomponens analízisben egyértelműen az első (PCA1) tengely mentén valósult meg (4.10A. ábra), és leginkább a mikroélőhely összetétel, a vízsebesség és a vízmélység eltérő mivolta okozta. A medencék vízmélysége nagyobb volt, jellemző biotikus mikroélőhely típusaiknak az FPOM, CPOM és némileg a xylal, valamint a kis szemcseméretű abiotikus mikroélőhely típusok (argyillal, psammal) bizonyultak. A gázlók ezzel szemben sekélyebbek, a nagyobb szemcseméretű köves mikroélőhely típusok (makro-, mezo-mikrolithal és akal) dominanciájával jellemezhetők.

A minden mintavételi hely minden mintáját magába foglaló teljeskörű elemzésére felépített GLM igazolta (4.2. táblázat), hogy minden bevont paraméter (vízszélesség, vízmélység, mezoélőhely típus és a mikroélőhely diverzitás) szignifikáns hatással volt a *C. heros* térbeli mennyiségi eloszlásának kialakítására. A legerősebb hatást a mezoélőhely típus mutatta, a medencékben több mint kétszer magasabb egyedszám volt tapasztalható, mint a gázlókban. A mikroélőhely összetétel (Simpson diverzitás alapján) is szignifikáns tényező az egyedszámok alakításában, növekedésével az egyedszám csökken, de ez a hatás lényegesen kisebb. Hasonlóképpen kis mértékű, negatív kapcsolatot mutattunk ki a vízmélység, illetve a vízszélesség és az egyedszámváltozás között. Azt is feltételeztük, hogy a többszinten értelmezhető eltérések az élőhelyszerkezetben eltérő hatással lehetnek a mennyiségi viszonyok alakulására a különböző populációmérettel és populációszerkezettel jellemezhető vízfolyás-csoportok (I-IV.) esetében, továbbá hasonló különbségeket vártunk az egyes lárvastádiumok esetén is. Ezért minden vízfolyás csoportra (4.2. táblázat) és minden lárvastádiumra (4.3. táblázat) felépítettünk egy-egy GLM-et. A legfontosabb, erősen (II-IV) vagy marginálisan (I) szignifikáns hatásként minden vízfolyás-csoportban továbbra is a mezoélőhely típus jelentkezett. A mikroélőhely összetételnek az I. és IV. vízfolyás csoportban volt szignifikáns hatása, míg a vízmélység a III. (alacsony egyedszámokkal bíró) csoport kivételével mindenhol, a vízszélesség pedig az I és IV csoportban járult hozzá az egyedszám alakulásához.

Minden lárvastádium denzitására szignifikáns befolyással volt a mezoélőhely típusa (4.3. táblázat), azonban ennek mértéke folyamatosan csökkent a korai stádiumoktól (E) a végső stádium (F) felé haladva. Ezt a hatást a mezoélőhelyek elkülönülését magyarázó első főkomponens tengelyre illesztett modellekkel is alátámasztottuk (4.10B. ábra). A kisebb lárvák egyértelműen a medencéket preferálják míg a nagyobbaknál ez szintén szignifikáns, de nem annyira kifejezett. A mikroélőhely összetétel is szignifikánsan meghatározza minden lárvastádium denzitását (4.3. táblázat). Ez a hatás markáns a korai stádiumok eloszlására, de az utolsó két stádium esetében kevésbé erőteljes. A vízszélesség és a vízmélység hatása is szignifikáns, de az egyedszámokat minimálisan formálja.

medencék ← → gázlók



4.10. ábra. (A) A 8 vízfolyás összes vizsgált medencéjének és gázlójának mikroélőhely összetétele és hidrológiai jellemzői alapján végzett főkomponens analízis (PCA) kettős szórásdiagrammja (a sajátértékeket a tengelyeken tüntettük fel %-ban; szürke pont – gázlók, fekete pont – medencék, width: vízszélesség, veloc: vízsebesség, depth: vízmélység). A mezóélőhely típusok egyértelműen az első tengely mentén válnak szét a mikroélőhely típusok és a vízmélység alapján. **(B)** Az egyes lárvastádiumok egyedszámának illesztése GAM modellek segítségével a PCA első tengelyére. A korai stádiumú lárvák erős preferenciát mutatnak a medencék iránt, amely mindvégig megmarad, de határozottan és folyamatosan csökken a későbbi stádiumok (F-3-tól F-ig) felé haladva. **(Boda et al. 2015a nyomán)**

4.2. táblázat: Az általános lineáris modellek (GLM) eredményei a teljes adatsorra (TOTAL: minden mintavételi hely) és vízfolyás csoportokonként (I-IV.). A mezoélőhely szerkezet alapvető szerepet játszik a faj denzitásának kialakításában, de emellett a mikroélőhely diverzitásnak, a vízmélységnek és -szélességének is fontos szerepe van több vízfolyás csoport esetén is. (Modellparaméter: egyedszám/m² becsült változása az adott tényező hatására, SE: az átlag szórása, t: próbastatisztika értéke, p: szignifikancia, * p<0,05, Boda et al. 2015a nyomán).

	Modell paraméter	SE	t	p
TOTAL				
tengelymetszet	1,928	0,233	8,284	0,000
vízszelesség (cm)	-0,018	0,004	-5,109	0,000*
vízmélység (cm)	-0,055	0,006	-9,635	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,163	0,048	-3,422	0,001*
mezoélőhely típus=medence	2,155	0,140	15,443	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
I. CSOPORT (BAR, KOR)				
tengelymetszet	2,348	0,784	2,995	0,019
vízszelesség (cm)	-0,003	0,015	-0,195	0,000*
vízmélység (cm)	0,002	0,018	0,109	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,414	0,159	-2,606	0,014*
mezoélőhely típus=medence	2,870	0,542	5,291	0,056
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
II. CSOPORT (MAZ, OLV)				
tengelymetszet	0,509	0,314	1,621	0,106
vízszelesség (cm)	-0,004	0,004	-0,962	0,337
vízmélység (cm)	-0,020	0,005	-3,995	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	0,031	0,060	0,516	0,606
mezoélőhely típus=medence	1,810	0,175	10,377	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
III. CSOPORT (HID, VAR)				
tengelymetszet	-0,109	0,077	-1,415	0,158
vízszelesség (cm)	0,002	0,001	1,656	0,098
vízmélység (cm)	-0,001	0,001	-1,162	0,246
mikroélőhely diverzitás index	0,017	0,014	1,232	0,219
mezoélőhely típus=medence	0,121	0,050	2,389	0,017*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
IV. CSOPORT (HOS, PET)				
tengelymetszet	0,472	0,122	3,885	0,000
vízszelesség (cm)	-0,003	0,002	-1,989	0,047*
vízmélység (cm)	-0,006	0,002	-2,667	0,008*
mikroélőhely diverzitás index	-0,048	0,023	-2,062	0,040*
mezoélőhely típus=medence	0,363	0,071	5,113	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			

4.3. táblázat. Az egyes lárvastádiumonkénti adatsorokra lefuttatott általános lineáris modellek (GLM) eredményei. A vízmélység és szélesség, valamint a mezoélőhely típus minden stádium egyedszámának alakulására jelentős hatással volt. Az F, F-1 és E lárvák mennyiségi eloszlását befolyásolta még a mikroélőhely összetétel is. (Modellparaméter: az egyedszám/m² becsült változása az adott tényező hatására, SE: az átlag szórása, t: próbastatisztika értéke, p: szignifikancia, * p<0,05, Boda et al. 2015a nyomán).

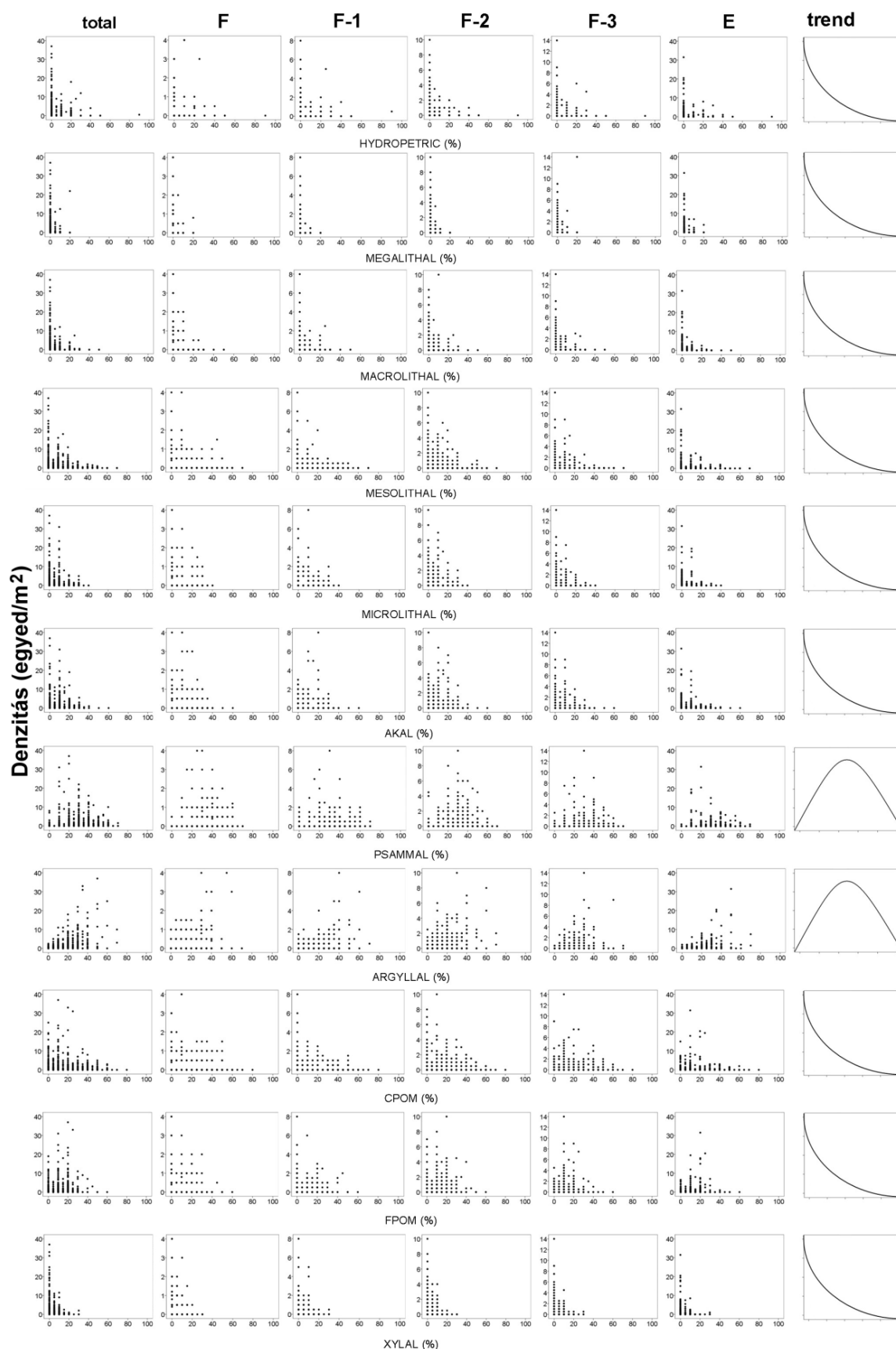
	Modell paraméter	SE	t	p
F stádium				
tengelymetszet	0,218	0,032	6,879	0,000
vízszelesség (cm)	-0,002	0,000	-3,831	0,000*
vízmélység (cm)	-0,003	0,001	-3,366	0,001*
mikroélőhely diverzitás index	-0,002	0,001	-3,582	0,000*
mezoélőhely típus=medence	0,147	0,019	7,705	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
F-1 stádium				
tengelymetszet	0,271	0,040	6,860	0,000
vízszelesség (cm)	-0,002	0,001	-4,135	0,000*
vízmélység (cm)	-0,005	0,001	-4,712	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,002	0,001	-3,448	0,001*
mezoélőhely típus=medence	0,188	0,024	7,941	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
F-2 stádium				
tengelymetszet	0,305	0,067	4,577	0,000
vízszelesség (cm)	-0,003	0,001	-3,079	0,002*
vízmélység (cm)	-0,012	0,002	-7,550	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,001	0,001	-0,550	0,583
mezoélőhely típus=medence	0,515	0,040	12,896	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
F-3 stádium				
tengelymetszet	0,263	0,064	4,097	0,000
vízszelesség (cm)	-0,002	0,001	-2,561	0,011*
vízmélység (cm)	-0,012	0,002	-7,645	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,001	0,001	-0,842	0,400
mezoélőhely típus=medence	0,491	0,039	12,741	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			
E stádium				
tengelymetszet	0,703	0,139	5,038	0,000
vízszelesség (cm)	-0,006	0,002	-3,038	0,002*
vízmélység (cm)	-0,019	0,003	-5,478	0,000*
mikroélőhely diverzitás index	-0,005	0,002	-2,348	0,019*
mezoélőhely típus=medence	0,683	0,084	8,169	0,000*
mezoélőhely típus=gázló	0,000			

Mivel a mikroélőhely összetétel egyedszámra gyakorolt hatása a legtöbb esetben jelentősnek bizonyult, így érdemesnek láttuk megvizsgálni az egyedszámok alakulását az egyes mikroélőhely-típusok százalékos részesedésének függvényében összesítve és lárvastádiumonkénti bontásban is (4.11. ábra). A legtöbb mikroélőhely típus százalékos arányának növekedésével csökkent a medencékben és gázlókban előforduló egyedek száma minden lárvastádium esetében, amely alól csak két mikroélőhely típus képez kivételt, a kisebb szemcsemérettel jellemezhető psammal és argyllal arányának növekedésével a preferencia erősödött, majd gyengült, az egyedszámok alakulása a mikroélőhely-részesedés változásával a szinte mindenhol látott exponenciális lefutás helyett inkább haraggörbével volt jellemezhető.

A fentieket összegezve, a Balkáni hegyiszitakötő egyedei minden lárvastádiumban a kisebb szemcseméretű aljzattípust részesítik előnyben, amelyek a medencékben nagyobb arányban fordulnak elő. Ez teszi a medencéket, részben kiegészítve a vízmélység és a vízszélesség változásával, valamint valószínűleg egyéb, részletesen itt nem vizsgált jellemzőikkel együtt, minden lárvastádium által jobban kedvelt mezoélőhelyekké, ahol különösen a korai stádiumú lárvák leginkább megtalálják életfeltételeiket.

Eredményeink összhangban vannak a Lang és munkatársai (2001) által leírtakkal, miszerint a kisebb lárvák a nagyobb foltokat preferálják, ahol alacsony heterogenitású finom üledéktípusok jellemzőek, míg a nagyobb lárvák a heterogénebb foltokban is gyakoriak, például olyan homokos élőhelyfoltokban, melyek durva kavicsos, köves üledéktípusokkal is tarkítottak. Mindezekkel a *C. heros* élőhelypreferenciájával kapcsolatos korábbi ismereteket finomítottuk, rámutatva, hogy annak ellenére, hogy a különböző lárvastádiumok mikroélőhely preferenciája nem mutatott eltérést, de a preferencia erőssége különböző. A fiatalabb lárváknak esszenciális a kisebb szemcseméretű szubsztrátok magasabb aránya ahhoz, hogy képesek legyenek beásni magukat az üledékbe. Ezek a feltételek pedig a nagyobb vízmélységű és lassabban áramló medencékben találhatók meg. A nagyobb lárvák használják ugyan a durvább szemcseméretű aljzattípusokkal jellemezhető foltokat is, de a mikroélőhely típusok magas heterogenitása egyik lárvastádium esetén sem tűnik igazán előnyösnek.

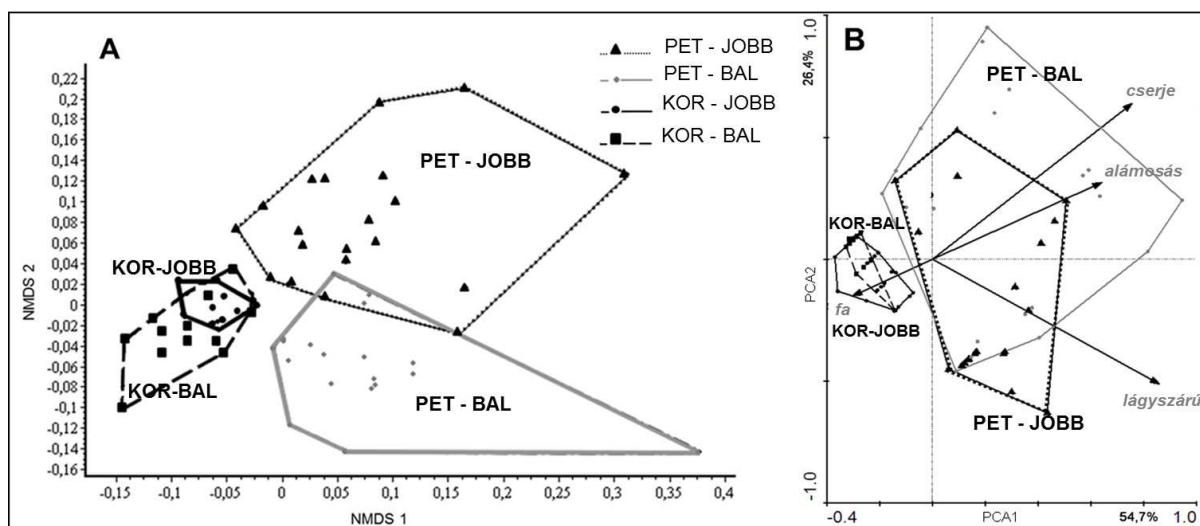
Mindezek alapján a *C. heros* mikroeloszlása nagymértékben függ a vízfolyás mezoélőhely szerkezetétől és mikroélőhely összetételétől, így a későbbiekben a faj élőhelyeire irányuló bármilyen mederrendezési, vízkormányzási munkálatok során ezt mindenképpen szem előtt kell tartani.



4.11. ábra. A teljes egyedszám (Total) valamint az egyes stádiumok (E→F) denzitásának alakulása az egyes mikroélőhely típusok %-os összetételének függvényében. Lárvastádiumoktól függetlenül a faj számára az legoptimálisabbnak bizonyuló aljzat (mikroélőhely) összetételében közepes arányban van jelen a psammal és argyllal mérettartomány, míg a többi aljzattípus részesedése alacsony. (Boda et al. 2015a nyomán)

4.4. A Balkáni hegyiszitakötő kirepülési periódusa, kibújási viselkedése és az azt befolyásoló tényezők

A lárvák kirepülés előtti viselkedése, a kirepülési időzítése, a vízszegélytől a kirepülési aljzatig megtett út és a kirepülési aljzatválasztás erősen befolyásolhatja az egyes fajok kirepülési sikerességét, mindezek által a kibújás közben bekövetkezett mortalitáson keresztül az utódgeneráció létrejöttét, a populációk dinamikájának alakulását, és végső soron a faj fennmaradását egy adott élőhelyen. Hipotézisünk szerint a partmenti vegetáció összetétele és szerkezete hatással van a faj kirepülési viselkedésére, a megtett távolságokra és az aljzatválasztásra. Első lépésben feltártuk a vizsgálatba bevont patakszakaszok vegetációjának különbségeit az exuvium vizsgálat során is használt 10×10 méteres alapterületű négyzethálós bontásban. A partmenti növényzet taxonómiai összetételének összevetésére elvégzett NMDS analízis szórásdiagramja (4.12A. ábra) a két mintavételi hely (PET, KOR) teljes és szignifikánsan (PERMANOVA, $F=22,79$, $p=0,0001$) elkülönülését mutatta a jellemző fa, cserje és lágyszárú növényfajok alapján. A vízfolyások két partoldalának vegetációja is szignifikánsan eltérő egymástól mindkét mintavételi helyen (PET: $F=6,287$, $p=0,0001$, KOR: $F=4,480$, $p=0,0001$), de amíg a PET esetében sokkal nagyobb variancia és elkülönülés figyelhető meg minimális átfedéssel, addig a KOR-nál kisebb változatosság mellett egymásba ágyazott mintázatot láthatunk, a partoldalak különbsége a konvex burkok kiterjedésében nyilvánul csak meg, a bal oldal egyes négyzetei között nagyobb az eltérés, míg a jobb oldal homogénebb. A vegetáció szerkezeti jellemzői (fa, cserje és lágyszárú vegetáció borítás értékei és az alámosások által érintett partszakaszok aránya) alapján végzett főkomponens-analízis kettős szórásdiagramja (4.12B. ábra) is nagy vonalakban az előzőekben látott mintázatot mutatja. A két mintavételi hely szignifikánsan különbözik egymástól ($F=41,94$, $p=0,0001$), leginkább a fa és cserjeborítás különbségeiből, valamint az itt jelenlévő alámosásokból fakadóan. A PET esetében a cserje és alámosás borításokkal pozitív, míg a fa borítással negatív asszociációban helyezkedik el, a KOR pozíciója pedig ezzel ellentétes. A fajösszetételhez hasonlóan a PET-nél a szerkezeti elemek arányában is sokkal nagyobb változatosság figyelhető meg, míg a KOR-nál látható kisebb változatosságot kizárólag a fa borítás kvadrátok közötti minimális eltérése okozza (4.12B. ábra). A PET-nél a jobb és bal partoldal szerkezetében is szignifikánsan különbözik egymástól ($F=5,106$, $p=0,0038$), a KOR esetében ez nem kifejezett ($F=3,407$, $p=0,0584$).



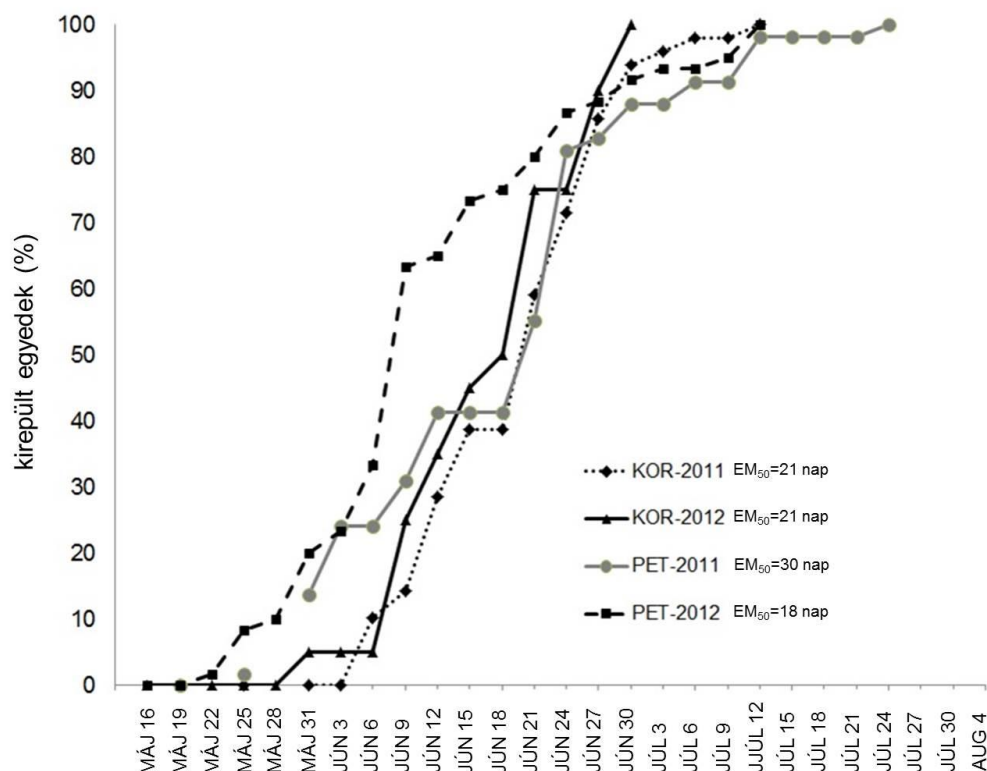
4.12. ábra. (A) Az élőhelyek és partoldalaik vegetációjának taxonómiai összetétele alapján elvégzett nem metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) szórásdiagrammja (final stress: 0,14) és **(B)** az élőhelyek és partoldalaik vegetációs szerkezetének a jellemzői alapján elvégzett főkomponens analízis (PCA) kettős szórásdiagrammja (a sajátértékek a tengelyek mentén olvashatók %-ban kifejezve). A vizsgált két mintavételi hely jelentős mértékben különbözik egymástól a jellemző növényfajaik és vegetációszerkezetük alapján: a KOR kevésbé diverz fajösszetétellel és homogén szerkezettel, míg a PET ennek ellentéte, ahol a jobb és bal partoldal vegetációja és szerkezete is jelentősen eltér egymástól. (Boda et al. 2015b nyomán)

4.4.1. A kirepülési időzítése

A két mintavételi szakaszon az első két év alatt összesen 187 exuviumot regisztráltunk [PET: 118 (63,1%) KOR: 69 (36,8%)]. Az első egyedeket mindkét évben a PET mentén gyűjtöttük (2011.05.25., 2012.05.22.), majd az első évben két, a második évben egy héttel később került elő az első lárvabőr a KOR szakaszon (2011.06.06., 2012.05.31., 4.13. ábra). Annak ellenére, hogy a KOR esetében később kezdődött a kirepülés, mindkét évben korábban is ért ott véget (KOR: 2011.07.12., 2012.06.30, PET: 2011.07.24., 2012.07.12). A két vizsgált szakasz közelsége ellenére mind a kibújási periódus hosszában (PET: 59, 51; KOR: 37, 31), mind az EM50 értékekben (azon napok száma, amely alatt az egyedek legalább 50%-a kirepül; PET: 27, 18; KOR: 21, 21) jelentős eltérések láthatók, amelyek nemcsak a helyek között, hanem – a PET esetében különösen – szakaszon belül az egyes vizsgálati évek között is markánsak (4.13. ábra).

Nagyobb térléptékben, a földrajzi helyzet (szélesség) és a tengerszint feletti magasság befolyásolja a szitakötők kirepülési ütemezését (Schiemenz 1952, Corbet 1983). A faj kirepülése például kissé északabbra és enyhén magasabb térszínen, Szlovéniában (Šalamun 2016) vagy éppen Csehországban (Holuša és Holušová, 2022) kissé később kezdődik (május végén) és jóval tovább tart (augusztus második fele).

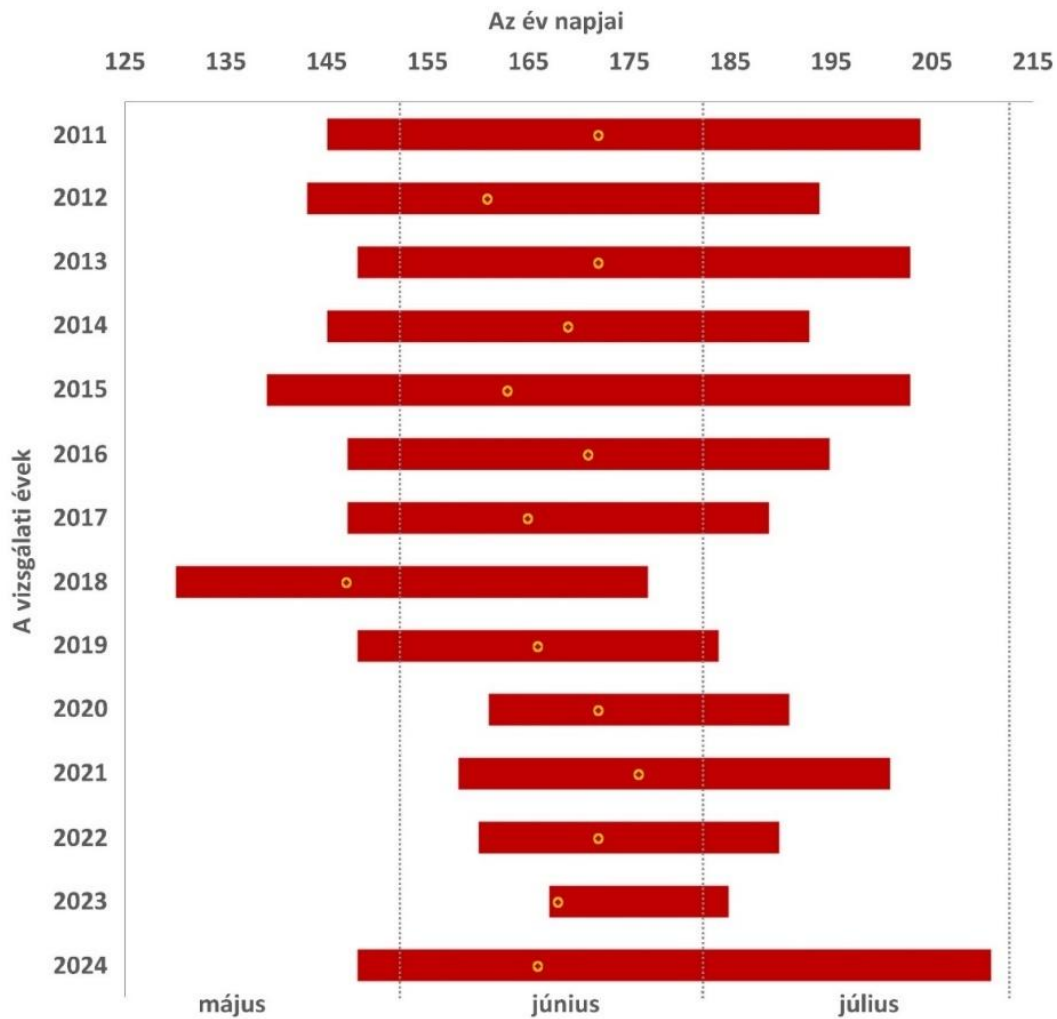
A mecseki élőhelyeink esetében azonban ebből a szempontból nem találunk kifejezett eltéréseket, ezért a két szakaszon tapasztalt különbségek, úgy véljük, leginkább a völgy irányultságával, valamint geomorfológiai jellemzőivel és az ezek által meghatározott mikroklimájával hozható összefüggésbe. A KOR északi irányultságú mély és hűvös völgyben, míg a PET nyugati irányultságú szélesebb, melegebb völgyben fut.



4.13. ábra. A kirepült egyedek kumulatív száma (%) a mintavételi napok függvényében évenkénti bontásban. EM₅₀: azon napok száma, amikor az egyedek legalább 50%-a kirepült. (Boda et al. 2015b nyomán)

A vizsgálat folytatásában 2013 és 2024 között további 547 exuviumot regisztráltunk a PET – a korábbi két évben is – vizsgált szakaszán. A teljes, 14 évet felölelő adatsor alapján a kibújás kezdete május 10 (2018) és június 16 (2023), a vége június 26 (2018) és július 27 (2024) között volt, a kibújási időszak hossza – 2023-ban egy extrém rövid, mindössze 18 nap hosszú, nagyon kis egyedszámmal jellemezhető időszakot kivéve – általában 30 és 64 nap között volt (4.14. és 4.15. ábrák). Az EM₅₀ értékek leginkább 12 és 27 között változtak, kivéve a 2023-as évet, amikor már a kibújás első napján elérte ezt (4.14. ábra). A kibújt egyedek számában is jelentős ingadozás látható, évi 11 (2023), illetve 13 (2013, 2022) és 101 (2015) egyed között változott a 14 év során (4.15. ábra).

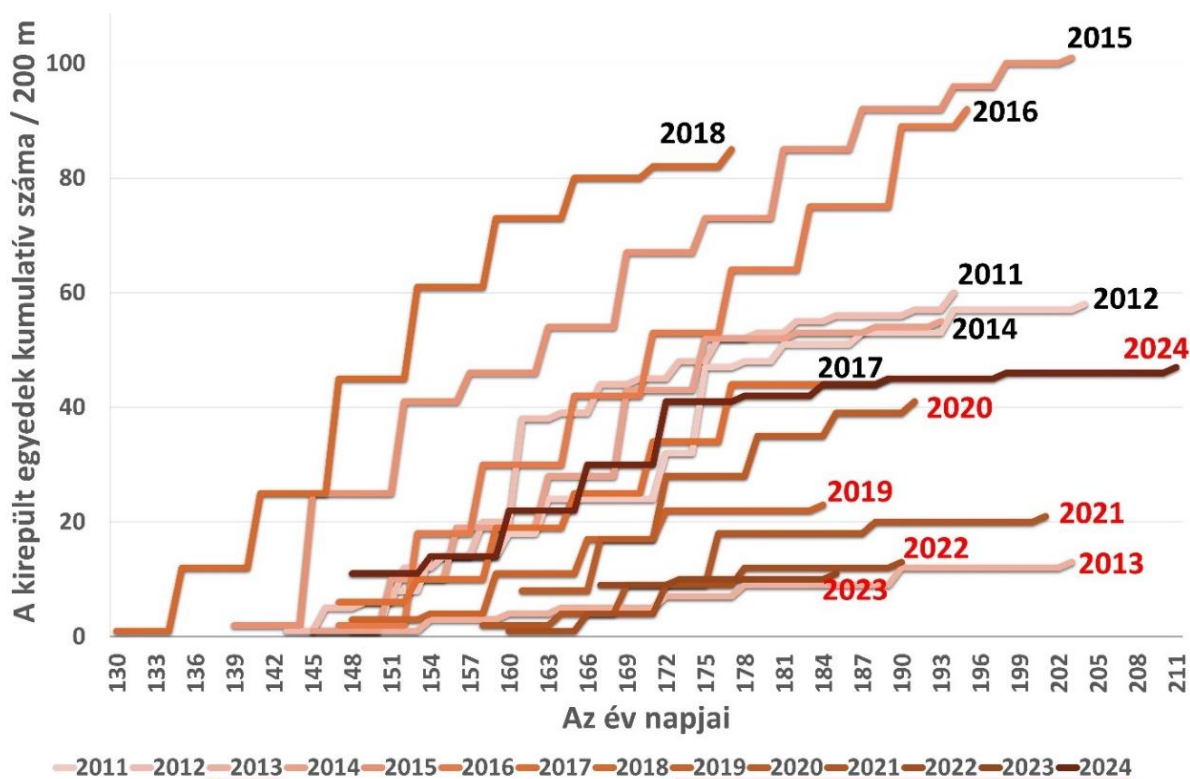
Bár e jelentős ingadozás okának egyértelmű feltárását lehetővé tevő elemzésekhez szükséges környezeti paramétereket nem mértünk, és a területen végzett beavatkozásokról is csak azok nyomaiból vannak információink, azonban egyetlen markáns, az élővilág számára mindenképpen drasztikus hatást (v.ö. Datry 2012, Leigh és Datry 2017) egyértelműen be tudunk azonosítani, ami minden bizonnyal befolyásolta a kirepülő egyedek számát, és nagy valószínűséggel e változás fő mozgatójaként azonosítható. Ez pedig az adott szakasz változó időtartamú, de mindenképpen hetekben mérhető hosszúságú kiszáradása a nyári időszakban. Tudomásunk szerint néhány extrém eseménytől eltekintve a Petőczy-árok adott szakasza a vizsgálatainkat megelőzően állandó vízfolyásnak számított (Bozóki et al. 2024). A kiszáradás az általunk vizsgált periódusban 2012-ben jelentkezett első ízben, az adott szakaszon augusztus közepétől október elejéig vízáramlás nem volt, felszíni vízként csak az adott szakasz legnagyobb medencéi szolgáltak ideig-óráig.



4.14. ábra. A kirepülési periódus hossza az egyes években a Petőczy-árok vizsgált szakaszán 2011 és 2024 között. A sárga körök az EM₅₀ értékeket mutatják, azaz azt a napot, ameddig az adott évben bújó összes egyed 50%-a már kirepült. (eredeti)

A következő évben (2013) az előző két évhez képest drasztikus visszaesést tapasztaltunk a kirepülő egyedek számában, a korábbi 60 körüli helyett csak 13 exuviumot találtunk, majd 2014-ben mindez visszaállt a korábban látott szintre (55), és további két évre több mint másfélszeresére növekedett (101, 92) (4.15. ábra).

A kiszáradás újra hat év folyamatos vízborítás után jelentkezett (2018-ban) és azóta változó intenzitással, de minden évben jelen van (**Bozóki et al. 2024**). A nyári időszakban hetekre megszűnt a vízáramlás az érintett szakaszon, az ebből a szempontból legintenzívebb években (pl. 2020, 2022, 2024) a medencék is hosszú időre teljesen kiszáradtak. Az egyedszámváltozások egyértelműen tükrözik a kiszáradás hatását, minden kiszáradást követő évben az „állandó vízáramlású” évek egyedszámainak töredékét regisztráltuk. A 2013 és 2014 év adatai alapján erősen valószínűsíthető, hogy a kiszáradás leginkább az utolsó stádiumos lárvákat érinti, hiszen az egyszer jelentkező, majd nem ismétlődő kiszáradás csak egy évre vettette vissza a kirepülő egyedek számát. Ugyanakkor a 2018-tól minden évben ismétlődő hatás alatt az egyedszámok rendre elmaradtak a korábbiaktól (4.15. ábra), a kirepülési időszak is lerövidült (4.14. ábra).



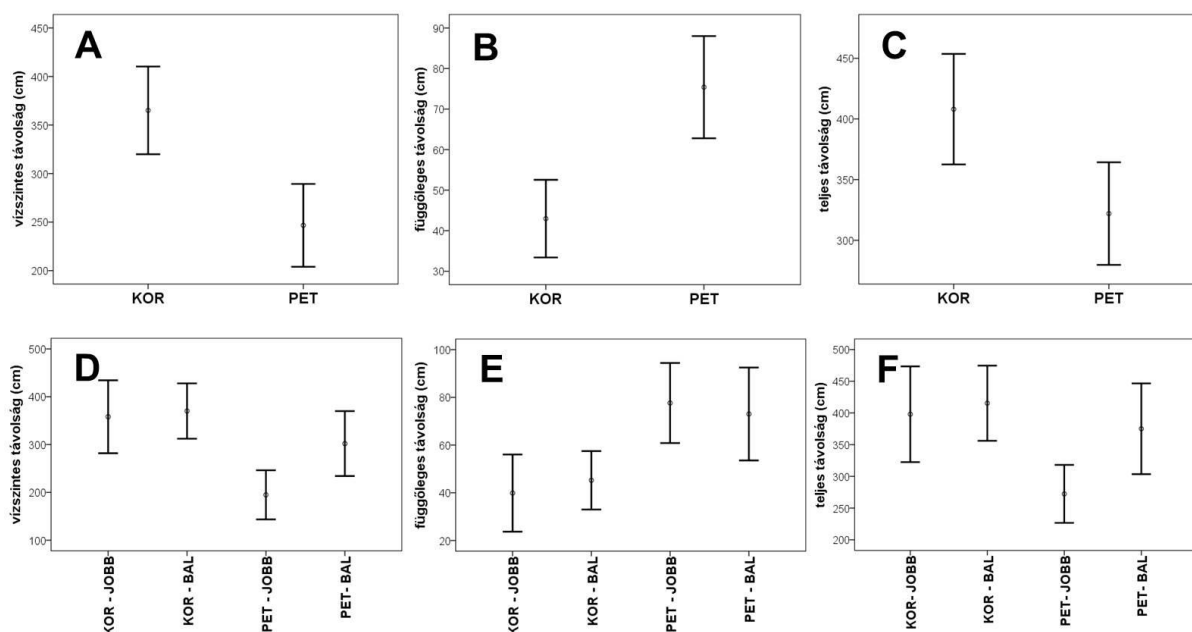
4.15. ábra. A kirepült egyedek számának alakulása a regisztrált exuviumok alapján a Petőczy-árok vizsgált szakaszán a kirepülési időszakokban 2011 és 2024 között. A főábrán piros évszámokkal jelölt, a jelmagyarázatban pirossal aláhúzott évek esetében az azt megelőző év nyarán az adott szakaszon kiszáradási esemény történt, míg a fekete évszámokkal jelölt éveket (időszakokat) megelőző évben ilyen nem volt. (eredeti)

A kiszáradás mértéke és a vízáramlás szünetelésének hossza 2022-ben volt a legnagyobb, minden bizonnyal ennek következtében 2023 jelentette az extrém mélypontot a vizsgálatok során mind egyedszámban (11), mind kirepülési periódus hosszában (18 nap). Ezek után némiképp érdekes eredményeket hozott a 2024-es év, ahol mind az összességében közepesnek tekinthető egyedszámmal (46), mind az egyik leghosszabb kirepülési periódust produkálva alaposan meglepett minket a faj. A korábbi évekhez hasonlóan az adott szakasz 2023-ban is kiszáradt, de az az év, összevetve páros szomszédjaival sokkal „nedvesebbnek” bizonyult, mind a tavaszi, mind az őszi időszak jelentősebb mennyiségű csapadékkal járt, ami több helyen változó intenzitású villámárvizek formájában zúdult le a vízfolyásokon, néhol nagymértékben átrendezve azok medermorfológiai képét is. Tekintve, hogy a Petőczy-árok felsőbb szakaszain továbbra is vannak még állandó vízáramlású részek, így feltételezhető és jelenleg az egyetlen hipotézisünk a jelenségre, hogy egy ilyen őszi áradási esemény a felsőbb szakaszokról sodort utolsó stádiumos lárvákat a vizsgált szakaszra, és ezek kibújását tapasztaltuk 2024-ben.

4.4.2. Utolsó lépések a kibújás előtt

A 2011-ben és 2012-ben végzett vizsgálatok alapján a kibújást megelőzően lárvák a vízszegélytől a kirepülési helyig átlagosan 290 cm vízszintes és 63 cm függőleges távolságot tesznek meg, a teljes átlagos távolság 353 cm volt. A legtávolabbi egyedet 930 cm távolságban találtuk a vízszegélytől a KOR szakaszon, míg legmagasabbra (310 cm) a PET esetében mászott egy egyed. A legnagyobb teljes távolság 1030 cm volt (PET). A hím és nőstény egyedek által megtett távolságokban nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget sem a teljes adatsorban, sem mintavételi helyenként, ugyanakkor a mintavételi szakaszok összevetése szignifikáns eltéréseket mutatott. A lárvák távolabbra másztak a KOR szakaszon, de a PET esetében magasabban találtak megfelelő kibújási helyet (4.16A-C. ábra). A jobb és bal partoldalakon megtett távolságokat összehasonlítva a homogén partoldalakkal rendelkező KOR esetében nem, a változatosabb PET esetében viszont szignifikáns különbséget találtunk a vízszintes megtett utak hosszában, míg a függőleges távolságokban ott sem volt különbség (4.16D-F. ábra). A teljes adatsort nézve szignifikáns negatív korreláció volt a vízszintes és függőleges távolságok között. A megtett távolságokat összevetve a PET és KOR partvonalait szegélyző vegetáció szerkezetével és összetételével (v.ö. 4.4. alfejezet bevezetője, 4.12 ábra.), szignifikáns korrelációt igazoltunk: a növényzet változatosságának növekedésével csökkent a lárvák által vízszintes megtett távolság és nőtt a függőleges irányban megtett út.

Minden exuvium esetében mértünk függőleges távolságot, így joggal feltételezhetjük, hogy a lárvának mindenképpen szükséges eljutnia egy bizonyos magasságba, hogy a kibújás megkezdődhessen. Ez valószínűleg genetikailag kódolt jellemző elősegítheti a mortalitás csökkenését ebben a védtelen életszakaszban, akár a hirtelen jelentkező áradásokkal szemben, akár a kibújás után segítve a minél könnyebb szárnyra kelést, így a ragadozóktól menekülést. Ha a lárvák rögtön a vízből kiérve találnak olyan aljzatot, amin megnyugtató magasságba tudnak mászni, akkor nem is mennek távolabb a víz szegélyétől. Corbet (1957, 1983) és Bennett és Mill (1993) szerint a magasra mászás a nagy lárvális denzitású populációk jellemző reakciója, ami csökkentheti a túlzsúfoltságából fakadó hatásokat, jobban szétszóródva kevésbé zavarják egymást az egyedek a kirepülési folyamat során. A szétszóródásnak szerepe lehet a denzitás-függő ragadozók (madarak, hangyák, darazsak) elkerülésében is (Miller 1964, Farkas et al. 2012). Valószínűsíthető az is, hogy a kibújásra készülő lárváknak az aljzatkereséshez és az imágóvá vedléshez adott mennyiségű energia áll rendelkezésre, így nagyobb vízszintes megtett távolság után már nincs energiatartalék magasabbra jutni. Változatosabb, gazdagabb cserje- és lágyszárú szint esetén hamarabb találhatnak megfelelő aljzatot, így a vízszintes megtett távolság ezeken a helyeken kisebb, több energia marad magasabbra mászni. A vegetációszerkezet és a megtett út kapcsolatának vonatkozásában megállapításaink összecsengenek Kormondy és Gower (1965) eredményeivel, miszerint a szitakötők kirepülés előtt viselkedését a vegetáció összetétele és szerkezete, valamint Suhling és Müller (1996) munkájával, ahol a partoldalak geomorfológiai jellemzői és a vegetációja szintén jelentős mértékben befolyásolta az lárvák parttól eltávolodásának mértékét a kirepülés előtt.



4.16. ábra. A lárvák vízszegélytől a kirepülési helyig megtett vízszintes (A, D), függőleges (B, E) és teljes (C, F) útja a két mintavételi szakaszon (A-C) és a mintavételi helyek partoldalai között (D-F). Amíg a mintavételi helyek között minden távolság esetén (A, B, C), és a PET két partoldala között vízszintes és teljes távolságokban (D, F) jelentős különbségek figyelhetők meg, addig a KOR partoldalai között nem látunk jelentős különbséget egyik távolság esetén sem (D, E, F). KOR: Körtvélyesi-forrás, PET: Petőczy-árok, ○: átlag, ┐: konfidencia intervallumok. (Boda et al. 2015b nyomán)

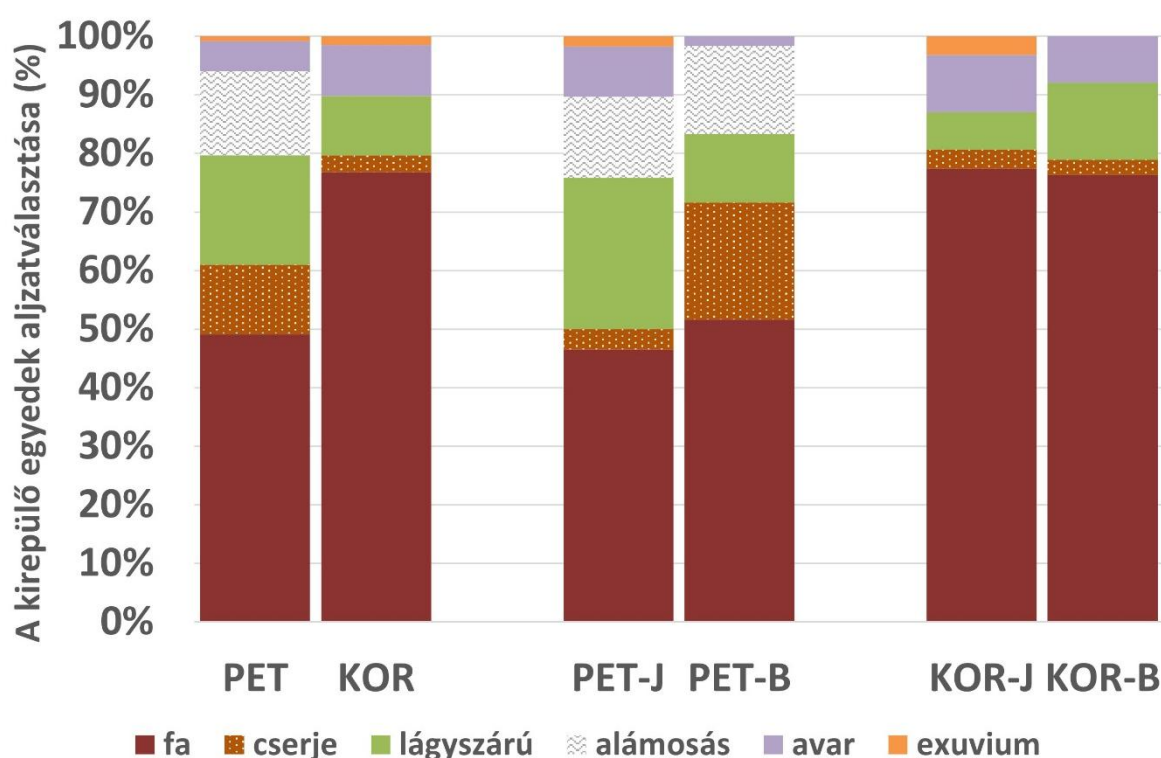
4.2.3. Kirepülési aljzatválasztás

A lárvák kirepülési aljzatválasztásában szignifikáns különbségeket találtunk a két mintavétel szakasz (KOR és PET) között, valamint a PET esetében a két partoldal összehasonlítása során. A leginkább kedvelt aljzat mindenhol a fa (fatörzs) volt, azonban míg a KOR esetében nagyon magas arányban (~80%) választották ezt az egyedek, addig a PET esetén a választás sokkal változatosabbnak bizonyult. A PET két partoldalát összevetve a fa, mint aljzat aránya közel azonos (~50%), de míg a bal partoldalon ezt a lágyszárú (26%), addig a jobb oldalon a cserje (20%) követi (4.17. ábra). Mindez kiválóan megfeleltethető a két partoldal vegetációjában, vagyis az aljzat-kínálatban meglévő különbségeknek (4.18. ábra, v.ö. 4.12. ábra). A nagyobb aljzat változatosság egyben változatosabb választást is eredményez. Ugyanakkor a fák választásának dominanciája azok kisebb vagy nagyobb részesedése esetén is egyértelműen látható, hiába csak 20% körüli vagy az alatti az átlagos részesedése (4.18A. ábra, PET), ennél jóval magasabb arányban választják az egyedek (~50%, 4.18B. ábra, PET). Ennek köszönhető az is, hogy a vegetáció szerkezeti és összetételi jellemzői alapján nem tudtunk szignifikáns összefüggést igazolni az aljzatválasztással, ugyanakkor a többi aljzattípus elérhetőségére nézve a korreláció sokkal egyértelműbb.

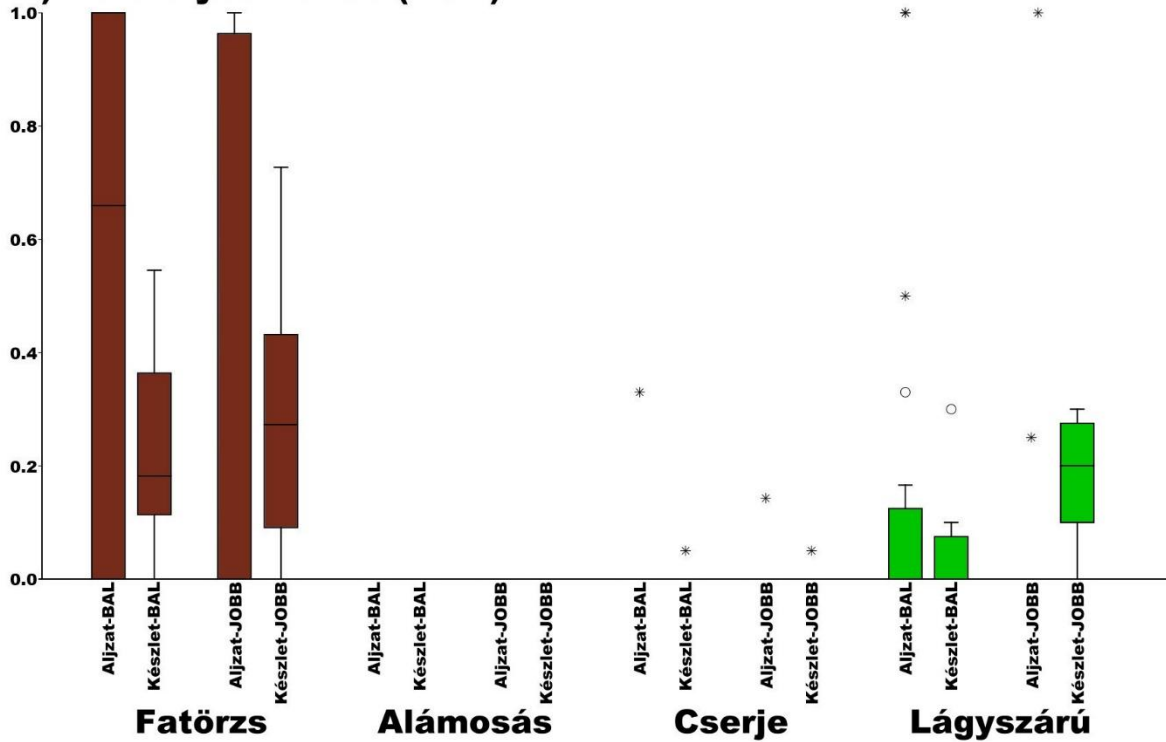
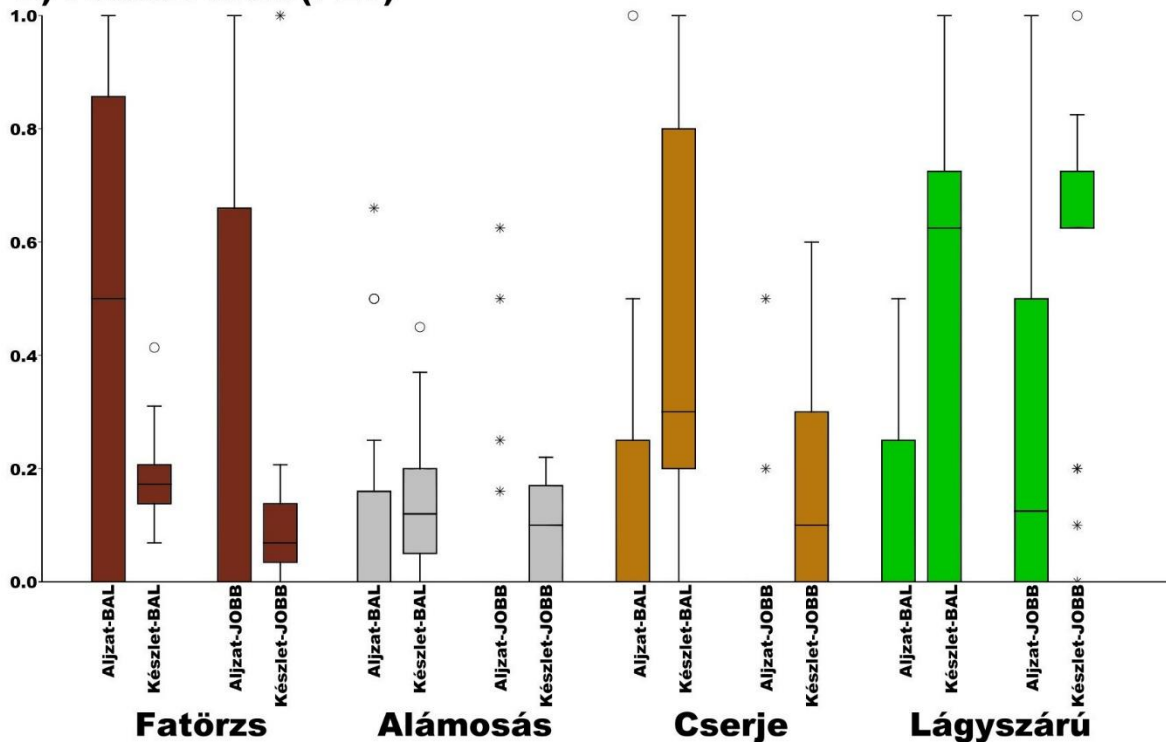
Kirepülési aljzatválasztásról korábban szinte csak egyedi megfigyelések voltak (Tóth 2006b, 2010), amelyek, összhangban a mi eredményeinkkel, rendre a fatörzseket említik legkedveltebb kibújási aljzatként. Ezért is meglepő, amit Holuša és Holušová (2022) regisztrált Csehországban, ahol a legnépszerűbb aljzatok a (valószínűsíthetően lágyszárú) növények levelei (57%), majd a lágyszárúak szárrészei (21%) voltak, és csak ezután következnek a

fatörzsek (17%) és falevelek (15%). Ezek alapján úgy tűnik az élőhelyszerkezet bizonyos esetekben, pl. a fák nagyon alacsony sűrűsége esetén, felülírhatja a fa dominanciát.

Clausnitzer és munkatársai (2009) hangsúlyozták, hogy az élőhelyek megváltozására (erdő borítás csökkenése, megnövekedett erózió) a szitakötő populációk gyorsan és erőteljesen reagálnak. A Balkáni hegyiszitakötő kirepülési aljzatválasztásával kapcsolatos eredményeink közvetve alátámasztják ezt a megállapítást. A vízfolyások mentén az élőhelyi adottságoknak megfelelően módosul a faj kirepülési viselkedése, a vegetáció megváltozása vagy megváltoztatása hatással lehet a következő generáció egyedszámának alakulására és a populációk túlélésére. A fák eltűnésével valószínű más aljzatok is megfelelőek lehetnek (v.ö. Holuša és Holušová 2022), de a populációk hosszú távú fennmaradása terepi tapasztalatok és faunisztikai adatok alapján már úgy tűnik nem biztosított ilyen területeken. A Mecsekben stabil populációkat olyan vízfolyásokban találunk, melyek partoldalait idős, többé-kevésbé természetközeli erdők borítják (Boda et al. 2011). Vizsgálatunkban a lárvák a legnagyobb arányban a fatörzset választották kirepülési aljzatként, így a partmenti erdei élőhelyek megőrzése döntő fontosságú lehet a *C. heros* populációk hosszú távú fennmaradásához. Ehhez olyan erdőgazdálkodási rendszer kiválasztását javasoljuk, mely elkerüli a tarvágási módszer használatát és megelőzi a nagy lécek kialakulását az erdő lombkorona szintében, különösképpen a patakok mentén, így akadályozva az aljnövényzet túlbujjánzását. Kulcskérdés lehet a faj sikeres megőrzéséhez, élőhelyeinek megfelelő szemléletű kezeléséhez a vízfolyások partmenti erdeinek lehetőleg minél érintetlenebb állapotban történő megőrzése.



4.17. ábra. Az egyedek kirepülési aljzatválasztásának százalékos megoszlása a két mintavételi helyen (PET: Petőczy-árok, KOR: Körtvélyesi-forrás,), illetve a mintavételi helyek bal (-B) és jobb (-J) partoldalai között. (eredeti)

A) Körtvélyesi-forrás (KOR)**B) Petőczy-árok (PET)**

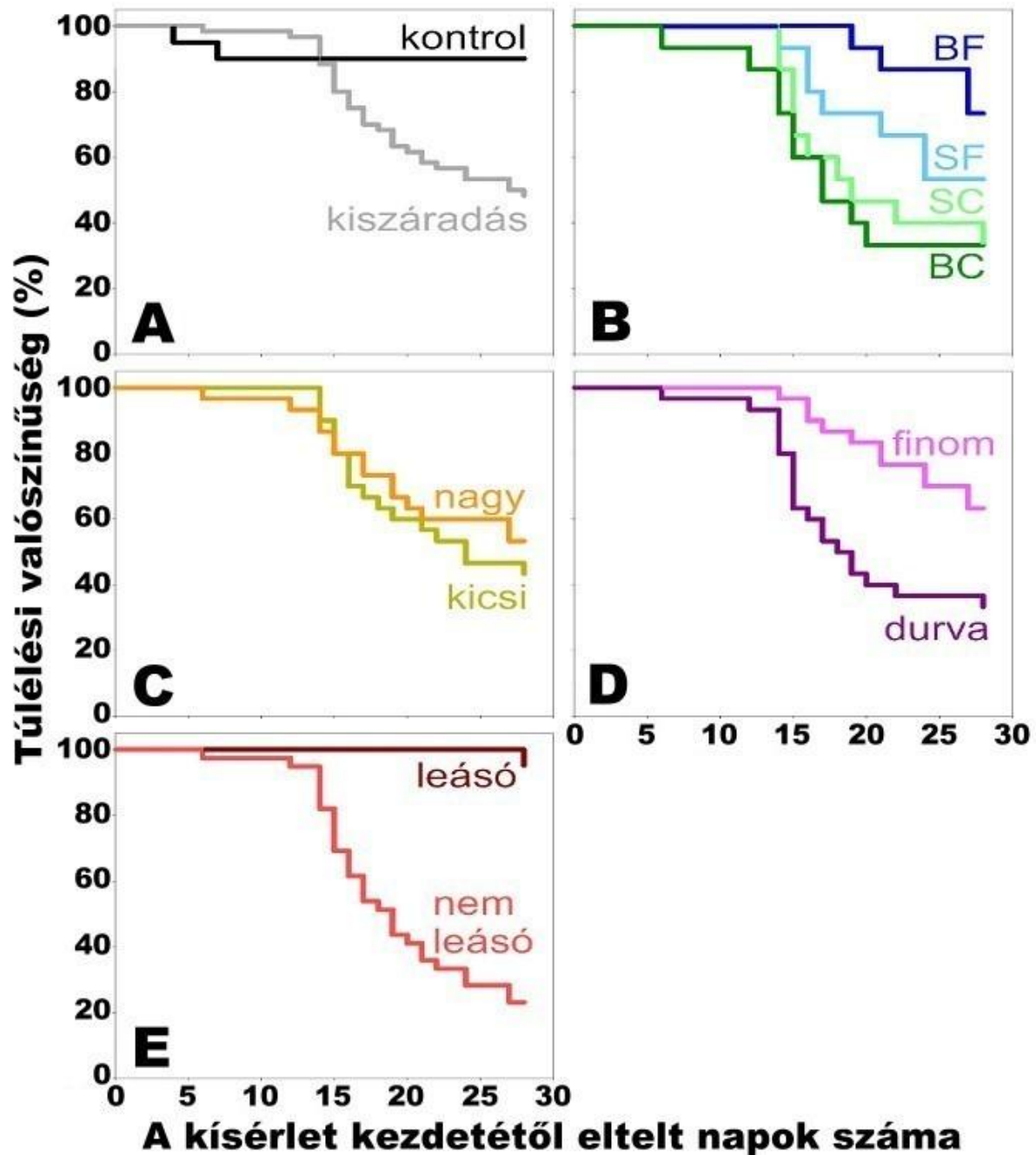
4.18. ábra. A lárvák által a kirepüléshez választott aljzattípusok (Aljzat) és az adott 10×10 méteres oldalhosszúságú kvadrátban rendelkezésre álló aljzattípusok (Készlet) relatív gyakorisága a Körtvélyesi-forrás (A, KOR) és a Petőczy-árok (B, PET) mindkét partoldalán (BAL, JOBB). A fatörzs a leginkább preferált aljzattípus, a többi típusból hiába van helyenként több elérhető „készlet”, kisebb arányban választják az egyedek. A PET esetében a partoldalak közötti különbségek is jelentősebbek. (□: interkvartilis terjedelem, T: az átlag szórása, -: medián, o: kiugró értékek, *: extrém kiugró értékek; $N_{\text{aljzat}}=175$ ($N_{\text{aljzat_KOR}}=63$, $N_{\text{aljzat_PET}}=112$) az avaron megtalált 12 egyed nem tüntettük fel az ábrán, $N_{\text{készlet}}=80$, partoldalanként 20-20 kvadrát mindkét vízfolyáson). (eredeti)

4.5. A Balkáni hegyiszitakötő kiszáradás-toleranciája

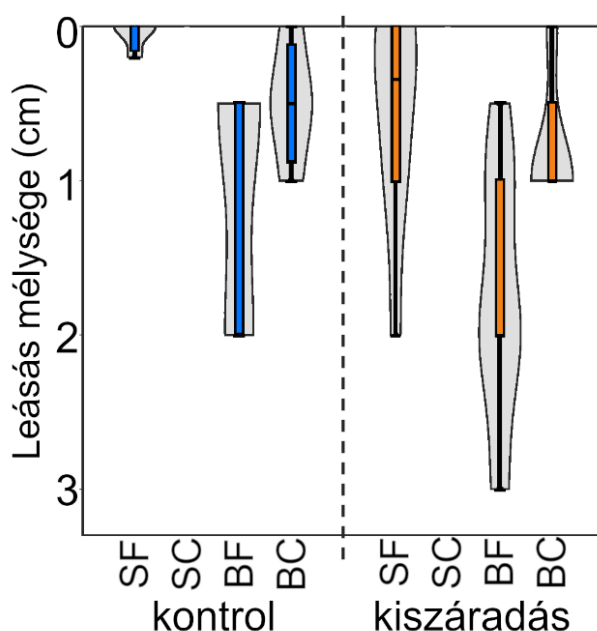
A mesterséges pataokban elvégzett kísérletünkben a 60 db kiszáradással kezelt lárvából közel a fele, 29 élte túl a kísérletben modellezett rövid száraz periódust, mely magában foglalja azokat a lárvákat is, amelyeket a kísérlet közben, a mintavételezések során kiemeltünk a kísérletből. A Kaplan-Meier túlélési görbéinek (4.19. ábra) elemzése alapján a túlélési valószínűség nagyban különbözött a kezelések között. Általánosságban a kiszáradás szignifikánsan csökkentette a lárvák túlélési valószínűségét (4.19A. ábra). A négy kezelési csoport egyidejű összevetése során (4.19B. ábra), egyértelművé vált, hogy a BF lárvák túlélési valószínűsége szignifikánsan magasabb a BC és az SC lárvákénál. Külön-külön vizsgálva az egyes tényezőket, a lárvatestméretek (B versus S) között nem találtunk különbséget a túlélési valószínűségben, ugyanakkor a durva szemcseméretű aljzat esetében szignifikánsan csökkent a lárvák túlélési esélye a homokos aljzattal szemben (C versus F) (4.19D. ábra). A leásás ugyanakkor jelentősen növelte a túlélés valószínűségét a felszínen maradással szemben (4.19E. ábra). A kiszáradással kezelt lárvák a kontrol csoporthoz képest szignifikánsan mélyebbre ástak (4.20. ábra), de érdekes, hogy a stratégia nyilvánvaló sikeressége ellenére a kiszáradással kezelt lárvák nagyobb része (kb. 65%-a) egyáltalán nem ásott le az aljzatba. A kiszáradással érintett csoporton belül a négyféle kezelés között szignifikáns eltérést találtunk a leásási mélységekben. A BF lárvák minden másik csoportnál szignifikánsan mélyebbre ástak (4.20. ábra). A kavicsos aljzaton lévő kisméretű (SC) lárvák egyáltalán nem ástak le, míg a nagyméretű (B) lárvák szignifikánsan mélyebbre ástak a kis méretű (S) társaiknál, ezt is leginkább (bár csak marginálisan szignifikáns értékkel) a finomabb üledékben (BF) tették.

A kiindulásként minden paramétert (kiszáradás, lárvaméret, üledéktípus, leásási mélység) magába foglaló döntési fa (4.21A. ábra) esetében a kiszáradási kezelés és a leásási mélység került be a végső modellbe a túlélésre szignifikáns hatást gyakorló független változókként. Első felosztóként a kiszáradás ténye jelent meg, ami jelentősen csökkentette a túlélési valószínűséget (~52% versus ~10%). A leásási mélység szintén szignifikáns hatásként ~77% esélyt adott a túlélésre, míg a felszínen maradók esetében ez mindössze ~5% volt. A második esetben (4.21B. ábra) a döntési fa paraméterezésekor a leásási mélységet kihagytuk a modellből, koncentrálna az egyéb független változók esetleges hatásának feltárására. Ebben az esetben az aljzattípus bizonyult a túlélésre szignifikáns hatást gyakorló változónak. A lárváknak igen nagy (~67%) az esélye az elpusztulásra a durva kavicsos aljzaton, míg ez sokkal kevesebb, ~37% a finom homokos üledék esetén.

Összegezve az eredményeket, a lárvák bizonyos része képes túlélni akár három hetet is felszíni vízborítás nélkül, különösen akkor, ha beássa magát a több-kevésbé nedves üledékbe. A túlélési valószínűség erősen függ az aljzat összetételétől, szemcseméretétől. A finomabb szemcséjű aljzat nedvességtartalma huzamosabb ideig megmarad, akár a nagyobb méretű lárvák is könnyebben tudnak leásni benne, így előnyösebb a túlélés szempontjából, de csak abban az esetben, ha a lárvák leás az üledékbe. A leásás általánosságban annál mélyebbre történt, minél nagyobb volt a lárvák, továbbá a finomabb üledékben mélyebbre ástak az állatok.



4.19. ábra. A Kaplan-Meier túlélési görbék alapján a balkáni hegyiszitakötő lárváinak túlélési valószínűségét a kiszáradás negatívan, míg a finom szemcseméretű aljzat és a leásás pozitívan befolyásolja. **(A)** Kontrol (fekete) és kiszáradással kezelt (szürke) lárvák. **(B)** A négy kezeléskombináció túlélési görbéi [BF= „big-fine,” nagyméretű lárva finom üledéken (sötétkék); SF= „small-fine,” kisméretű lárva finom üledéken (világoskék); BC= „big-coarse,” nagyméretű lárva durva üledéken (sötétzöld); SC= „small-coarse,” kisméretű lárva durva üledéken (világoszöld)]. **(C)** Nagyméretű (narancs) és kisméretű (sárga) lárvák. **(D)** Kiszáradással kezelt lárvák finom (rózsaszín) és durva (lila) aljzaton. **(E)** Lárva, amelyek leástak (sötét vörös) és amelyek nem (világos vörös). (Perneckner et al. 2020 nyomán)

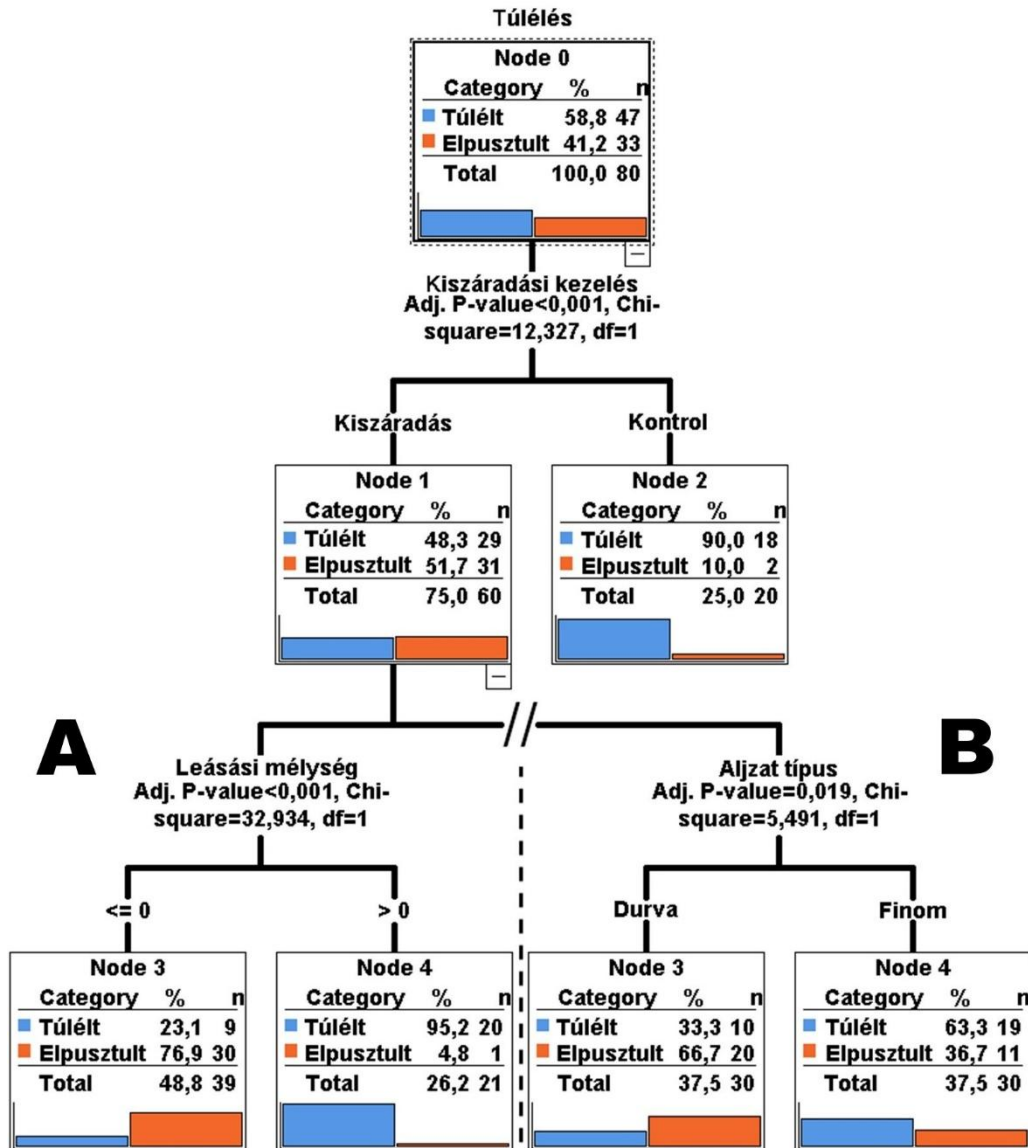


4.20. ábra. A leásási mélységek alakulása a kísérletet túlélő kontrol (kék) és a kiszáradással kezelt (narancs) lárvák esetében. A kiszáradással érintett lárvák mélyebbre ástak minden kezelés esetén, a nagyobb lárvaméret és a finomabb aljzatszemcseméret is előnyös a mélyebbre ásáshoz (B= „big” nagyméretű lárv, S= „small” kis méretű lárv, F= „fine” finom szemcsés üledék; C= „coarse,” durva szemcsés üledék). (Pernecker et al. 2020 nyomán)

Mindez úgy tűnik hasonlóan zajlik a kiszáradásmentes időszakokban is, Prodon (1976, hivatkozva Lang et al. 2001) megfigyelte a *Cordulegaster boltonii* faj egyedei esetén, hogy természetes körülmények között a finom szemcséjű ($\varnothing < 0,25$ mm) üledékbe a lárvák sekélyen beásta magát, míg a durvább szemcseméret ($\varnothing \sim 8$ mm) esetében a lárvák testfelszíne teljesen tiszta maradt, azt nem fedte aljzat, amiből ő a beásás hiányára következtetett. A leásási stratégia szignifikánsan megnövelte azon lárvák túlélési valószínűségét, amelyek leásták magukat az üledékbe. Érdekes, hogy a kontrol medencében tartott lárvák nagyobb arányban (45%) ásták be magukat az aljzatba, mint a kiszáradással kezelt lárvák (35%), ugyanakkor a kiszáradással érintett lárvák mélyebbre ástak. Ezek az értékek megfelelnek a Lang és munkatársai (2001) által tapasztalt arányok alsó tartományával, azaz, hogy természetes környezetben (vízborítás mellett) a *C. heros* lárváinak 41–90%-a ássa be magát sekélyen az üledékbe. Az általunk mért maximális leásási mélység (3 cm) sem különbözik jelentősen a Lang és munkatársai (2001) által megfigyelt 4 cm-es maximális mélységtől, vagyis a kiszáradás ténye úgy tűnik nem növeli a leásás mélységét.

A lárvák 65%-a nem ásta be magát az üledékbe, hanem időszakos ellenőrzéseink során tett megfigyeléseink alapján ehelyett megpróbált elmenekülni a kiszáradással kezelt „csövekből.” Piersanti és munkatársai (2007) hasonló viselkedést regisztráltak a *L. depressa* lárváinál, amelyek a felszíni víz eltűnése után refúgium után kezdtek kutatni. Ebben valószínűleg segítségükre lehettek a levegő páratartalmát érzékelni képes higroreceptorai (Rebora et al. 2007a, 2007b), melyek 'vezetésével' akár nagyobb távolságokat (>60m) is képesek megtenni a szárazföldön a még létező felszíni víz irányába (Piersanti et al. 2007). Rebora és munkatársai (2007b) azt is megfigyelték, hogy 100%-hoz közelítő relatív légnedvesség esetén a *L. depressa* egyedeknél beindult a kirepülési folyamat. A kísérletünk

során mi nem tapasztaltunk hasonlót, annak ellenére sem, hogy számos utolsó stádiumú lárvát használtunk, és a kontrol csatornában és a puffertartályokban lévő víznek köszönhetően a labor levegőjének páratartalma végig igen magas lehetett. Természetesen nem zárható ki, hogy a *C. heros* lárvái is rendelkeznek higroreceptorokkal és a lárvák menekülési viselkedését ez irányíthatja, de anatómiai vizsgálatok hiányában és a megfigyeléseink mindössze időszaki jellege miatt ezt megerősíteni sem tudjuk.



4.21. ábra. A Döntési Fa modellek szerint a *Cordulegaster heros* túlélését a kiszáradás, valamint a kiszáradással kezelt lárvák esetében **(A)** a leásási mélység és **(B)** az aljatszencseméret befolyásolja szignifikánsan [CHAID („Chi-squared Automatic Interaction Detector”) osztályozó algoritmus, kis mintaelemszámra igazított Likelihood Ratio χ^2 tesztek („Chi square”) és Bonferroni-korrigált szignifikancia értékek („Adj. P-value”)]. Az egyes elválások után a túlélő lárvák %-os arányát a kék, míg az elpusztultakat narancsszín jelöli. (A) Az bal oldali modell tartalmazza független változóként mind a négy paramétert (kiszáradási kezelés, leásási mélység, aljzat típus, lárvaméret), míg a (B) jobb oldali modell esetén a leásási mélység nem szerepel. Az megfelelően osztályozott esetek aránya a bal oldali modell (A) esetén 85%, a jobb oldali (B) esetén 71,3%. (Pernecker et al. 2020 nyomán)

A terület éghajlata, amelynek állandó vízáramlású patakjából a kiszáradással korábban még nem „találkozó” kísérleti populáció származott, a jövőben egyre melegebbé és szárazabbá fog válni (Beck et al. 2018 alapján), ezzel párhuzamosan a még állandó vízfolyások is nagy valószínűséggel időszakossá válnak (Datry et al. 2017), valamint a kiszáradások gyakorisága és erőssége is növekedni fog (Sarremejane et al. 2022). Ez a jövőben a balkáni hegyisítakötő populációk számára új kihívásokat fognak jelenteni, hiszen a lárvális fejlődési időhöz (~3 év) képest viszonylag rövid (~néhány hét) kiszáradás során a lárvák akár több mint 80%-a is elpusztulhat, aminek ismétlődése akár lokális kihalásához is vezethet. Ugyanakkor, tekintve a faj balkáni központú elterjedését (Kalkman et al. 2018) az élőhelyek kiszáradása nem lehet teljesen ismeretlen a faj számára, és nagy valószínűséggel rendelkezik valamilyen ellenállási mechanizmussal vagy tulajdonsággal, legyen az akár rezisztens vagy reziliens jelleg. Jelenlegi közép-kelet európai terjedése (v.ö. pl. Rozner et al. 2012, Bernard és Daraž 2015, Buczyński et al. 2020), valamint modellezett jövőbeli előfordulása (Fekete et al. 2023) is ezt sugallják. Alkalmazkodásának valószínűleg csak az egyik eleme lehet a leásásos stratégia, amelyet – ahogy tapasztaltuk – csak a populáció egy része alkalmaz, mások talán éppen a refúgiumok felkutatásával vagy egyéb, akár kombinált módokon biztosítják a túlélésüket. Az alkalmazkodás populáció szinten idővel jelenthet akár rövidülő lárvális fejlődési időt és/vagy gyorsabb növekedést, vagy éppen a lárvák maximális méretének vagy voltinizmusuknak megváltozását (Wonglersak et al. 2020), vagy akár a kiszáradásokhoz feltehetőleg jobban adaptálódott mediterrán populációk északi irányba történő área expanzióját is.

4.6. Új eredmények, konklúzió és alkalmazási területek

Az előző fejezetekben ismertetett vizsgálatunkban igazoltuk, hogy a *Cordulegaster heros* hazai lárvális fejlődési ideje 3-4 év. Részletesen bemutattuk, hogy a lárvák tér-időbeli eloszlását és a populációszerkezetet mind élőhelyek között, mint az egyes élőhelyeken belül, nagyban befolyásolja a medence-gázló szerkezet, a mikroélőhelyek diverzitása és utóbbiak egymáshoz viszonyított arányai az egyes élőhelyfoltokban: egyértelmű preferenciát igazoltunk a finomabb szemcseméretű üledékben gazdag medencés élőhelyek irányába, különösképpen a kisebb méretű lárvák esetében. Feltártuk, hogy a partmenti vegetáció összetétele és szerkezete, valamint a meder partvonalának alakulása egyértelműen meghatározza a faj egyedeinek kirepülési viselkedését az egyes élőhelyeken: az egyedeknek a kirepülési pozíció felvétele előtt mindenképpen szükséges függőlegesen és legtöbbször vízszintesen is eltávolodni a víztől/talajszinttől; a kirepüléshez a leginkább preferált szubsztrátnak a fatörzs bizonyult. Megállapítottuk, hogy a faj egyedei képesek túlélni egy rövidebb idejű kiszáradást, ehhez a túlélést jelentősen növelő stratégiának bizonyult a leásás az üledékbe, melyet jelentősen befolyásol az üledék szemcsemérete és a lárvá testmérete.

Eredményeink – bár még számos kérdés vár megválaszolásra – kiváló támpontot nyújtanak a természetvédelmi hatóságok, erdészeti és vízügyi szervek számára a fenntartási és kezelési tervek elkészítéséhez. Egyértelműnek tűnik, hogy a faj megóvásához elengedhetetlen a medence – gázló szerkezet fenntartása, akár egy kotrás vagy egyéb beavatkozás utáni helyreállítás során, a kellően diverz mikroélőhely-összetétel biztosítása, a partvonal természetes mivoltának megőrzése és a kísérő, partmenti erdei élőhelyek megőrzése, még egy esetleges erdészeti kezelés során is a kellő számú hagyásfa biztosítása, a fák újratelepítése, a

teljes lágyszárú és cserje dominancia kialakulásának meggátolása. A klímaváltozás hatására az egyre növekvő kiszáradások szintén kihívást jelentenek majd a faj számára, így – bár a fentiek valószínűleg ezt is tudják némiképp mérsékelni –, az ökológiai vízigény biztosítására való törekvésen túl egyre sürgetőbb feladat lenne a faj túlélési stratégiáinak részletes feltárása és lehetőség esetén ezek megtámogatása is.

5. Köszönetnyilvánítás

Ahogy a bevezetőben is említettem, az értekezés alapjául szolgáló közel 30 éves kutatómunka nem valósulhatott volna meg számos kolléga, hallgató, családtag és barát együttműködő hozzájárulása és támogató hozzáállása nélkül. Ehelyütt lehetetlen felsorolni minden nevet és minden szerepet, ezért elnézést kérek azoktól, akik itt és most esetleg kimaradtak a név szerinti említésből, de bízom benne, hogy e pár sor alapján talán ők is átérzik, hogy mennyire hálás vagyok minden közreműködőnek.

Pályám elindulása leginkább alma materem, a Kossuth Lajos Tudományegyetem, majd Debreceni Egyetem Ökológiai és Hidrobiológiai Tanszékén töltött éveimhez köthető, az itt megszerzett tapasztalatokra építve kezdtem megalapozni a Pécsi Tudományegyetem Biológiai Intézetében a hidrobiológiai kutatásokat és képzést az Általános és Alkalmazott Ökológiai Tanszék keretei között, melyből a profilváltás során megalakult a Hidrobiológiai Tanszék. Mindkét intézmény vezetői, munkatársi és adminisztrációs gárdájának hálás vagyok a törekvéseim támogatásért.

Mindezek közül közvetlen munkatársaim érdemei a legjelentősebbek, nagyon köszönöm PTE Hidrobiológiai tanszéke és jogelődjei minden volt és jelenlegi munkatársának az együttműködést. Nagyon hálás vagyok a több évtizede minden pillanatban kiváló és nélkülözhetetlen szakmai és technikai háttértámogatásért a tanszék motorjának, Horváthné Tihanyi Évának. Pernecker Bálint már hallgató korától szerves része csapatunknak, tematikus precizitása, technikai felkészültsége, terepi elhivatottsága számtalanszor könnyítette meg mindennapi tevékenységünk. Szintén köszönöm Ortmann-né Ajkai Adrienne-nek, hogy másabb szemléletmódjával és eltérő szakterületén szerzett tapasztalatai beépítésével hozzájárult a kutatásaink és a képzésünk még sokszínűbbé tételéhez.

Jelenlegi kollégáim közül Móra Arnolddal indult legrégebben, még hallgatóként az együttműködésünk. Bár mostanra szükségszerűen igen sajátos és távolságtartó viszony alakult ki közöttünk, eddigi életpályám szinte minden szakaszában, a már-már hobbiszerű faunisztikai feltárásoktól a legőrültebb és legbonyolultabb terepi ötletek megvalósításáig, a laborkísérletektől a kimerítő mennyiségi vizsgálatokig, az ötletek megszületésétől az eredmények bemutatásáig sokszor együtt dolgoztunk, és számos inspiráló, motiváló, felemelő, felvidítő, előre mozdító, valamint sok kijózanító, elszomorító, amortizáló, letaglózó, csalódást keltő pillanatot éltünk át a közös munka során, egymás minden rezdülését szinte unásig ismerve. Mindez igaz nemcsak a kutatásra, hanem a tudományszervezés rejtelseiben elmélyedve megtett útra is a számos hazai és nemzetközi konferencia, workshop, ismeretterjesztő és utánpótlás nevelő rendezvény és találkozó megszervezése során. Személyiségfejlődésünk, életünk és gondolkodásunk most eltérő irányt vett, de a tagadhatatlanul tartalmas és sikeres, több mint hetven közleménnyel fémjelzett eddigi közös utat mindenképpen köszönöm neki. Minden bizonnyal korábbi projektjeink gyümölcseit még

évekig fogjuk további közös cikkek formájában szüretelni, még ha új kutatások nem is születnek majd.

Számos fiatal kollégával dolgoztam együtt témavezetői szerepben, akik mind köszönetet érdemelnek. Ezen a listán oly sokan lennének, hogy név szerint nem is említhetek mindenkit, de mindenképpen fontosnak érzem kiemelni végzett és folyamatban lévő PHD hallgatóimat, Boda Pált, Boda Rékát, Szivák Ildikót, Mauchart Pétert, Pernecker Bálintot, Ficsór Márkot, Bozóki Tamást, Boóz Bernadettet, Hárságyi Dorottyt, Khouloud Sebteoui-t, Szloboda Anitát, Drenováczt Martint és Kovács Zsoltot, valamint néhány különösen aktív szakdolgozó hallgatómat, Kálmán Zoltánt, Soós Nándort, Kálmán Andrást és Kis Patrikot. Közülük külön is kiemelném az első PhD hallgatómat, Boda Pált, akivel szintén majdnem a kezdetek óta számos témában dolgoztunk és jelenleg is dolgozunk együtt, ezek közül több kutatás e disszertáció lapjain is visszaköszön, és akinek szünni nem akaró lelkesedését a mai napig csodálom és irigylem.

Az elmúlt közel harminc évben a hazai akadémiai és államigazgatási szféra majdnem minden vonatkozó intézményéből dolgoztam együtt kiváló kollégákkal vagy kaptam tőlük hasznos útmutatást. Neveiket köszönetképpen mindenképpen szeretném említeni, még ha konkrétan nem is áll módomban egyesével felsorolni kinek miért is vagyok hálás: Ambrus András, Bácsiné Béres Viktória, Berta J. Balázs, Bódis Erika, Borics Gábor, Borza Péter, Czirok Attila, Cser Balázs, Csiky János, Danyik Tibor, Deák Csaba, Erős Tibor, Farkas Anna, Fekete Judit, Gábrriel Róbert, Grigorszky István, Horvai Valér, Horváth Gábor, Horváth Győző, Kemenesiné Kurucz Kornélia, Kovács Krisztián, Kovács Tibor, Kriszka György, Kutasi Csaba, Lukács Balázs András, Lőkkös Andor, Málnás Kristóf, Molnár Ákos, Nagy Sándor Alex, Nagy-László Zsolt, Páll-Gergely Barna, Petri Attila, Purger Jenő, Schmera Dénes, Szeles Júlia, Takács Péter, Várbíró Gábor.

Mindez igaz az együttműködő külföldi kollégák sokaságára is, hálásan köszönöm az együttműködést többek között Robert Angus, Marius Berchi, David Boukal, Núria Bonada, Eman Calleja, Fedor Čiampor, Zuzana Čiamporová-Zaťovičová, David Cunillera-Montcusí, Thibault Datry, Konrad Dettner, Hans Fery, Elio Gentili, Roman Godunko, Michal Grabowski, Jiri Hájek, Ioannis Karaouzas, Barbora Loskotova, Tomasz Mamos, Marko Miliša, Djuradj Milosevic, Anders N. Nilsson, Athina Papatheodoulou, Petr Pařil, Tomasz Rewicz, Ignac Sivec, Michal Straka, Rachel Stubbington, Natasa Turić és Marlen Vasquez kollégáknak.

Mindenképpen köszönetet kell mondanom azon mestereimnek is, akiktől különböző módon, különböző területeken, különböző mértékben, rövidebb vagy hosszabb ideig leshettem el szakmai vagy technikai fogásokat, és akiknek tettei és példája sokféleképpen és több irányba formálta szemléletmódom és tudásom. Itt kell említenem Nosek János, Oertel Nándor, Bakonyi Gábor, Merkl Ottó, Szél Győző, Majer József, Kertész György, Tóthmérész Béla, Dévai György és Bíró Péter nevét.

Végül, de legnagyobb hálával szeretnék köszönetet mondani családomnak, elsősorban kedvesemnek és két gyermekünknek, akik annak ellenére, hogy számtalan velem töltött óráról kellett lemondaniuk a mindennapi munkám terjedelmes és hektikus mivolta miatt, mindvégig bíztattak és támogattak, az általuk nyújtott stabil háttér és határtalan szeretet minden nehézségen átgázolt.

6. Felhasznált irodalom

- Åbjörnsson K, Wagner B, Axelsson A, Bjerselius R, Olsén KH 1997: Responses of *Acilius sulcatus* (Coleoptera: Dytiscidae) to chemical cues from perch (*Perca fluviatilis*). *Oecologia* 111: 166–171, DOI: [10.1007/s004420050221](https://doi.org/10.1007/s004420050221)
- Åbjörnsson K, Brönmark C, Hansson LA 2002: The relative importance of lethal and non-lethal effects of fish on insect colonisation of ponds. *Freshwater Biology* 47: 1489–1495, DOI: [10.1046/j.1365-2427.2002.00883.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00883.x)
- Ábrahám A 1965: Endokrine Systeme im Gehirn des Schwimmkäfers (*Dytiscus marginalis*). *Acta biologica Szegediensis* 11 (1–4): 245–255.
- Ábrahám A 1967: Electron microscope examinations on the brain of water beetle (*Dytiscus marginalis*). *Acta biologica Szegediensis* 13 (1–2): 47–62.
- Ábrahám A, Biczók F, Horváth A, Megyeri J 1956: Hydrobiologische und faunistische Studien im südwestlichen Teile des Bükk-Gebirges. *Acta biologica Szegediensis* 2(1–4): 137–154.
- Ádám L 1983a: Békés megye bogárfaunája II. Dytiscidae-Staphilinidae 1. (Coleoptera). *Folia entomologica hungarica* 44(2): 315–342.
- Ádám L 1983b: The species of Hydroadephaga, Clambidae, Orthoperidae and Diversicornia (in part) of the Hortobágy. pp. 155–166. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Hortobágy National Park II. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Ádám L 1985: Békés megye bogárfaunája III. Staphylinidae 2. Hydrophilidae (Coleoptera). *Folia entomologica hungarica* 46(1): 247–277.
- Ádám L 1986a: Adephaga of the Kiskunság National Park II: Dytiscidae-Gyrinidae (Coleoptera). pp. 143–151. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Kiskunság National Park I. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Ádám L 1986b: The species of the Elateroidea, Dryopoidea, Dermestoidea and Bostrichoidea of the Kiskunság (Coleoptera). pp. 157–166. Mahunka S (ed): The Fauna of the Kiskunság National Park I. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Ádám L 1986c: Békés megye bogárfaunája IV. Cantharidae - Ripiphoridae (Coleoptera). *Folia entomologica hungarica* 47(1–2): 189–205.
- Ádám L 1992: Faunaterületünk ritkább vízbogarai (Coleoptera: Halipidae, Gyrinidae, Dytiscidae, Hydroporidae). *Folia entomologica hungarica* 52: 189–236.
- Ádám L 1993: Halipidae, Gyrinidae, Noteridae, Dytiscidae, Laccophilidae and Hydroporidae (Coleoptera) of the Bükk National Park. pp. 77–87. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Bükk National Park I. Hungarian Natural History Museum, Budapest
- Ádám L 1994a: A Mátra Múzeum bogárgyűjteménye, Rhysodidae–Gyrinidae (Coleoptera). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 19: 129–136.
- Ádám L 1994b: A *Micilus murinus* (Coleoptera: Heteroceridae) előfordulása Magyarországon. *Folia entomologica hungarica* 55: 377–378.
- Ádám L 1996a: A check-list of the Hungarian caraboid beetles (Coleoptera). *Folia entomologica hungarica* 57: 5–64.
- Ádám L 1996b: The species of Haliploidea, Dytiscoidea, and Gyrinoidea (Coleoptera) from Őrség. Savaria (A Vas Megyei Múzeumok Értesítője) 23/2 (Pars historico-naturalis): 37–41.
- Ádám L 1996c: A Janus Pannonius Múzeum vízbogár gyűjteménye (Coleoptera: Halipidae, Gyrinidae, Dytiscidae, Laccophilidae, Noteridae, Hydroporidae). *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1995) 40: 13–17.
- Ádám L 2001: Bogarak Békés megyéből (Coleoptera: Haliploidea, Dytiscoidea, Staphylinonidea, Histeroidea és Hydrophiloidae). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 25: 171–188.
- Ádám L, Hegyessy G. 2004: Abaúj és Zemplén tájainak ragadozó vízbogarai (Coleoptera). *Információk Északkelet-Magyarország természeti értékeiről IV. Abaúj-Zemplén Értékeiért Közhasznú Egyesület, Sátoraljaújhely*, 1–97 pp.
- Adamović Z, Andjus L, Mladenović A 1992: *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 in Serbia and Macedonia (Odonata: Cordulegasteridae). *Opuscula zoologica fluminensia* 101: 1–11.
- Ahlroth P, Alatalo RV, Hyvärinen E, Suhonen J 1999: Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology* 12(1): 156–160, DOI: [10.1046/j.1420-9101.1999.00022.x](https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00022.x)
- Ahlroth P, Alatalo RV, Suhonen J 2010: Reduced dispersal propensity in the wingless waterstrider *Aquarius najas* in a highly fragmented landscape. *Oecologia* 162, 323–330, DOI: [10.1007/s00442-009-1457-z](https://doi.org/10.1007/s00442-009-1457-z)
- Alekseev VI, Drotikova AM, Rozhina VI, Bukejs A 2021: Addenda to the knowledge of beetles (Insecta: Coleoptera) of Kaliningrad region (Western Russia): new faunistic records. *Acta Biologica Universitatis Daugavpilenensis* 21(1): 13–31.
- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ 1990: Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403–410, DOI: [10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Ambrus A, Bánkuti K, Csányi B, Juhász P, Kovács T 1995a: Újabb adatok az *Aphelocheirus aestivalis* Fabricius, 1794 (Heteroptera, Naucoridae) magyarországi elterjedéséhez. *Folia entomologica hungarica* 56: 223–227.

- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1992a: A Kisalföld és a Nyugat-magyarországi Peremvidék Odonata faunája. A Győr-Moson-Sopron megyei múzeumok kiadványa. Tanulmányok 2., Győr, 66 pp.
- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1992b: Adatok a magyarországi *Cordulegaster* fajok lárváinak anatómiájához (Odonata). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 17: 177–180.
- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1995b: Az Őrség szitakötő faunája (Odonata). Savaria 22(2): 49–62.
- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1996a: Adatok a Kisalföld és a Nyugat-magyarországi peremvidék Odonata faunájához. Odonata stadium larvae 1: 39–50.
- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1996b: Lárva és imágó adatok Magyarország Odonata faunájához. Odonata stadium larvae 1: 51–68.
- Ambrus A, Bánkúti K, Kovács T 1998: Data to the Odonata fauna of Kisalföld, and the West-Hungarian marginal zone II. Odonata stadium larvae 2: 9–16.
- Ambrus A, Dányik T, Kovács T, Olajos P 2018: Magyarország szitakötőinek kézikönyve (Handbook of the Damselflies and Dragonflies of Hungary). Természettár Könyvsorozat. Magyar Természettudományi Múzeum, Herman Ottó Nonprofit Kft., Budapest, 290 pp.
- Amoroso N, Chalcraft DR 2015: Duration of colonization and interactions between early and late colonists determine the effects of patch colonization history on patch biodiversity. Oikos 124: 1317–1326, DOI: [10.1111/oik.01922](https://doi.org/10.1111/oik.01922)
- 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
- Andrikovics S 1979: Contribution to the knowledge on the invertebrate macrofauna living in the pondweed fields of Lake Fertő. Opuscula Zoologica Budapest 16(1–2): 59–65.
- Andrikovics S 1981: Preliminary quantitative macrofaunal investigations on characteristic biotopes of Lake Fertő, Hungary. Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae 22–23: 128–144.
- Andrikovics S 2001: Újabb bentonikus (mezo- és makro) fauna vizsgálatok a Szabadszállás környéki szikes tavakon. Acta Biologica 81(5–6): 311–313.
- Andrikovics S, Kiss O 1999: A gerinctelen makrofauna funkcionális táplálkozásbiológiai csoportjai az Eger-patak mentén. Hidrológiai Közöny 79(6): 300–302.
- Andrikovics S, Kiss O, Kiss B, Nagy B 2007: Vízimadarak potenciális táplálékbázisáról szikes vizekben. Természetvédelmi közlemények 13: 319–328.
- Andrikovics S, Kiss O, Nagy B 2005: Hosszú és rövid periódusú változásokról a Szalajka-patak gerinctelen makrofauna közösségeiben (Bükk hegység, Magyarország). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 13: 9–19.
- Andrikovics S, Murányi D 2003: Zoobentosz együttesekről a Szabadszállás-Fülöpszállás környéki fehér szikes vizekben. Természetvédelmi közlemények 10: 251–271.
- Angelo MJ, Slansky F 1984: Body Building by Insects: Trade-Offs in Resource Allocation with Particular Reference to Migratory Species. The Florida Entomologist 67(1): 22–41, DOI: [10.2307/3494102](https://doi.org/10.2307/3494102)
- Angus RB 1970: A revision of the beetles of the genus *Helophorus* F. (Coleoptera: Hydrophilidae) subgenera *Orphelophorus* D'Orchymont, *Gephelophorus* Sharp and *Meghelophorus* Kuwert. Acta Zoologica Fennica 129: 1–62.
- Angus RB, Ryndevich SK, Zhang T 2017: A new species of *Helophorus* Fabricius, 1775 from the Chinese Altai, with notes on the former subgenus *Atractohelophorus* Kuwert, 1886 and selected species (Coleoptera: Helophoridae). Koleopterologische Rundschau 87: 239–252.
- Angyal D 2011: Gerinctelen faunisztikai vizsgálatok, pp. 46–62. In: Tegzes Z (ed): A Pro Natura Karszt- és Barlangkutató Egyesület jelentése a 2010. évi kutatási tevékenységéről. Pro Natura Karszt- és Barlangkutató Egyesület, Pécs
- Arribas P, Velasco J, Abellán P, Sánchez-Fernández D, Andújar C, Calosi P, Millán A, Ribera I, Bilton DT 2012: Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). Journal of Biogeography, 39: 984–994, DOI: [10.1111/j.1365-2699.2011.02641.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02641.x)
- Askew RR 2004: The dragonflies of Europe (revised edition). Harley Books, Colchester.
- 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)
- Assandri G 2021: Anthropogenic-driven transformations of dragonfly (Insecta: Odonata) communities of low elevation mountain wetlands during the last century. Insect Conservation and Diversity 14: 26–39, DOI: [10.1111/icad.12439](https://doi.org/10.1111/icad.12439)
- Astrin JJ, Stüben PE 2008: Phylogeny in cryptic weevils: molecules, morphology and new genera of western Palaearctic Cryptorhynchinae (Coleoptera: Curculionidae). Invertebrate Systematics 22: 503–522, DOI: [10.1071/IS07057](https://doi.org/10.1071/IS07057)
- Aukema B, Rieger C, Rabitsch W 2013: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Volume 6, Supplement. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam

- Avram S 1968: Contribution a l'étude des opilionides de la zone inondable de la Tisa entre les kilometres fluviaux 698-744. Avec la description d'une nouvelle espece: *Leiobunum tisciae*. Tiscia 4: 111–125.
- Baena M, Nieser N, Gallardo A 1994: Una nueva especie de Rhagovelia de Tunez, *Rhagovelia tozeur* sp. n. y presencia en España de *R. nigricans* (Burmeister, 1835) (Heteroptera: Veliidae). Eos 69: 15–19.
- Baines CB, McCauley SJ 2018: Natal habitat conditions have carryover effects on dispersal capacity and behavior. Ecosphere 9(10): e02465, DOI: [10.1002/ecs2.2465](https://doi.org/10.1002/ecs2.2465)
- Baines CB, McCauley SJ, Rowe L 2014: The interactive effects of competition and predation risk on dispersal in an insect. Biology Letters 10: 20140287, DOI: [10.1098/rsbl.2014.0287](https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0287)
- Baines CB, McCauley SJ, Rowe L 2015: Dispersal depends on body condition and predation risk in the semi-aquatic insect, *Notonecta undulata*. Ecology and Evolution 5(12): 2307–2316, DOI: [10.1002/ece3.1508](https://doi.org/10.1002/ece3.1508)
- Bálázs A, Fric ZF, Holuša O 2020: Flying activity and population dynamics of Cordulegaster heros Theischinger, 1979 (Insecta: Odonata: Cordulegasteridae) in Slovakia. International Journal of Odonatology 23(2): 155–163, DOI: [10.1080/13887890.2020.1739150](https://doi.org/10.1080/13887890.2020.1739150)
- Bálint Z, Abadjiev, S 2006: An annotated list of Imre Frivaldszky's publications and the species- and infraspecies-group names he proposed for plants and animals (Regnum Plantare and Animale). Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici, 98: 185–280.
- Barr CB, Brown HP 2016: First report of diurnal flight by North American riffle beetles (Coleoptera: Byrrhoidea: Elmidae). The Pan-Pacific Entomologist 92(1): 63–65, DOI: [10.3956/2016-92.1.63](https://doi.org/10.3956/2016-92.1.63)
- Beck HE, Zimmermann NE, McVicar TR, Vergopolan N, Berg A, Wood EF 2018: Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. Scientific Data 5: 180214, DOI: [10.1038/sdata.2018.214](https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214)
- Beck J, Böller M, Erhardt A, Schwanghart W 2014: Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. Ecological Informatics 19: 10–15, DOI: [10.1016/j.ecoinf.2013.11.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.11.002)
- Bedjanič M 1994: Seznam odonatne favne Slovenije. Acta Entomologica Slovenica 2: 43–54.
- Bedjanič M, Šalamun A 2003: Large golden-ringed dragonfly Cordulegaster heros Theischinger 1979, new for the fauna of Italy (Odonata: Cordulegasteridae). Natura Sloveniae 5(2): 19–29, DOI: [10.14720/ns.5.2.19-29](https://doi.org/10.14720/ns.5.2.19-29)
- Behr H 1990: Untersuchungen zum Flug- und Immigrationsverhalten von Wasserkäfern der Gattung *Hydroporus* Clairv. (Col.: Dytiscidae). Drosera 1990(1/2): 77–94.
- Bellstedt R, Merkl O 1987: Hydraenidae, Hydrochidae, Spercheidae, Helophoridae, Hydrophilidae and Georissidae of the Kiskunság National Park (Coleoptera). pp. 169–174. In: Mahunka S (ed): The fauna of the Kiskunság National Park II. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Benedek P, Jászai VE 1973: On the migration of Corixidae (Heteroptera) based on light trap data. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 29(1–2):1–9.
- Bennett S, Mill PJ 1993: Larval development and emergence in *Phyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 22: 133–145.
- Benson DA, Cavanaugh M, Clark K, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, Sayers EW 2013: GenBank. Nucleic Acids Research 41(D1): D36–D42, DOI: [10.1093/nar/gks1195](https://doi.org/10.1093/nar/gks1195)
- Benton TG, Bowler DE 2012: Dispersal in invertebrates: influences on individual decisions. pp. 41–49. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds): 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)
- Berchi GM, Cianferoni F, Csabai Z, Damgaard J, Olosutean H, Ilie DM, Boda P, Kment P 2018: Water striders (Heteroptera: Gerromorpha: Gerridae) of Romania with an update on the distribution of *Gerris gibbifer* and *G. maculatus* in southeastern Europe. Zootaxa 4433(3): 491–519, DOI: [10.11646/zootaxa.4433.3.6](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4433.3.6)
- Berchi GM, Copilaș-Ciocianu D, Kment P, Buzzetti FM, Petrussek A, Rákossy L, Cianferoni F, Damgaard J 2018: Molecular phylogeny and biogeography of the West-Palaearctic *Velia* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). Systematic Entomology 43: 262–276, DOI: [10.1111/syen.12273](https://doi.org/10.1111/syen.12273)
- Berchi GM, Kment P 2015: Review of the family Veliidae in Romania (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha). Zootaxa 3963 (1): 74–88, DOI: [10.11646/zootaxa.3963.1.5](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3963.1.5)
- Berchi GM, Kment P, Copilaș-Ciocianu D, Rákossy L, Damgaard J 2016: Water treaders of Romania and adjacent countries and their phylogenetic relationships (Hemiptera: Heteroptera: Mesoveliidae). Annales Zoologici 66(2): 193–212, DOI: [10.3161/00034541anz2016.66.2.004](https://doi.org/10.3161/00034541anz2016.66.2.004)
- Berczik Á 1956: Újabb hidrobiológiai vizsgálatok a Lukács gyógyfürdő Malom-taván. Állattani közlemények 45(3–4): 35–44.
- Berczik Á 1973: Periodische Aspektenveränderungen der Zoocönosen auf Reisfeldern in Ungarn. Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 18(3): 1742–1750.

- Berczik Á 1974: Az asztatikus vizek egy típusa. Limnológiai tanulmány rizsföldeken. Doktori Értekezés, kézirat, Budapest, 310 pp.
- Berge Henegouwen AL van 1986: Revision of the European species of *Anacaena* Thomson (Coleoptera: Hydrophilidae). Entomologica Scandinavica 17: 393–407, DOI: [10.1163/187631286X00305](https://doi.org/10.1163/187631286X00305)
- Berge Henegouwen AL van 1988: *Hydrochus megaphallus*, a new and widespread European water beetle described from the Netherlands (Coleoptera, Hydrophilidae). Balfour–Browne Club Newsletter 42: 18–21.
- Bergsten J, Brilmyer G, Crampton-Platt A, Nilsson AN 2012: Sympatry and colour variation disguised well-differentiated sister species: *Suphrodytes* revised with integrative taxonomy including 5 kbp of housekeeping genes (Coleoptera: Dytiscidae). DNA Barcodes 1: 1–18, DOI: [10.2478/dna-2012-0001](https://doi.org/10.2478/dna-2012-0001)
- Bergsten J, Weingartner E, Hájek J 2017: Species delimitation of the *Hyphydrus ovatus* complex in western Palaearctic with an update of species distributions (Coleoptera, Dytiscidae). ZooKeys 678: 73–96, DOI: [10.3897/zookeys.678.12886](https://doi.org/10.3897/zookeys.678.12886)
- Bernard R, Daraž B 2015: *Cordulegaster heros* and *Somatochlora meridionalis* in Ukraine: Solving the zoogeographical puzzle at their northern range limits (Odonata: Cordulegastridae, Corduliidae). Odonatologica 44: 255–278.
- Bernáth B, Szedenics G, Molnár G, Kriska G, Horváth G 2001: Visual ecological impact of „shiny black anthropogenic products” on aquatic insects: Oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. Archives of Nature Conservation and Landscape Research 40(2): 89–109.
- Beukema JJ 2021: Upstream and downstream movements in adults of stream-dwelling Odonata. Odonatologica 50(3–4): 239–250, DOI: [10.60024/zenodo.5703206](https://doi.org/10.60024/zenodo.5703206)
- Beutler H 1987: Ein Fund von *Cordulegaster heros* Theischinger in Pirin-Gebirge in Bulgarischen Mazedonien (Insecta: Odonata, Cordulegastridae). Faunistische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden 15(2): 11–14.
- Beutler H 1988: Libellen aus der Region Banat, Rumänien (Odonata). Opuscula Zoologica Fluminensia 30: 1–15.
- Bilton DT 1994: The flight apparatus and flying ability of *Hydroporus glabriusculus* (Coleoptera, Dytiscidae), with a brief review of structural modifications in flightless beetles. Entomologisk Tidskrift 115(1–2): 23–32.
- Bilton DT 2023: Dispersal in Dytiscidae. pp. 505–528. 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)
- Bilton DT, Freeland JR, Okamura B 2001: Dispersal in Freshwater Invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 159–181, DOI: [10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016)
- Bilton DT, Ribera I, Short AEZ 2019: Water Beetles as Models in Ecology and Evolution. Annual Review of Entomology 64(1): 359–377, DOI: [10.1146/annurev-ento-011118-111829](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111829)
- Binckley CA, Resetarits WJ 2005: Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. Biology Letters 1(3): 370–374, DOI: [10.1098/rsbl.2005.0310](https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0310)
- Binckley CA, Resetarits WJ 2009: Spatial and temporal dynamics of habitat selection across canopy gradients generates patterns of species richness and composition in aquatic beetles. Ecological Entomology 34: 457–465. DOI: [10.1111/j.1365-2311.2008.01069.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01069.x)
- Biological Records Centre 2023: Water Bug (aquatic Heteroptera) data for Britain. Occurrence dataset DOI: [10.15468/pffxpw](https://doi.org/10.15468/pffxpw) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Biological Records Centre 2024: Caddisfly (Trichoptera) records from Britain (excluding Northern Ireland and Channel Islands) up to July 2024 from the National Trichoptera (Caddisfly) Recording Scheme. Occurrence dataset DOI: [10.15468/age7ua](https://doi.org/10.15468/age7ua) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Biologiezentrum Linz Oberösterreich 2024: ZOBODAT (Zoological Botanical Database). Occurrence dataset DOI: [10.15468/ynjblx](https://doi.org/10.15468/ynjblx) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Bíró K, Gulyás P 1974: Zoological investigations in the open water *potamogeton perfoliatus* stands of Lake Balaton. Annales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae Academiae Scientiarum 41:181–203.
- Bíró L 1883: Adatok Zemplénmegye természetrajzi ismeretéhez. II. Dr. Chyzer Kornél gyűjteményének bogarai. Külön lenyomat a magyar orvosok és természetvizsgálók XXII-ik, Debreczenben 1882-ik évben tartott vándorgyűlésének munkálataiból, Rudnyánszky A, Budapest, 40 pp.
- Biström O 1982: A revision of the genus *Hyphydrus* Illiger (Coleoptera, Dytiscidae). Acta Zoologica Fennica 165: 1–121.
- Blaškovič T, Bulánková E, Šíbl J 2003: First record of *Cordulegaster heros* ssp. *heros* Theischinger, 1979 (Cordulegastridae, Odonata) from Slovakia. Biologia Bratislava 58: 293–294.
- Bloom D, Zermoglio P, Guralnick R, Rodrigues A, Hirsch T, Campbell J, Ali N, Ferrier S, Niamir A, Londoño MC, Sica Y 2022: Primary biodiversity data and the Post-2020 Global Biodiversity Framework. GBIF Secretariat: Copenhagen, DOI: [10.15468/doc-pgg2-xn60](https://doi.org/10.15468/doc-pgg2-xn60)

- Boda P 2006: A vízi- és vízfelszíni-poloskafauna változásának hosszú távú vizsgálata a Bihari-sík vízfolyásaiban. Hidrológiai Közlöny 86(6): 18–20.
- Boda P 2010: Vízirovarok (Coleoptera, Heteroptera) évszakos és napszakos diszperziójának sajátosságai. – PhD értekezés, Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debreceni Egyetem
- Boda P, Csabai Z 2006: A *Sigara lateralis* vándorlási sajátosságai (2000, 2005). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 14: 39–46.
- Boda P, Csabai Z 2009a: Seasonal and diel dispersal activity patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie 30(8): 1271–1274, DOI: [10.1080/03680770.2009.11923928](https://doi.org/10.1080/03680770.2009.11923928)
- Boda P, Csabai Z 2009b: 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, Csabai Z, Gidó Z, Móra A, Dévai G 2003: Vízirovarok és vízpoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) II. A *Helophorus brevipalpis* (Bedel, 1881) és a *Sigara lateralis* (Leach, 1817) vándorlásának szezonális dinamikája. Hidrológiai Közlöny 83: 20–21.
- Boda P, Csabai Z, Móra A, Dévai G 2004: Vízi- és vízfelszíni-poloskák mennyiségi előfordulása egy alföldi mocsár két különböző struktúrájú sásállományában (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). Hidrológiai Közlöny 84: 23–25.
- 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)
- Boda P, Móra A, Csabai Z 2016: Az Ugri-rét komplex vízi makrogerinctelen faunafeltáró kutatása. Crisicum 9: 93–131.
- Boda P, Móra A, Csabai Z 2019: Aquatic macroinvertebrates from soda pans and adjacent wetland habitats of the Hungarian Pusztas region with first records of four species from Hungary. Spixiana 42(2): 263–282.
- Boda P, Móra A, Csabai Z 2023: AMI-KMNP dataset: Occurrence records of aquatic macroinvertebrate species from a 10-year-long biodiversity survey in SE Hungary. Journal of Limnology 82(S1): 2118, DOI: [10.4081/jlimnol.2023.2118](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2023.2118)
- Boda P, Várbiro G, Deák C 2012: Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of some Hungarian water bodies. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 28: 17–32.
- Boda R 2015: A kétcsíkos hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) életciklusának vizsgálata hegyvidéki vízfolyásokban: lárvális fejlődés, élőhelypreferencia és kirepülési viselkedés. PhD értekezés, Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola, Pécsi Tudományegyetem
- Boda R, Bereczki C, Ortmann-Ajkai A, Mauchart P, Pernecker B, Csabai Z 2015b: Emergence behaviour of the red listed Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) in Hungarian upstreams: vegetation structure affects the last steps of the larvae. Journal of Insect Conservation 19(3): 547–557, DOI: [10.1007/s10841-015-9776-3](https://doi.org/10.1007/s10841-015-9776-3)
- Boda R, Bereczki C, Pernecker B, Mauchart P, Csabai Z 2015a: Life history and multiscale habitat preferences of the red-listed Balkan Goldenring, *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 (Insecta, Odonata), in South-Hungarian headwaters: does the species have mesohabitat-mediated microdistribution? Hydrobiologia 760: 121–132, DOI: [10.1007/s10750-015-2317-y](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2317-y)
- Boda R, Rozner G, Czirok A, Szivák I, Csabai Z 2011: New data on the distribution of *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 in Mecsek mountains and its surroundings. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 26: 21–28.
- Bogan MT, Boersma KS 2012: Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. Freshwater Science 31(4): 1131–1144, DOI: [10.1899/12-066.1](https://doi.org/10.1899/12-066.1)
- Bogan MT, Chester E, Detry T, Murphy A, Robson B, Ruhi A, Stubbington R, Whitney J 2017: Chapter 4.8: Resistance, resilience, and community recovery in intermittent rivers and ephemeral streams. pp. 349–376. In: Detry T, Bonada N, Boulton A (eds): Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. Academic Press, New York, DOI: [10.1016/B978-0-12-803835-2.00013-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00013-9)
- Bogan MT, Hwan JL, Carlson SM 2015: High Aquatic Biodiversity in an Intermittent Coastal Headwater Stream at Golden Gate National Recreation Area, California. Northwest Science 89(2): 188–197, DOI: [10.3955/046.089.0211](https://doi.org/10.3955/046.089.0211)
- Boix D, Magnusson AK, Gascón S, Sala J, Williams DD 2011: Environmental Influence on Flight Activity and Arrival Patterns of Aerial Colonizers of Temporary Ponds. Wetlands 31: 1227–1240, DOI: [10.1007/s13157-011-0234-z](https://doi.org/10.1007/s13157-011-0234-z)
- Boldrini E, Nativi S, Hradec J, Santoro M, Mazzetti P, Craglia M 2023: GEOSS Platform data content and use. International Journal of Digital Earth 16(1): 715–740. [10.1080/17538947.2023.2174193](https://doi.org/10.1080/17538947.2023.2174193)
- Bonada N, Carlson SM, Detry T, Finn DS, Leigh C, Lytle DA, Monaghan MT, Tedesco PA 2017: Chapter 4.10 - Genetic, Evolutionary, and Biogeographical Processes in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams, pp. 405–431, In: Detry T,

- Bonada N, Boulton A (eds): Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. Academic Press, New York, DOI: [10.1016/B978-0-12-803835-2.00015-2](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00015-2)
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, Gibbs M, Lehouck V, Matthysen E, Mustin K, Saastamoinen M, Schtickzelle N, Stevens VM, Vandewoestijne S, Baguette M, Barton K, Benton TG, Chaput-Bardy A, Clobert J, Dytham C, Hovestadt T, Meier CM, Palmer SCF, Turlure C, Travis JMJ 2012: Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87: 290–312, DOI: [10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x)
- Boóz B, Kovács Z, Bartalovics B, Boda P, Miliša M, Pernecker B, Pařil P, Rewicz T, Simon AB, Csabai Z, Móra A 2024a: Chironomids from Central European stream networks: new findings and taxonomical issues. *Biodiversity Data Journal* 12(12): e13624, DOI: [10.3897/BDJ.12.e136241](https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e136241)
- Boóz B, Móra, Ficsór M, Pařil P, Acosta Rivas CR, Bartalovics B, Datry T, Fernández-Calero JM, Forcellini M, Miliša M, Mykrä H, Pernecker B, Polášková V, Polović L, Snäre H, Csabai Z 2024b: Neglected dipterans in stream studies. *Journal of Limnology* 83: 2191, DOI: [10.4081/jlimnol.2024.2191](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2024.2191)
- Boros E 2001: Vonuló partimadarak (charadriiformes) speciális táplálékkínálata szikes vizekben. – *Hidrológiai Közlöny* 81(5–6): 332–333.
- Boros E, Andrikovics S, Kiss B, Forró L 2006: Feeding ecology of migrating waders (Charadrii) at sodic-alkaline pans in the Carpathian Basin: Capsule Waders fed on the most abundant invertebrates: visual foragers preferred nektonic bugs, while tactile foragers had more diverse food preferences. *Bird Study* 53: 86–91.
- Borsos S. 2021: Exuvium adatok Somogy megye szitakötő faunájához (Insecta: Odonata). *Natura Somogyiensis* 36: 25–34, DOI: [10.24394/NatSom.2021.36.25](https://doi.org/10.24394/NatSom.2021.36.25)
- Boudot JP 2010: *Cordulegaster heros*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. Downloaded on 16 May 2015
- Boudot JP 2020: *Cordulegaster heros*. Available at: <https://www.iucnredlist.org/species/158700/140520373>
- Boudot JP, Holuša O 2015: *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979. pp. 216–217. In: Boudot JP, Kalkman VJ (ed.): Atlas of the European dragonflies and damselflies, KNNV Publishing, The Netherlands.
- Boukal DS 2005: Elmidae. pp. 462–463. In: Farka, J, Král D, Škorpík M (eds.): Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí – Red list of threatened species in the Czech Republic. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha
- Boukal M, Cséfalvay R 2005: The occurrence of *Halipilus* (Liaphilus) *maculatus* (Coleoptera: Halipilidae) in the Czech Republic and Slovakia with notes on its habitat preferences. *Klapalekiana* 41: 43–51.
- Boulton AJ 2003: Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48: 1173–1185, DOI: [10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x)
- Bowler DE, Benton TG 2005: Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80: 205–225, DOI: [10.1017/S1464793104006645](https://doi.org/10.1017/S1464793104006645)
- Boyd RJ, Powney GD, Carvell C, Pescott OL 2021: occAssess: An R package for assessing potential biases in species occurrence data. *Ecology and Evolution* 11: 16177–16187, DOI: [10.1002/ece3.8299](https://doi.org/10.1002/ece3.8299)
- Bozókí T, Móra A, Berta JB, Pernecker B, Deák C, Málnás K, Boda P 2022: Contribution to the knowledge of the aquatic macroinvertebrate fauna of Bükkösi-víz (Mecsek Mountains, SW Hungary). *Natura Somogyiensis* 38: 29–42, DOI: [10.24394/NatSom.2022.38.29](https://doi.org/10.24394/NatSom.2022.38.29)
- Bozókí T, Várbiro G, Csabai Z, Schmera D, Boda P 2024 Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. *Hydrobiologia* 851: 3577–3590, DOI: [10.1007/s10750-024-05518-1](https://doi.org/10.1007/s10750-024-05518-1)
- Böcker L 1993: Größenspezifische Verteilung der Larven von *Cordulegaster boltoni* (Donovan) und *C. bidentatus* (Selys) über den Bachlauf – Untersuchungen an allo- und sympatrischen Bächen im Gießener Raum. *Libellula* 12: 225–247.
- Brasseur MV, Martini J, Wilfling O, Wüthrich R, Birnstiel E, Oester R, Zizka VMA, Singer G, Leese F, Vitecek S 2023: Exploring macroinvertebrate biodiversity in the dynamic southern Balkan stream network of the Vjosa using preservative-based DNA metabarcoding. *Aquatic Sciences* 85: 51, DOI: [10.1007/s00027-023-00948-w](https://doi.org/10.1007/s00027-023-00948-w)
- Brodin T, Johansson F, Bergsten J 2006: Predator related oviposition site selection of aquatic beetles (*Hydroporus* spp.) and effects on offspring life-history. *Freshwater Biology* 51: 1277–1285, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2006.01563.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01563.x)
- Brown ES 1951: The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic insects, with special reference to certain species of Corixidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 121: 539–545, DOI: [10.1111/j.1096-3642.1951.tb00754.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1951.tb00754.x)
- Brown ES 1954: Report on Corixidae (Hemiptera) taken in light-traps at Rothamsted Experimental Station. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A, General Entomology* 29: 17–22, DOI: [10.1111/j.1365-3032.1954.tb01180.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1954.tb01180.x)
- Brown BL, Swan CM, Auerbach DA, Campbell Grant EH, Hitt NP, Maloney KO, Patrick C 2011: Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30(1): 310–327, DOI: [10.1899/10-129.1](https://doi.org/10.1899/10-129.1)

- Buchwald R 1988: Die Gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentatus* (Odonata) in Südwestdeutschland. *Carolinea* 46: 49–64.
- Buczyński P, Michoński G, Zawal A 2020: New site of *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 in western Slovakia – The confirmation of its northern border of range of occurrence in Europe (Odonata: Cordulegastridae). *Ecologica Montenegrina* 28: 20–22, DOI: [10.37828/em.2020.28.4](https://doi.org/10.37828/em.2020.28.4)
- Buczyński P, Przewoźny M, Zawal A, Zgierska M 2011: On the occurrence of *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1772) (Coleoptera: Elmidae) in Poland. *Baltic Journal of Coleopterology* 11(1): 45–56.
- Buczyński P, Zawal A, Buczyńska E, Stępień E, Dąbkowski P, Michoński G, Szlauer-Łukaszewska A, Pakulnicka J, Stryjecki R, Czachorowski S. 2016. Early recolonization of a dredged lowland river by dragonflies (Insecta: Odonata). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 417: 43, DOI: [10.1051/kmae/2016030](https://doi.org/10.1051/kmae/2016030)
- Buxton RT, Bennett JR, Reid AJ, Shulman C, Cooke SJ, Francis CM, Nyboer EA, Pritchard G, Binley AD, Avery-Gomm S, Ban NC, Beazley KF, Bennett E, Blight LK, Bortolotti LE, Camfield AF, Gadallah F, Jacob AL, Naujokaitis-Lewis I, Raudsepp-Hearne C, Roche DG, Soulard F, Stralberg D, Sadler KD, Solarik KA, Ziter CD, Brandt J, McKindsey CW, Greenwood DA, Boxall PC, Ngolah CF, Chan KMA, Lapen D, Poser S, Girard J, DiBacco C, Hayne S, Orihel D, Lewis D, Littlechild D, Marshall SJ, McDermott L, Whitlow R, Browne D, Sunday J, Smith PA 2021: Key information needs to move from knowledge to action for biodiversity conservation in Canada. *Biological Conservation* 256: 108983, DOI: [10.1016/j.biocon.2021.108983](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.108983)
- Byeon JS, Kim DG 2025: Development of a Wetland Ecosystem Health Assessment Method Using Benthic Macroinvertebrate Community. *Wetlands* 45: 4, DOI: [10.1007/s13157-024-01891-8](https://doi.org/10.1007/s13157-024-01891-8)
- Cardé RT, Willis MA 2008: Navigational strategies used by insects to find distant, wind-borne sources of odor. *Journal of Chemical Ecology* 34: 854–866, DOI: [10.1007/s10886-008-9484-5](https://doi.org/10.1007/s10886-008-9484-5)
- Casquet J, Thebaud C, Gillespie RG 2012: Chelex without boiling, a rapid and easy technique to obtain stable amplifiable DNA from small amounts of ethanol-stored spiders. *Molecular Ecology Resources* 12: 136–141, DOI: [10.1111/j.1755-0998.2011.03073.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03073.x)
- Chapman JA, Kinghorn JM. 1955: Window Flight Traps for Insects. *The Canadian Entomologist* 87(1): 46–47, DOI: [10.4039/Ent8746-1](https://doi.org/10.4039/Ent8746-1)
- Chapman JW, Alistair Drake V, Reynolds DR 2011a: Recent Insights from Radar Studies of Insect Flight. *Annual Review of Entomology* 56: 337–356, DOI: [10.1146/annurev-ento-120709-144820](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144820)
- Chapman JW, Klaassen RHG, Alistair Drake A, Fossette S, Hays GC, Metcalfe JD, Reynolds AM, Reynolds DR, Alerstam T 2011b: Animal Orientation Strategies for Movement in Flows. - *Current Biology* 21(20): R861–R870, DOI: [10.1016/j.cub.2011.08.014](https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.014)
- Chaput-Bardy A, Grégoire A, Baguette M, Pagano A, Secondi J 2010: Condition and Phenotype-Dependent Dispersal in a Damselfly, *Calopteryx splendens*. *PLoS ONE* 5(5): e10694, DOI: [10.1371/journal.pone.0010694](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010694)
- Cheng Z, Li Q, Deng J, Liu Q, Huang X 2023: The devil is in the details: Problems in DNA barcoding practices indicated by systematic evaluation of insect barcodes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1149839, DOI: [10.3389/fevo.2023.1149839](https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1149839)
- Chernyshev WB 1961: Время лета различных насекомых на свет [The time of flight of different insects to light]. *Zoologicheskij Zhurnal* 40: 1009–1018. [in Russian]
- Chester ET, Robson BJ 2011: Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology* 56: 2094–2104, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2011.02644.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02644.x)
- Chiovitti A, Thorpe F, Gorman C, Cuxson JL, Robevska G, Szwed C, Duncan JC, Vanyai HK, Cross J, Siemering KR, Sumner J 2019: A citizen science model for implementing statewide educational DNA barcoding. *PLoS ONE* 14(1): e0208604, DOI: [10.1371/journal.pone.0208604](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208604)
- Chown SL, Sørensen JG, Terblanche J 2011: Water loss in insects: An environmental change perspective. *Journal of Insect Physiology* 57(8): 1070–1084, DOI: [10.1016/j.jinsphys.2011.05.004](https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.05.004)
- Chua PYS, Bourlat SJ, Ferguson C, Korlevic P, Zhao L, Ekrem T, Meier R, Lawniczak MKN 2023: Future of DNA-based insect monitoring. *Trends in Genetics* 39(7): 531–544, DOI: [10.1016/j.tig.2023.02.012](https://doi.org/10.1016/j.tig.2023.02.012)
- Chyzer K. 1885a: Ujabb adatok Zemplénmegye bogárfaunájához I. *Rovartani Lapok* 2(5): 100–106.
- Chyzer K. 1885b: Ujabb adatok Zemplénmegye bogárfaunájához II. *Rovartani Lapok* 2(6): 122–125.
- Chyzer K. 1897: A magyar fauna két új bogara. *Rovartani lapok* 4(7): 154.
- Cianferoni F, Rocchi S, Terzani F 2013: Nepomorpha, Gerromorpha, and Leptopodomorpha (Hemiptera: Heteroptera) of the Tuscan Archipelago (Italy). *Zootaxa* 3669(3): 302–320, DOI: [10.11646/zootaxa.3669.3.6](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3669.3.6)
- Cianferoni F, Terzani F 2013: Nuovi dati su Gerromorpha e Nepomorpha in Italia (Hemiptera Heteroptera). *Bollettino della Società Entomologica Italiana* 145(2): 51–57, DOI: [10.4081/BollettinoSEI.2013.51](https://doi.org/10.4081/BollettinoSEI.2013.51)

- Clausnitzer V, Kalkman VJ, Ram M, Collen B, Baillie JME, Bedjanic M, Darwall WRT, Dijkstra KDB, Dow R, Hawking J, Karube H, Malikova E, Paulson D, Schütte K, Suhling F, Villanueva RJ, Ellenrieder N, Wilson K 2009: Odonata enter the biodiversity crisis debate: The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation* 142(8): 1864–1869, DOI: [10.1016/j.biocon.2009.03.028](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.028)
- Clobert J, Le Galliard JF, Cote J, Meylan S, Massot M 2009: Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters* 12: 197–209, DOI: [10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x)
- Collier KJ, Probert PK, Jeffries M 2016: Conservation of aquatic invertebrates: concerns, challenges and conundrums. *Aquatic Conservation: Marina and Freshwater Ecosystems* 26: 817–837, DOI: [10.1002/aqc.2710](https://doi.org/10.1002/aqc.2710)
- Collins RA, Cruickshank RH 2013: The seven deadly sins of DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources* 13: 969–975, DOI: [10.1111/1755-0998.12046](https://doi.org/10.1111/1755-0998.12046)
- Copilaş-Ciocianu D, Rewicz T, Sands AF, Palatov D, Marin I, Arbačiauskas K, Hebert PDN, Grabowski M, Audzijonyte A 2022: A DNA barcode reference library for endemic Ponto-Caspian amphipods. *Scientific Reports* 12: 11332, DOI: [10.1038/s41598-022-15442-w](https://doi.org/10.1038/s41598-022-15442-w)
- Corbet PS 1957: The Life-History of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Animal Ecology* 26(1): 1–69, DOI: [10.2307/1781](https://doi.org/10.2307/1781)
- Corbet PS 1983: A biology of dragonflies. E.W. Classey Ltd, Faringdon
- Corbet PS 1999: Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- Corbet PS 2002: Stadia and growth ratios of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 5(1): 45–73.
- Corbet PS, Longfield C, Moore NW 1960: Dragonflies. Collins, London.
- Costello MJ, Michener WK, Gahegan M, Zhang ZQ, Bourne PE 2013: Biodiversity data should be published, cited, and peer reviewed. *Trends in Ecology and Evolution* 28(8): 454–461, DOI: [10.1016/j.tree.2013.05.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.002)
- Cottenie K 2005: Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175–1182, DOI: [10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x)
- Crabot J, Polášek M, Launay B, Pařil P, Datry T 2021: Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology* 66(4): 730–744, DOI: [10.1111/fwb.13673](https://doi.org/10.1111/fwb.13673)
- Cuzepan G 2011: Diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) from the Transylvanian Society Collection of the Natural History Museum of Sibiu (Romania). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»* 54(1): 69–87, DOI: [10.2478/v10191-011-0005-3](https://doi.org/10.2478/v10191-011-0005-3)
- Czirok A, Horvai V, Gyulavári HA 2009: A makrogerinctelen fauna változása a Völgységi-patak hosszszelvényében egyes biotikus indexek alapján. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 27–39.
- Czirok A, Horvai V, Sárfi N 2008: Adatok a magyar Dráva szakasz litorális zónájának makroszkopikus gerinctelen faunájáról. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 27–36.
- Czöglér K 1936: *Aphelocheirus aestivalis* (Fabr.) a szegedi és hódmezővásárhelyi Tiszában. *Acta biologica* 4(1): 141–153.
- Csabai Z 2000a: Vízibogarak kishatározója I. (Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae). *Vízi Természet- és Környezetvédelem sor.*, 15. kötet, Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 277 pp.
- Csabai Z 2000b: A vízibogarak magyarországi fajainak jegyzéke (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae). *Hidrológiai Közöny* 80(5–6): 354–356.
- Csabai Z 2001a: Adatok az Észak-Alföld vízibogár faunájához (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 25: 227–252.
- Csabai Z 2001b: *Laccobius alternus* Motschulsky, 1855 - új csiborfaj a magyar faunában [*Laccobius alternus* – first records from Hungary]. *Folia entomologica hungarica* 62: 356–357.
- Csabai Z 2001c: Somogy megye vízibogarainak katalógusa (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae). *Natura Somogyiensis* 1: 145–153.
- Csabai Z 2002: Ritka és elfelejtett vízibogaraink I. *Hydrochara dichroma* (Fairmaire, 1892) (Coleoptera: Hydrophilidae). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 221–224.
- Csabai Z 2003a: Vízibogarak kishatározója III. (Kiegészítő kötet). *Vízi Természet és Környezetvédelem sor.* 17. kötet, Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 280 pp.
- Csabai Z 2003b: A csarodai Báb-tava vízibogár-faunája (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae). *Annales Musei Debreceniensis de Friderico Déri nominati* (2002–2003): 11–22.
- Csabai Z 2003c: Ritka és elfelejtett vízibogaraink II. A *Berosus* génusz *Enoplurus* alnemének fajtái. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 27: 211–216.
- Csabai Z 2006: Vízibogár lárvaadatok Magyarországról (Coleoptera: Dytiscidae). – *Hidrológiai Közöny* 86: 24–26.

- Csabai Z 2013: Vízi makrogerinctelenek. pp. 54–55, 76–77, 98–101, 122–125. In: Purger JJ (ed): A Dráva négy magyarországi mellékágának élővilága és rehabilitációja / Živi svijet i rehabilitacija četiri rukavca Drave u Mađarskoj / Biotas and rehabilitation of four Drava river side-branches in Hungary. – BioRes Bt., Pécs.
- Csabai Z 2014a: Széles tavicsíkbogár – *Graphoderus bilineatus* (De Geer, 1774). pp. 231–234. In: Haraszthy, L. (ed): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértességi Közalapítvány, Csákvár.
- Csabai Z 2014b: Óriáscsíkibogár – *Dytiscus latissimus* Linnaeus, 1758. pp. 235–237. In: Haraszthy, L. (ed): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértességi Közalapítvány, Csákvár.
- 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) 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, Boda P 2005a: Vízibogarak és vízpoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata IV. - szín, méret, távolság – különböző tulajdonságú fókák alkalmazhatósága. Hidrológiai Közöny 85: 26–28.
- Csabai Z, Boda P 2005b: Effects of the wind speed on the migration activity of aquatic insects (Coleoptera, Heteroptera). Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 13: 37–42.
- Csabai Z, Boda P, Bernáth B, Gál J, Kriska G, Horváth G 2005b: Sarkított világ – Vízreszállás reggel, délben, este – Élet és Tudomány 60(49): 1550–1551.
- 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.1365-2427.2006.01576.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01576.x)
- Csabai Z, Boda P, Boda R, Bódis E, Danyik T, Deák C, Farkas A, Kálmán Z, Lókkös A, Málnás K, Mauchart P, Móra A 2015a: Aquatic macroinvertebrate fauna of the Kis-Sárrét Nature Protection Area with first records of five species from Hungary. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 33: 9–70.
- Csabai Z, Boda P, Bódis E, Danyik T, Deák C, Farkas A, Lókkös A, Mauchart P, Móra A 2015b: Data to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Nagy-gyöp (Szabadkígyós, SE Hungary). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 33: 71–82.
- Csabai Z, Boda P, Móra A 2003b: A Makkos-vízrendszer alapállapot-értékelése a Makroszkopikus vízi gerinctelen együttes alapján. pp. 245–250. In: Somogyvári, O. (ed.): Élet a Duna-ártéren – természetvédelemről sokszemközt című tudományos tanácskozás összefoglaló kötete. DDNP Igazgatóság, BITE, Pécs
- Csabai Z, Boda P, Móra A 2003c: Contribution to the aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug fauna of Hernád and its environments, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Palpicornia; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 27: 91–100.
- Csabai Z, Boda P, Móra A 2004a: Contribution to the aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug fauna of Szuha stream and its environment, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 28: 157–164.
- Csabai Z, Boda P, Móra A, Müller Z 2003a: Aquatic beetles, aquatic and semiaquatic bugs, dragonfly and caddisfly larvae from 32 backwaters in Upper-Tisza-region, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Palpicornia; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha; Trichoptera). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 27: 217–235.
- Csabai Z, Boda P, Móra A, Tóthmész B 2005a: Comparative analysis of aquatic beetle and bug assemblages of sedge stands of an alcalic lowland marsh in Hungary. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie 29: 1011–1014, DOI: [10.1080/03680770.2005.11902836](https://doi.org/10.1080/03680770.2005.11902836)
- Csabai Z, Borza P, Rewicz T, Pernecker B, Berta JB, Móra A 2020: Mass appearance of the Ponto-Caspian invader *Pontogammarus robustoides* in the River Tisza catchment: bypass in the southern invasion corridor? Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 421: 9, DOI: [10.1051/kmae/2020003](https://doi.org/10.1051/kmae/2020003)
- Csabai Z, Čiamporová-Zaťovičová Z, Boda P, Čiampor F 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, Deák C, Móra A 2004d: Kérészfajok mennyiségi viszonyai egy alföldi mocsár két különböző struktúrájú sásállományában (Ephemeroptera). Hidrológiai Közöny 84: 26–28.

- Csabai Z, Gidó Z, Boda P, Móra A 2004b: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) III. Az egyes fajok migrációjának időbeli alakulása. Hidrológiai Közlöny 84: 28–30.
- Csabai Z, Gidó Z, Juhász P, Kiss B, Olajos P 1999: Adatok a Körös–Maros Nemzeti Park illetékességi területének vízibogár-faunájához (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). Crisicum 2: 141–155.
- Csabai Z, Gidó Z, Móra A, Boda P, Dévai G, Király A, Szilágyi K, Varju T 2003d: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) I. Az egyedszám és a fajgazdagság változásai. Hidrológiai Közlöny 83: 29–32.
- Csabai Z, Gidó Z, Szél G 2001a: A Déri Múzeum vízibogár gyűjteménye (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae). Annales Musei Debreceniensis de Friderico Déri nominati (2000–2001): 7–16.
- Csabai Z, Gidó Z, Szél G 2002a: Vízibogarak kishatározója II. (Coleoptera: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). Vízi Természet- és Környezetvédelem sor. 16. kötet, Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 206 pp.
- Csabai Z, Horvai V, Kálmán Z, Czirok A 2009: Contribution to the aquatic beetle fauna of the southern part of the Transdanubian region, Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 20: 41–55.
- Csabai Z, Huber A 2001: Adatok az Aggtelek-Rudabányai-hegyvidék és a Putnoki-dombság vízibogár-faunájához (Coleoptera: Halipidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 25: 207–226.
- Csabai Z, Kálmán Z, Kálmán A, Kovács K 2010a: Further contribution to the aquatic beetle fauna of North-West Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea, Elmidae). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 21: 41–52.
- Csabai Z, Kálmán Z, Mauchart P, Pernecker B, Soós N, 2015c: New localities of *Graphoderus bilineatus* along Drava River (SW Hungary). Acta Biologica Debrecina-Supplementum Oecologica Hungarica 33: 83–87.
- 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, Kovács K 2007: Vízibogarak faunisztikai vizsgálata Északnyugat-Magyarországon (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea, Elmidae). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 16: 47–54.
- Csabai Z, Kovács T, Ambrus A 2001b: Adatok Magyarország vízibogár-faunájához (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 25: 189–205.
- Csabai Z, Lőkkös A, Pap Z, Móra A 2017b: Aquatic beetle fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea, Hydraenidae). Spixiana 40(1): 41–60.
- Csabai Z, Móra A 2002: A Cserhát és környékének vízibogár-faunája (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Hydrochidae, Hydrophilidae). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 26: 231–239.
- Csabai Z, Móra A 2003a: Adatok a Dél-Alföld vízibogárfaunájának ismeretéhez (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Elmidae) [Data to the aquatic beetle fauna of the Southern part of the Great Hungarian Plain]. Folia historico-naturalia Musei Matraensis 27: 145–159.
- Csabai Z, Móra A 2003b: Vízibogarak (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Hydrophilidae) a Rakaca-patakvidékről [Aquatic beetles from the Rakaca-stream region, NE Hungary]. Calandrella 12: 123–133.
- Csabai Z, Móra A, Boda P, Cser B, Málnás K 2005c: Contribution to the aquatic insect fauna of northern part of Bakony mountains (Ephemeroptera, Coleoptera, Heteroptera, Trichoptera). Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis 22: 69–100.
- Csabai Z, Móra A, Boda P, Málnás K 2004c: Contribution to the mayfly, aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug and caddisfly fauna of watercourses of Bihari-plain, E Hungary (Ephemeroptera larvae; Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha; Trichoptera larvae). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 28: 141–148.
- Csabai Z, Móra A, Huber A 2002b: Adatok az Aggtelek-Rudabányai hegyvidék és a Putnoki-dombság vízibogár-faunájához II. (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 26: 225–230.
- Csabai Z, Móra A, Müller Z, Dévai G 2001c: Az Aqualex mintavételi hatékonyságának elemzése. Hidrológiai Közlöny 81 (5–6): 337–338.
- Csabai Z, Nosek JN 2006a: Aquatic beetle fauna of Gemenc Landscape Protection Area, South Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 14: 67–76.

- Csabai Z, Nosek JN 2006b: Aquatic beetle fauna of Szigetköz, NW Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 14: 77–90.
- Csabai Z, Nosek JN, Oertel N 2005d: Aquatic beetle fauna of Béda–Karapancsa Landscape Protection Area, South Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 13: 29–35.
- Csabai Z, Nosek JN, Oertel N 2007: Contribution to the macroinvertebrate fauna of the Hungarian Danube II. Aquatic beetles (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Folia historico-naturalia Musei Matraensis 31: 139–147.
- Csabai Z, Sár J 2007: *Stenelmis consobrina* Dufour, 1835 (Coleoptera: Elmidae): first record from Hungary. Folia entomologica hungarica 68: 81–82.
- Csabai Z, Soós N, Berchi GM, Cianferoni F, Boda P, Móra A 2017a: Aquatic and semiaquatic Heteroptera (Nepomorpha and Gerromorpha) fauna of Greek holiday islands (Rhodes, Crete and Corfu) with first records of three species from Europe and Greece. Zootaxa 4231(1): 51–69, DOI: [10.11646/zootaxa.4231.1.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4231.1.3)
- Csabai Z, Soós N, Kálmán A, Kálmán Z, Petri A, P. Holló I, Nagy-László Z 2010b: Contribution to the aquatic Coleoptera and Heteroptera fauna of the southern part of the Great Hungarian Plain with first record of *Hydroporus obscurus* in Hungary. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 21: 53–66.
- Csabai Z, Szél G 1999: Checklist of Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae and Hydraenidae of Hungary (Coleoptera). Folia entomologica hungarica 60: 213–230.
- Csabai Z, Szél G, Kutasi C 2005e: A Bakonyi Természettudományi Múzeum vízibogár gyűjteménye (Coleoptera: Hydradeephaga és Hydrophiloidea). Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis 22: 101–112.
- Csányi B 1996a: A Kis-Balaton védőrendszer vízi makroszkópikus gerinctelen élőlényegyüttese. pp. 253–274. In: Pomogyi P (ed): 2. Kis-Balaton Ankét (Összefoglaló értékelés a KBVR 1991–1995 közötti kutatási eredményeiről). Pannon Agrártudományi Egyetem, Keszthely
- Csányi B 1996b: Macrozoobenthon community of the Danube River between Rajka and Mohács (1849–1447 rkm). pp. 551–557. In: Berczik Á (ed): 31. Konferenz der IAD, Baja-Ungarn, Wissenschaftliche Referate. Internationale Arbeitsgemeinschaft Donauforschung, Göd-Vácrátót
- Csányi B, Juhász P, Nesemann H 1996: A Vízi makroszkópikus gerinctelen fauna a HNP víztereken. pp. 144–163. In: Tóth A (ed): Ohattól Meggyesig, A Hortobágyi Természetvédelmi Kutatótábor huszonkét éve. Természet- és Környezetvédő Tanárok Egyesülete, Budapest
- Csányi B, Juhász P, Tyahun S 2002: A Ráckevei-Soroksári-Duna makroszkópikus gerincteleinek vizsgálata. Vízügyi Közlemények 84: 173–193.
- Csányi B, Szekeres J, György ÁI, Szalóky Z 2012b: Macrozoobenthon investigations along the Lower Danube between Calarasi and Braila, Romania. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 28: 47–59.
- Csányi B, Szekeres J, György ÁI, Szalóky Z, Falka I 2012a: Methodology of macroinvertebrate survey on large rivers: A case study on the Romanian Lower Danube. Water Research and Management 2(2): 25–40.
- Csányi B, Zagya A 2008: A Felsőtelekes környéki kisvízfolyások vízi makroszkópikusgerinctelen élőlény-együttesei. pp. 18–23. In: Gulyás P, Rab-Kovács É (eds): Felsőtelekes helyi értékei. Felsőtelekesi Önkormányzat, ÖKO-NAT Bt., TKTE, Budapest,
- Csapó H, Krzywoźniak P, Grabowski M, Wattier R, Bączela-Spychalska K, Mamos T, Jelić M, Rewicz T 2020: Successful post-glacial colonization of Europe by single lineage of freshwater amphipod from its Pannonian Plio-Pleistocene diversification hotspot. Scientific Reports 10: 18695, DOI: [10.1038/s41598-020-75568-7](https://doi.org/10.1038/s41598-020-75568-7)
- Csathó AJ 2003: Kunágota élővilága. A CSEMETE Egyesület évkönyve 2003: 83–124.
- Cser B, Révész Á 2006: Makrofauna-vizsgálatok a Tápion. Hidrológiai Közöny 86: 159–160.
- Csercsa A, Bozók T, Krasznai EÁ, Ficsór M, Várbíró G 2015: Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Eger-patak (Eger stream) in Northern Hungary. Folia historico-naturalia Musei Matraensis 39: 5–16.
- Csiki E 1899: Pótlék a magyar bogárkatalógushoz. Rovartani Lapok 6(10): 208–212.
- Csiki E 1901: Újabb adatok Magyarország Coleoptera-faunájához. Rovartani Lapok 8(8): 160–165.
- Csiki E 1904: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról. Aquila 11(1–4) 270–317.
- Csiki E 1905a: Újabb adatok Magyarország bogár-faunájához (6. pótljegyzék a faunakatalógushoz.). Rovartani lapok 12(5–6): 119–120.
- Csiki E 1905b: Újabb adatok Magyarország bogár-faunájához (7. pótljegyzék a faunakatalógushoz.). Rovartani lapok 12(9): 177–179.
- Csiki E 1906a: Csongrád vármegye bogárfaunája. Magyar orvosok és természetvizsgálók 1905-ben Szegeden tartott XXXIII. vándorgyűlésének történeti vázlata és munkálatai, 243–270.
- Csiki E 1906b: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról – harmadik közlemény. Aquila 13(1–4): 148–161.

- Csiki E 1908a: Magyarország bogárfaunája. Vezérfonal a magyar szent korona országainak területén előforduló bogarak megismerésére I. Csiki Ernő, Budapest, 546 pp.
- Csiki E 1908b: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról – ötödik közlemény. *Aquila* 15(1–4): 183–206.
- Csiki E 1910: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról – hetedik közlemény. *Aquila* 17(1–4): 205–218.
- Csiki E 1914: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról – kilencedik közlemény. *Aquila* 21(1–4): 210–229.
- Csiki E 1922: Adatok Magyarország bogárfaunájához. *Rovartani Lapok* 26(1–3): 39–45.
- Csiki E 1941a: Adatok Kőszeg és vidéke bogárfaunájának ismeretéhez. *Dunántúli Szemle (A Kőszegi Múzeum Közleményei)* 8: 158–168, 283–288, 332–338.
- Csiki E 1941b: Additamenta ad faunam Coleopterorum Hungariae. *Fragmenta Faunistica Hungarica* 4(3): 54–57.
- Csiki E 1942: Data ad cognitionem faunae Coleopterorum Comitatus Abaúj-Torna. *Fragmenta Faunistica Hungarica* 5(3–4): 82–86.
- Csiki E 1946: Die Käferfauna des Karpaten–Beckens. I. Band. Allgemeiner Teil und Caraboidea. In: Tasnádi Kubacska, A. (ed): *Naturwissenschaftliche Monographien IV*. Budapest, 798 pp.
- Csiki E 1953: Über neue und bekannte Coleopteren aus Ungarn und den angrenzenden Ländern. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (Series Nova)* 3: 115–135.
- Csiki E. 1899: Pótlék a magyar bogárkatalógushoz. *Rovartani Lapok* 6(10): 208–212.
- Csordás L, Ferincz Á, Lőkkös A, Rozner G 2009: New data on the distribution of Large Golden Ringed Dragonfly (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) (Odonata) in Zselic hills. *Natura Somogyiensis* 15: 53–56.
- Csörgits G 2000: Composition and long-term changes of the invertebrate macrofauna in two streams of the Pilis Mountains, Hungary. *Opuscula Zoologica Budapest* 32: 27–49.
- Darwall W, Bremerich V, De Wever A, Dell AUI, Freyhof J, Gessner MO, Grossart HP, Harrison I, Irvine K, Jähnig SC, Jeschke JM, Lee JJ, Lu C, Lewandowska AM, Monaghan MT, Nejstgaard NC, Patricio H, Schmidt-Kloiber A, Stuart SN, Thieme M, Tockner K, Turak E, Weyl O 2018 The Alliance for Freshwater Life: A global call to unite efforts for freshwater biodiversity science and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 28: 1015–1022, DOI: [10.1002/aqc.2958](https://doi.org/10.1002/aqc.2958)
- Datry T 2012: Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* 57: 563–574, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2011.02725.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02725.x)
- Datry T, Arscott DB, Sabater S 2011: Recent perspectives on temporary river ecology. *Aquatic Sciences* 73: 453–457, DOI: [10.1007/s00027-011-0236-1](https://doi.org/10.1007/s00027-011-0236-1)
- Datry T, Bonada N, Boulton AJ 2017: Chapter 1 - General Introduction, pp. 1–20. In: Datry T, Bonada N, Boulton A (eds): *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press, New York, DOI: [10.1016/B978-0-12-803835-2.00001-2](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00001-2)
- Datry T, Bonada N, Heino J 2016: Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos* 125, 149–159, DOI: [10.1111/oik.02922](https://doi.org/10.1111/oik.02922)
- Datry T, Larned ST, Fritz KM, Bogan MT, Wood PJ, Meyer EI, Santos AN 2014: Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* 37: 94–104, DOI: [10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x).
- Davy-Bowker J 2002: A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds. *Aquatic Ecology* 36: 435–446, DOI: [10.1023/A:1016550127986](https://doi.org/10.1023/A:1016550127986)
- Dayrat B 2005: Towards integrative taxonomy, *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3): 407–417, DOI: [10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x)
- de Jongh E 2021: Navigation and orientation in Coleoptera: a review of strategies and mechanisms. *Animal Cognition* 24: 1153–1164, DOI: [10.1007/s10071-021-01513-4](https://doi.org/10.1007/s10071-021-01513-4)
- De Knijf G, Billqvist M, van Grunsven RHA, Prunier F, Vinko D, Trottet A, Bellotto V, Clay J, Allen DJ 2024: Measuring the pulse of European biodiversity. *European Red List of Dragonflies & Damselflies (Odonata)*. European Commission, Brussels, 46 pp.
- De Knijf G, Vanappelghem C, Demolder H 2013: Odonata from Montenegro, with notes on taxonomy, regional diversity and conservation. *Odonatologica* 42: 1–29.
- De Szalay FA, Resh VH 2000: Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. *Freshwater Biology* 45: 295–308, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2000.00623.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2000.00623.x)
- Deacon C, Samways MJ, Pryke JS 2023: Interplay between pond size and matrix extent drives odonate diversity patterns in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 32: 4767–4785, DOI: [10.1007/s10531-023-02726-4](https://doi.org/10.1007/s10531-023-02726-4)
- Deák C, Málnás K, Móra A 2005: Kvalitatív és kvantitatív makrozoobenton vizsgálatok a Rakácán. *Hidrológiai Közöny* 85: 174–176.

- DeSalle R, Goldstein P 2019: Review and interpretation of trends in DNA barcoding. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 00302, DOI: [10.3389/fevo.2019.00302](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00302)
- Dettner K 2023: Chemical Ecology and Biochemistry of Dytiscidae. pp. 253–341. 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)
- Dettner K, Kovács Z, Rewicz T, Csabai Z. 2024: Age-dependant variation of aedeagal morphology in *Agabus uliginosus* and the status of *A. lotti* (Coleoptera: Dytiscidae). *Zookeys* 1212: 153–177, DOI: [10.3897/zookeys.1212.130039](https://doi.org/10.3897/zookeys.1212.130039)
- Dévai G 2014: Ritka hegyiszitakötő – *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979. pp. 181–184. In: Haraszthy L (ed.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértess Természetvédelmi Közalapítvány*, Csákvár.
- Díaz S, Fargione J, Chapin FS III, Tilman D 2006: Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology* 4(8): e277, DOI: [10.1371/journal.pbio.0040277](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277)
- Dincă V, Dapporto L, Somervuo P, Vodă R, Cuvelier S, Gascoigne-Pees M, Huemer P, Mutanen M, Hebert PDN, Vila R 2021: High resolution DNA barcode library for European butterflies reveals continental patterns of mitochondrial genetic diversity. *Communication Biology* 4: 315, DOI: [10.1038/s42003-021-01834-7](https://doi.org/10.1038/s42003-021-01834-7)
- Dingle H 1972: Migration Strategies of Insects. *Science* 175: 1327–1335, DOI: [10.1126/science.175.4028.1327](https://doi.org/10.1126/science.175.4028.1327)
- Dinka M, Berczik Á 1992: Über die mosaikartigen Unterschiede der „inneren Seen“ im Neusiedlersee/Fertő. *Opuscula Zoologica Budapest* 25: 51–60.
- Dixon SM, Baker RL 1988: Effects of size on predation risk, behavioural response to fish, and cost of reduced feeding in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia* 76(2): 200–205, DOI: [10.1007/BF00379953](https://doi.org/10.1007/BF00379953)
- Dodson VE 1975: Life histories of three species of Corixidae (Hemiptera; Heteroptera) from Western Colorado. *American Midland Naturalist* 94: 257–266, DOI: [10.2307/2424425](https://doi.org/10.2307/2424425)
- Donaldson MR, Burnett NJ, Braun DC, Suski SD, Hinch SG, Cooke SJ, Kerr JT 2017: Taxonomic bias and international biodiversity conservation research. *FACETS* 1: 105–113, DOI: [10.1139/facets-2016-0011](https://doi.org/10.1139/facets-2016-0011)
- Donath H 1987: Untersuchungen in einer Larvenkolonie von *Cordulegaster boltoni* (Donovan) in der Niederlausitz. *Libellula* 6: 105–116.
- Dudgeon D 2010: Prospects for sustaining freshwater biodiversity in the 21st century: linking ecosystem structure and function. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2: 422–430, DOI: [10.1016/j.cosust.2010.09.001](https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.09.001)
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA 2006: Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163–182, DOI: [10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)
- Dudgeon D, Strayer DL 2025: Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: what are the prospects? *Biological Reviews* 100: 205–226, DOI: [10.1111/brv.13137](https://doi.org/10.1111/brv.13137)
- Dudich E 1932: *Biologie der Aggteleken Tropfsteinhöhle „Baradla“ in Ungarn. Speläologische Monographien, XII. Wien I—XII* 1—246. 19 tábla, 22 rajz.
- Dursun A 2012: Additional records of Gerromorpha (Hemiptera: Heteroptera) and redescription of *Rhagovelia nigricans nigricans* (Burmeister, 1835) from Anatolia (Turkey). *Turkish Journal of Zoology* 36: 652–661, DOI: [10.3906/zoo-1107-12](https://doi.org/10.3906/zoo-1107-12)
- El-Gabbas A, Gilbert F, Dormann CF 2020: Spatial conservation prioritisation in data-poor countries: a quantitative sensitivity analysis using multiple taxa. *BMC Ecology* 20: 35, DOI: [10.1186/s12898-020-00305-7](https://doi.org/10.1186/s12898-020-00305-7)
- Endrődi S 1974: A Börzsöny-hegység bogárfaunája V. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis 2: 67–97.
- Endrődi S 1981: A Börzsöny-hegység bogárfaunája X. Hydrophilidae. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis 7: 33–35.
- Endrődi S 1983: A Börzsöny-hegység bogárfaunája XI. Diversicornia II. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis 8: 107–119.
- Endrődy-Younga S 1967: Csiboralkatúak – Palpicornia. Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae 87.), VI/10 füzet. Akadémiai Kiadó, Budapest, 97 pp.
- Endrődy-Younga S 1968: Neue und weniger bekannte Hydrophiliden aus dem Karpatenbecken (Coleoptera, Hydrophilidae). – *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 58: 65–77.
- Endrődy-Younga S 1969: Neue und weniger bekannte Hydrophiliden aus dem Karpaten-Becken. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 61: 215–224.
- Engel MS, Ceriaco LMP, Daniel GM, Dellapé PM, Löbl I, Marinov M, Reis RE, Young MT, Dubois A, Agarwal I, Lehmann AP, Alvarado M, Alvarez N, Andreone F, AraujoVieira K, Ascher JS, Baêta D, Baldo D, Bandeira SA, Barden P, Barrasso DA, Bendifallah L, Bockmann FA, Böhme W, Borkent A, Brandão CRF, Busack SD, Bybee SM, Channing A, Chatzimanolis S, Christenhusz MJM, Crisci JV, D’Elia G, Da Costa LM, Davis SR, de Lucena CAS, Deuve T, Fernandes Elizalde S, Faivovich J, Farooq H, Ferguson AW, Gippoliti S, Gonçalves FMP, Gonzalez VH, Greenbaum E, Hinojosa-Díaz IA, Ineich I, Jiang J, Kahono S, Kury AB, Lucinda PHF, Lynch JD, Malécot V, Marques MP, Marris JWM, Mckellar RC, Mendes LF, Nihei SS, Nishikawa K, Ohler A, Orrico VGD, Ota H, Paiva J, Parrinha D, Pauwels OSG, Pereyra MO, Pestana LB, Pinheiro PDP, Prendini L, Prokop

- J, Rasmussen C, Rödel MO, Rodrigues MT, Rodríguez SM, Salatnaya H, Sampaio Í, Sánchez-García A, Shebl MA, Santos BS, Solórzano-Kraemer MM, Sousa ACA, Stoev P, Teta P, Trape JF, Dos Santos CVD, Vasudevan K, Vink CJ, Vogel G, Wagner P, Wappler T, Ware JL, Wedmann S, Zacharie CK 2021: The taxonomic impediment: a shortage of taxonomists, not the lack of technical approaches. *Zoological Journal of the Linnean Society* 193: 381–387, DOI: [10.1093/zoolinnean/zlab072](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab072)
- Erdős J 1935: Maros torkolatának árvízi és ártéri bogárvilága biológiai szempontból. Doktori értekezés (Szerzői kiadás), Szeged, pp. 87.
- Erős T, Hermoso V, Langhans SD 2023: Leading the path toward sustainable freshwater management: Reconciling challenges and opportunities in historical, hybrid, and novel ecosystem types. *WIREs Water* 10(3): e1645, DOI: [10.1002/wat2.1645](https://doi.org/10.1002/wat2.1645)
- Erős T, Schmera D, Cser B, Csabai Z, Murányi D 2005: Makrogerinctelen együttesek összetétele két középhegységi patakban, a patak rendűség és a gázló-medence szerkezet szerepe. *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 13: 85–94.
- Fabian ST, Sondhi Y, Allen PE, Theobald JC, Lin HT 2024: Why flying insects gather at artificial light. *Nature Communication* 15: 689, DOI: [10.1038/s41467-024-44785-3](https://doi.org/10.1038/s41467-024-44785-3)
- Fábics A, Lőkkös A, Kondorosy E 2014: Aquatic beetles and true bugs of the Mura rivers oxbows. 91–102 pp. In: Bene S (ed): University of Pannonia Georgikon Faculty 20th Youth Scientific Forum, 23–24 May 2014, Keszthely, Hungary. Pannon Agrártudományi Egyetem Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Keszthely, Hungary
- Fairbairn DJ 1988: Adaptive significance of wing dimorphism in the absence of dispersal: a comparative study of wing morphs in the waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecological Entomology* 13: 273–281, DOI: [10.1111/j.1365-2311.1988.tb00357.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1988.tb00357.x)
- Fairbairn DJ 1994: Wing dimorphism and the migratory syndrome: Correlated traits for migratory tendency in wing dimorphic insects. *Researches on Population Ecology* 36: 157–163, DOI: [10.1007/BF02514931](https://doi.org/10.1007/BF02514931)
- Farkas A, Móra A, Dévai G 2012: A *Gomphus flavipes* és a *G. vulgatissimus* (Odonata: Gomphidae) kirepüléskori mortalitása a Dunán. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 28: 65–82.
- Farkas A, Danyik T, Móra A 2016: A Körös–Maros Nemzeti Park folyóinak folyami szitakötői (Odonata: Gomphidae). *Crisicum* 9: 133–164.
- Fekete G, Király G, Molnár Z 2016: Delineation of the Pannonian vegetation region. *Community Ecology* 17(1): 114–124, DOI: [10.1556/168.2016.17.1.14](https://doi.org/10.1556/168.2016.17.1.14)
- 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)
- Fent M, Kment P, Çamur-Elpek B, Kirgiz T 2011: Annotated catalogue of Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha, and Leptopodomorpha (Hemiptera: Heteroptera) of Turkey, with new records. *Zootaxa* 2856: 1–84, DOI: [10.11646/zootaxa.2856.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.2856.1.1)
- Ferencz M 1958: 5. Coleopteren. In: Beretz P, Csongor G, Horváth A, Kárpáti A, Kolosváry G, Marián M, Szabados M, Ferenc M, Vásárhelyi I, Zicsi A (auth): Das Leben Der Tisza IV. Die Tierwelt Der Tisza Auf Grund Neuerer Sammlungen Und Beobachtungen. *Acta Biologica Szegediensis* 4: 203–235.
- Ferencz M 1965: Beiträge zum Zoobenthos des Weissen-Teiches („Fehértó“) bei Kardoskút. *Acta biologica Szegediensis* 11(1–4): 265–269.
- Ferencz M 1967: Beiträge zur Zoobenthos-Untersuchung des Kunfehértó. *Acta biologica Szegediensis* 13(1–2): 63–70.
- Ferencz M 1973: Zoobenthos investigations in the saline waters of the Great Hungarian Plain. *Acta Biologica Szegediensis* 19(1–4): 125–137.
- Fernando CH 1958: The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. *Ceylon Journal of Science. Biological Science. New Series* 1: 117–154.
- Fernando CH 1959: The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects 2. Hemiptera (The water-bugs). *Ceylon Journal of Science. Biological Science. New Series* 2: 5–32.
- Fernando CH 1960: Colonization of freshwater habitats with special reference to aquatic insects. pp. 182–186. In: Purchon RD (ed): Proceedings of the Centenary and Bicentenary Congress of Biology Singapore (1958). University of Malaya Press, Singapore
- Fernando CH 1963: Aquatic coleoptera and hemiptera taken at light in some Asian countries with a note on *Sphaerodema* (Hemiptera-Belostomatidae). *Bulletin of the Fisheries Research Station, Ceylon* 16(1): 25–28.
- Fernando CH, Galbraith D 1973: Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 18(3): 1564–1575, DOI: [10.1080/03680770.1973.11899644](https://doi.org/10.1080/03680770.1973.11899644)
- Ferreras-Romero M, Corbet PS 1999: The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39–48. DOI: [10.1023/A:1003763819991](https://doi.org/10.1023/A:1003763819991)

- Ferro G 1983: The Palpicornia (Coleoptera) fauna of the Hortobágy National Park. pp. 167–171. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Hortobágy National Park II. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Fery H 1999: Revision of a part of the *memnonius*-group of *Hydroporus* Clairville, 1806 (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae) with the description of nine new taxa, and notes on other species of the genus. Annales des Naturhistorisches Museums in Wien. 101(B): 217–269.
- Fery H, Brancucci M 1997: A taxonomic revision of *Deronectes* Sharp, 1882 (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae) (part I). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 99B: 217–302.
- Ficsór M, Nagy K 2009: Referencia- és „kvázi”-referenciahelyek makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek vizsgálata az Észak-magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség illetékességi területén. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 20: 87–98.
- Ficsór M, Szabó A 2011: Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of Szinva and its tributaries, NE Hungary. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 26: 75–88.
- 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: [9789004296855_003](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3616.1.8)
- 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: [9789004296855_003](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3616.1.8)
- Fikáček M, Boukal M, Lókkös A, Kraus A, Krivan V 2009: First records of *Cercyon hungaricus* Endrődy-Younga, 1967 from Slovakia, notes on its distribution and biology, and fixation of its type specimens (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae). Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae 94: 73–80.
- 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: [9789004296855_003](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3616.1.8)
- Fikáček M, Rocchi S 2013: *Cercyon hungaricus*, a new junior subjective synonym of *C. bononiensis* (Coleoptera: Hydrophilidae). Zootaxa 3116(1): 95–98, DOI: [10.11646/zootaxa.3616.1.8](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3616.1.8)
- Finnish Biodiversity Information Facility 2025: Finnish Insect Database. Occurrence dataset DOI: [10.15468/jlud8r](https://doi.org/10.15468/jlud8r) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Floriano CFB, Moreira FFF 2015: A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil. Zootaxa 4018(3): 437–443, DOI: [10.11646/zootaxa.4018.3.7](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4018.3.7)
- Foley CJ, Holland JD 2010: Do flying beetles respond to human-dominated landscapes as complex mosaics or binary patterns. Landscape Online 16: 1–18, DOI: [10.3097/LO.201016](https://doi.org/10.3097/LO.201016)
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R 1994: DNA Primers for Amplification of Mitochondrial Cytochrome c Oxidase Subunit I from Diverse Metazoan Invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology 3: 294–299.
- Forró L, Andrikovics S, Herczeg F, Milinki É 1996: A tiszavasvári Göbolyös természeti értékei - érvek a védetté nyilvánítás mellett. Természetvédelmi közlemények 3–4: 113–121.
- Fossen EI, Ekrem T, Nilsson AN, Bergsten J 2016: Species delimitation in northern European water scavenger beetles of the genus *Hydrobius* (Coleoptera, Hydrophilidae). Zookeys 564: 71–120, DOI: [10.3897/zookeys.564.6558](https://doi.org/10.3897/zookeys.564.6558)
- Földesi R, Móra A, Csabai Z, Dévai G 2003: Katonáléglárva-közösségek (Diptera: Stratiomyidae) időszakos változásai egy alföldi mocsár különböző struktúrájú sásállományában. Hidrológiai Közöny 83: 50–52.
- Freitas TMS, Montag LFA, De Marco P, Hortal J 2020: How reliable are species identifications in biodiversity big data? Evaluating the records of a neotropical fish family in online repositories. *Systematics and Biodiversity* 18(2): 181–191, DOI: [10.1080/14772000.2020.1730473](https://doi.org/10.1080/14772000.2020.1730473)
- Frivaldszky I 1845: Rövid áttekintése egy természetrajzi utazásnak, az európai Törökbirodalomban, egyszersmind néhány a közben újdonnat fölfedezett állatnak leírása. pp. 163–187. A Királyi Magyar Természettudományi Társulat évkönyvei. Első kötet. Beimel József, Pest
- Frivaldszky I 1865: Jellemző adatok Magyarország faunájához. A Magyar Tudományos Akadémia Évkönyvei XI(4), Eggenberger Ferdinánd, Pest, 274 pp. + XIII.
- Frivaldszky J 1881: Coleoptera Europea nova - Európai új téhelyröptűek. Természetrajzi füzetek 5(1): 26–29.
- Frivaldszky J 1883: Coleoptera nova ex Hungaria - Magyarországi új téhelyröptűek. Természetrajzi Füzetek 7: 9–18.
- Fukui D, Murakami M, Nakano S, Aoi T 2006: Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. Journal of Animal Ecology 75: 1252–1258, DOI: [10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x)
- Gál B 2019: Vonalas létesítmények és egyéb antropogén zavarások hatása a vízi ökoszisztémára, különös tekintettel az ott élő makroszkopikus vízi gerinctelenekre. PHD értekezés, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest, 118 pp.

- Galic N, Hengeveld GM, Van den Brink PJ, Schmolke A, Thorbek P, Bruns E, Baveco HM 2013: Persistence of Aquatic Insects across Managed Landscapes: Effects of Landscape Permeability on Re-Colonization and Population Recovery. PLoS ONE 8(1): e54584, DOI: [10.1371/journal.pone.0054584](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054584)
- Ganglbauer 1904: Die Käfer von Mitteleuropa: Käfer der österreichisch-ungarischen Monarchie, Deutschlands, der Schweiz, sowie des französischen und italienischen Alpengebietes. Band. 4, 1. hälfte. Dermestidae, Byrrhidae, Nosodendridae, Georyssidae, Dryopidae, Heteroceridae, Hydrophilidae. Druck und Verlag von Karl Gerolds Sohn, 286 pp.
- García-Ríos R, Moi DA, Melo AS, Mormul AP 2022: Insect dispersal ability is crucial to overcome limitations in patch colonization of *Eichhornia crassipes* floating meadows. Limnology 23: 287–298, DOI: [10.1007/s10201-021-00688-6](https://doi.org/10.1007/s10201-021-00688-6)
- GBIF 2025: The Global Biodiversity Information Facility (year) What is GBIF?. <https://www.gbif.org/what-is-gbif> accessed 2025-01-07).
- Gebhardt A 1933a: Az Abaligeti és a Mánfai barlang állatvilágának összehasonlítása. Állattani Közlemények 30(1–2): 36–44.
- Gebhardt A 1933b: A Mecsekhegység forrásainak élővilága (Kivonat egy terjedelmesebb tanulmányból). Matematikai és Természettudományi Értesítő 49: 1–19.
- Gebhardt A 1961: A Mecsek-hegység forrásainak faunisztikai és biológiai vizsgálata. Janus Pannonius Múzeum Évkönyve (1960) 5: 7–38.
- Gebhardt A 1965: A Mecsek-hegység barlangjainak biológiai vizsgálata. Janus Pannonius Múzeum Évkönyve (1964) 9: 5–32.
- Geiger M, Koblmüller S, Assandri G, Chovanec A, Ekrem T, Fischer I, Galimberti A, Grabowski M, Haring E, Hausmann A, Hendrich L, Koch S, Mamos T, Rothe U, Rulik B, Rewicz T, Sittenthaler M, Stur E, Tończyk G, Zangl L, Moriniere J 2021: Coverage and quality of DNA barcode references for Central and Northern European Odonata. PeerJ 9: e11192, DOI: [10.7717/peerj.11192](https://doi.org/10.7717/peerj.11192)
- Gentili E, Chiesa A 1975: Revisione dei *Laccobius* paleartici (Coleoptera Hydrophilidae). Memorie della Società entomologica Italiana 54: 1–187.
- Gentili E, Csabai Z 2009: *Laccobius* from Rodos, Greece. Bolletino de la Società Entomologica Italiana 141(2): 81–85.
- Gerber R, Piscart C, Roussel JM, Bergerot B 2024: Morphology-based classification of the flying capacities of aquatic insects: A first attempt. Current Zoology 70(5): 607–617, DOI: [10.1093/cz/zoad047](https://doi.org/10.1093/cz/zoad047)
- Gerencsér N 2013: A hegyi szitakötő – *Cordulegaster bidentatus* és a ritka hegyiszitakötő – *Cordulegaster heros* (Odonata) élőhelyhasználata a Kőszegi hegység területén. Diplomamunka. Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- Gerend R 2011: A remarkable assemblage of riffle beetles (Coleoptera: Dryopoda: Elmidae) from Aisne river, northern France, with records of “*Potamophilus acuminatus*” (Fabricius, 1792) and “*Limnius muelleri*” (Erichson, 1847). Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois 112: 83–90.
- Gerken B, Sternberg K 1999: Die Exuvien Europäischen Libellen (Insecta, Odonata). Arnika and Eisvogel, Höxter and Jena.
- Gibb H, Hjältén J, Ball JP, Pettersson RB, Landin J, Alvini O, Danell K 2006: Wing loading and habitat selection in forest beetles: Are red-listed species poorer dispersers or more habitat-specific than common congeners? Biological Conservation 132(2): 250–260, DOI: [10.1016/j.biocon.2006.04.017](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.017)
- Gidó Z 1997: Időszakos vizek vízbogarainak és vízpoloskáinak faunisztikai és ökológiai vizsgálata. TDK dolgozat, JPTE, Pécs, 58 pp.
- Gidó Z 1998: Adatok az Orfűi-tó és környéke vízbogárfaunájához. TDK dolgozat, JPTE, Pécs, 16 pp.
- Gidó Z 1999: Vízbogarak faunisztikai és populációbiológiai vizsgálata egy mecseki élőhelyen. Diplomadolgozat, Janus Pannonius Tudományegyetem, Ökológiai és Állatföldrajzi Tanszék, Kézirat, 42 pp.
- Gidó Z 2003: Magyarországi és romániai hegyvidékek forrásainak és intersticiális vizeinek kiskárfanisztikai vizsgálata. Hozzájárulások a stygobiont kagylósrákok taxonómiájához és evolúciójához. PHD értekezés, Debreceni Egyetem, Juhász Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen
- Gidó Z 2023: Wing dimorphism/polymorphism in true bugs (Heteroptera) from a functional viewpoint: A review. Part I: Non-phytophagous species. Journal of Central European Green Innovation 11(1): 39–54, DOI: [10.33038/jcegi.4491](https://doi.org/10.33038/jcegi.4491)
- Gidó Z, Hegyessy G, Szél G 2003: A *Helophorus* (*Rhopalohelophorus*) *croaticus* hazai előfordulása. Folia entomologica hungarica 64: 354–355.
- Gidó Z, Szél G 1998: Adatok a Duna–Dráva Nemzeti Park Dráva menti részének vízbogár (Coleoptera: Hydradeephaga, Palpicornia, Dryopidae, Elmidae) faunájáról. Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat 9: 189–202.
- Gioria M, Feehan J 2023: Habitats Supporting Dytiscid Life. pp. 427–503. 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_10](https://doi.org/10.1007/978-3-031-01245-7_10)
- Gostel MR, Kress WJ 2022: The expanding role of DNA barcodes: indispensable tools for ecology, evolution, and conservation. Diversity 14(3): 213, DOI: [10.3390/d14030213](https://doi.org/10.3390/d14030213)

- Grabowski M, Mamos T, Bączela-Spychalska K, Rewicz T, Wattier RA 2017: Neogene paleogeography provides context for understanding the origin and spatial distribution of cryptic diversity in a widespread Balkan freshwater amphipod. *PeerJ* 5: e3016, DOI: [10.7717/peerj.3016](https://doi.org/10.7717/peerj.3016)
- Graf W, Grabowski M, Hess M, Heckes U, Rabitsch W, Vitecek S 2018: Contribution to the knowledge of aquatic invertebrate Fauna of the Vjosa in Albania. *Acta Zoobot Austria* 155(1): 135–153.
- Graf W, Kovács T 2002: The aquatic invertebrates of the Lafnitz-Rába river system in Austria and Hungary – a natural heritage of the Central European potamocoen. *Limnological Reports* 34: 295–301. (In: Brezeanu G, Stiuca R. (Eds), 34th Conference, International Association for Danube Research (IAD), 26–30. August 2002, Tulcea RO; Editura Academiei Romane, Bucharest)
- Grant DM, Brodnicke OB, Evankow AM, Ferreira AO, Fontes JT, Hansen AK, Jensen MR, Kalaycı TE, Leeper A, Patil SK, Prati S, Reunamo A, Roberts AJ, Shigdel R, Tyukosova V, Bendiksby M, Blaaid R, Costa FO, Hollingsworth PM, Stur E, Ekrem T 2021: The Future of DNA Barcoding: Reflections from Early Career Researchers. *Diversity* 13: 313, DOI: [10.3390/d13070313](https://doi.org/10.3390/d13070313)
- Gray LJ, Fisher SG 1981: Postflood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland Sonoran Desert stream. *American Midland Naturalist* 106(2): 249, DOI: [10.2307/2425161](https://doi.org/10.2307/2425161)
- Griffiths H, Kryštufek B, Reed J 2004. *Balkan Biodiversity: Pattern and Process in the European Hotspot*. Springer, Dordrecht. 306 pp, DOI: [10.1007/978-1-4020-2854-0](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2854-0)
- Grob R, el Jundi B 2023: Insect navigation: Where to face when moving through space. *Current Biology* 33(3): R100–R103, DOI: [10.1016/j.cub.2022.12.045](https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.12.045)
- Guerra PA 2011: Evaluating the life-history trade-off between dispersal capability and reproduction in wing dimorphic insects: a meta-analysis. *Biological Reviews* 86: 813–835, DOI: [10.1111/j.1469-185X.2010.00172.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00172.x)
- Gulyás P, Németh J, Csányi B, Juhász P 1999: A Balatont tápláló kisvízfolyások vízminősége és élővilága. *Vízügyi Közlemények* 81: 405–452.
- Guti G, Andrikowics [sic!] S, Biró P 1991: Nahrung von Hecht (*Esox lucius*), Hundsfisch (*Umbra krameri*), Karausche (*Carassius carassius*), Zwergwels (*Itcalurus nebulosus*) und Sonnenbarsch (*Lepomis gibbosus*) im Ocsa-Feuchtgebiet, Ungarn. *FischÖkologie* 4: 5–66.
- Győrfi J 1940: Sopron és környékének rovarfaunája. *Rend: Coleoptera (bogarak)*. Soproni Szemle 4(6): 318–321.
- Haase P, Bowler DE, Baker NJ, Bonada N, Domisch S, Garcia Marquez JR, Heino J, Hering D, Jähnig SC, Schmidt-Kloiber A, Stubbington R, Altermatt F, Álvarez-Cabria M, Amatulli G, Angeler D, Archambaud-Suard G, Arrate Jorrín I, Aspin T, Azpiroz I, Bañares I, Barquín Ortiz J, Bodin CL, Bonacina L, Bottarin R, Cañedo-Argüelles M, Csabai Z, Detry T, de Eyto E, Dohet A, Dörflinger G, Drohan E, Eikland KA, England J, Eriksen TE, Evtimova V, Feio MJ, Ferréol M, Floury M, Forcellini M, Forio MA, Fornaroli R, Friberg N, Fruget JF, Georgieva G, Goethals P, Graça MAS, Graf W, House A, Huttunen KA, Jensen TC, Johnson RK, Jones JJ, Kiesel J, Kuglerová L, Larrañaga A, Leitner P, L'Hoste L, Lizée MH, Lorenz AW, Maire A, Manzanos Arnaiz JA, Mckie BG, Millán A, Monteith D, Muotka T, Murphy JF, Ozolins D, Paavola R, Pařil R, Peñas FJ, Pilotto F, Polášek M, Rasmussen JJ, Rubio M, Sánchez-Fernández D, Sandin L, Schäfer RB, Scotti A, Shen LQ, Skuja A, Stoll S, Straka M, Timm H, Tyufekchieva VG, Tziortzis I, Uzunov Y, van der Lee GH, Vannevel R, Varadinova E, Várbbíró G, Velle G, Verdonshot PFM, Verdonshot RCM, Vidinova Y, Wiberg-Larsen P, Welti EAR 2023: The recovery of European freshwater biodiversity has come to a halt. *Nature* 620(7974): 582–588, DOI: [10.1038/s41586-023-06400-1](https://doi.org/10.1038/s41586-023-06400-1)
- 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 2017a: The arrival of the diving beetles *Eretes sticticus* (Coleoptera: Dytiscidae) in the Czech Republic. *Klapalekiana* 53: 279–282.
- 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, Csabai Z 2009: First records of *Ilybius pseudoneglectus* in Hungary (Coleoptera: Dytiscidae). *Folia entomologica hungarica* 70: 87–91.
- 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.
- Hájek J, Hendrich L, Vyhánek V, Csabai Z 2014(2015): *Eretes* diving beetles in Central Europe – witnesses of climate change? *Aquatic Insects* 36(3–4): 267–271, DOI: [10.1080/01650424.2015.1079639](https://doi.org/10.1080/01650424.2015.1079639)

- Halász Á 1902: Adatok Makó város faunájához (A Makón gyűjtött Coleopterák jegyzéke) I. Rovartani Lapok 9(8): 161–166.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD 2001: PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1–9.
- Hámori D 2014: A kuvik [*Athene noctua* (Scopoli, 1769)] táplálkozásának vizsgálata a Kiskunságban. *Magyar Ápróvad Közlemények* 12: 193–202.
- Hampton SE, Strasser CA, Tewksbury JJ, Gram WK, Budden AE, Batcheller AL, Duke CS, Porter JH 2013: Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 156–162, DOI: [10.1890/120103](https://doi.org/10.1890/120103)
- Hansen M 1982: Revisional notes on some European *Helochaeres* Muls. (Coleoptera: Hydrophilidae). *Entomologica Scandinavica* 13: 201–211.
- Harada T 1998: To fly or not to fly: response of water striders to drying out of habitat. *Ecological Entomology* 23: 370–376., DOI: [10.1046/j.1365-2311.1998.00150.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00150.x)
- Harada T, Inoue T, Ono I, Kawamura N, Kishi M, Doi K, Inoue S, Hodkova M 2000: Endocrine, ecophysiological and ecological aspects of seasonal adaptations in a water strider, *Aquarius paludum* (a mini review). *Entomological Science* 3: 157–165.
- Harada T, Nishimoto T 2007: Feeding conditions modify the photoperiodically induced dispersal of the water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae). *European Journal of Entomology* 104(1): 33–37, DOI: [10.14411/eje.2007.005](https://doi.org/10.14411/eje.2007.005)
- Harada T, Tabuchi R, Koura J 1997: Migratory syndrome in the water strider *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) reared in high versus low nymphal densities. *European Journal of Entomology* 94(4): 445–452.
- Harris TL, McCafferty WP 1977: Assessing Aquatic Insect Flight Behavior with Sticky Traps. *The Great Lakes Entomologist* 10(4): 233–239, DOI: [10.22543/0090-0222.1310](https://doi.org/10.22543/0090-0222.1310)
- Hauer FR, Resh VH 2017: Macroinvertebrates. pp. 297–319. IN: Hauer FR, Lamberti GA (eds): *Methods in Stream Ecology, Volume 1: Ecosystem structure*, Elsevier, DOI: [10.1016/b978-0-12-416558-8.00015-9](https://doi.org/10.1016/b978-0-12-416558-8.00015-9)
- Havemann N, Gossner MM, Hendrich L, Morinière J, Niedringhaus R, Schäfer P, Raupach MJ 2018. From water striders to water bugs: the molecular diversity of aquatic heteroptera (Gerromorpha, Nepomorpha) of Germany based on DNA barcodes. *PeerJ* 6, e4577, DOI: [10.7717/peerj.4577](https://doi.org/10.7717/peerj.4577)
- Hebauer F 2003: Redescription of *Cercyon hungaricus* and *C. grandis* (Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau* 73: 147–152.
- Heberling JM, Miller JT, Noesgaard D, Weingart SB, Schigel D 2021: Data integration enables global biodiversity synthesis, *Proceeding of the National Academy of Sciences* 118(6): e2018093118, DOI: [10.1073/pnas.2018093118](https://doi.org/10.1073/pnas.2018093118)
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR 2003: Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 270: 313–321, DOI: [10.1098/rspb.2002.2218](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218)
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janzen DH, Hallwachs W 2004: Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 (41) 14812–14817, DOI: [10.1073/pnas.0406166101](https://doi.org/10.1073/pnas.0406166101)
- Heidemann H, Seidenbursch R 1993: *Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs: Handbuch für Exuviansammler*. Erna Bauer, Keltern
- Hein AM, Hou C, Gillooly JF 2012: Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology Letters* 15: 104–110, DOI: [10.1111/j.1461-0248.2011.01714.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01714.x)
- Hejda R, Farkač J, Chobot K (eds) 2017: Červený Seznam Ohroženýc Druhů České Republiky. Bezobratlí [Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Invertebrates]. *Příroda*, Číslo 36. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha
- Hering D, Moog O, Sandin L, Verdonshot PFM 2014: Overview and application of the AQEM assessment system. *Hydrobiologia* 516: 1–20, DOI: [10.1023/B:HYDR.0000025255.70009.a5](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000025255.70009.a5)
- 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)
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A 2005: Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978, DOI: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)
- Hobern D, Appeltans W, Costello MJ 2014: Advancing online databases and information systems for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 173: 65–67, DOI: [10.1016/j.biocon.2014.04.008](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.008)
- Holuša O, Dalecký V, Holušová K 2011: First record of larvae of *Cordulegaster heros* (Theischinger, 1979) (Odonata: Cordulegastridae) in the Czech Republic. *Acta Musei Beskidensis* 3: 65–69.
- Holuša O, Holušová K 2022: Population Density and Abundance of the Northernmost Population of *Cordulegaster heros* (Anisoptera: Cordulegastridae) in Europe (Czech Republic) with Notes on Its Biogeographical Range. *Diversity* 14: 854, DOI: [10.3390/d14100854](https://doi.org/10.3390/d14100854)

- Holuša O, Holušová K, Balázs A 2023: Is the current forest management to the northernmost population of *Cordulegaster heros* (Anisoptera: Cordulegastridae) in Central Europe (Czech Republic) threatening? – *Forests* 14: 228, DOI: [10.3390/f14020228](https://doi.org/10.3390/f14020228)
- Holuša O, Kúdela M. 2010: New records of occurrence of *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 in Slovakia. *Acta Musei Beskidensis* 2: 75–87.
- Horion A 1955: Faunistik der Mitteleuropäischer Käfer. Band IV. Sternoxia (Buprestidae), Fossipedes, Macroductylia, Brachymera. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. Sonderband: I–XIV + 1–280*.
- Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ 2015: Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Reviews in Ecology Evolution and Systematics* 46: 523–549, DOI: [10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400)
- Horvai V, Czirik A, Löckös A, Borza P, Bódis E, Deák C 2012: Újabb adatok a magyar-horvát Dráva szakasz ripális régiójának makroszkopikus gerinctelen faunájáról. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 28: 109–120.
- Horváth G 2024. Reflection-Polarization Characteristics of Water Surfaces. pp. 437–475. In: Horváth G (ed): *Polarization Vision and Environmental Polarized Light*. Springer Series in Vision Research. Springer, Cham, DOI: [10.1007/978-3-031-62863-4_24](https://doi.org/10.1007/978-3-031-62863-4_24)
- Horváth G, Blahó M, Egri Á, Kriska G, Seres I, Robertson B 2010: Reducing the maladaptive attractiveness of solar panels to polarotactic insects. *Conservation Biology* 24: 1644–1653, DOI: [10.1111/j.1523-1739.2010.01518.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01518.x)
- 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*. Springer-Verlag, Berlin, DOI: [10.1007/978-3-642-54718-8_5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_5)
- Horváth G, Kriska G 2008: Polarization vision in aquatic insects and ecological traps for polarotactic insects. pp. 204–229. In: Lancaster J, Briers RA (eds): *Aquatic insects: challenges to populations*. CAB International Publishing, Wallingford, Oxon, UK, DOI: [10.1079/9781845933968.0204](https://doi.org/10.1079/9781845933968.0204)
- Horváth G, Malik P, Kriska G, Wildermuth H 2007: Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biology* 52: 1700–1709, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2007.01798.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01798.x)
- Horváth G, Varjú D 2004: Polarization sensitivity in insects associated with water. pp 178–198. In: *Polarized Light in Animal Vision*. Springer, Berlin, Heidelberg, DOI: [10.1007/978-3-662-09387-0_18](https://doi.org/10.1007/978-3-662-09387-0_18)
- Horváth G, Varjú D 1997: Polarization pattern of freshwater habitats recorded by video polarimetry in red, green and blue spectral ranges and its relevance for water detection by aquatic insects. *Journal of Experimental Biology* 200 (7): 1155–1163, DOI: [10.1242/jeb.200.7.1155](https://doi.org/10.1242/jeb.200.7.1155)
- Horváth I 1970: Lárva vizsgálatok Rizsföldeken. *Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis* 1970(2): 105–107.
- Horváth R 2002: A vízirigó (*Cinclus cinclus* Linnaeus, 1758) táplálék-összetételének vizsgálata köpetelemzéssel. *Aquila* 107–108: 37–45.
- Horváth R 2003: Madárfajok és közösségek állományváltozásai az Aggteleki Nemzeti Park területén. PhD értekezés, Debreceni Egyetem, Debrecen, 129 pp.
- Horváth R, Andrikovics S 1991: A vízirigó (*Cinclus cinclus* L., 1758) téli táplálék-összetételéről. *Aquila* 98: 147–162.
- Horváth Z, Móra A, Ambrus A, Szövényi G, Andrikovics S 2009: Makrogerinctelen-együttesek tér- és időbeli változásai a hansági Nyirkai-Hany élőhely-rekonstrukciós területen. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 115–126.
- Horvatovich S 1979: Hazánk faunájára új és ritka bogárfajok a Dél- és Nyugat-Dunántúlról (Coleoptera). *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1978) 23: 31–39.
- Horvatovich S 1980: Hazánk faunájára új és ritka bogárfajok a Dél- és Nyugat-Dunántúlról II. (Coleoptera). *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1979) 24: 33–43.
- Horvatovich S 1981b: Hazánk faunájára új és ritka bogárfajok a Dél- és Nyugat-Dunántúlról III. (Coleoptera). *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1980) 25: 71–83.
- Horvatovich S 1982: Hazánk faunájára új és ritka bogárfajok a Dél- és Nyugat-Dunántúlról IV. (Coleoptera). *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1981) 26: 19–32.
- Horvatovich S. 1981a: A Barcsi Borókás Tájvédelmi Körzet Cicindelái, Carabidái és Dytiscidái (Coleoptera). *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat* 2: 65–79.
- Hou Z, Fu J, Li S 2007: A molecular phylogeny of the genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) based on mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 596–611, DOI: [10.1016/j.ympev.2007.06.006](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.06.006)
- Huemer P, Karsholt O, Aarvik L, Berggren K, Bidzilya O, Junnilainen J, Landry J-F, Mutanen M, Nupponen K, Segerer A, Šumpich J, Wieser C, Wiesmair B, Hebert PDN 2020: DNA barcode library for European Gelechiidae (Lepidoptera) suggests greatly underestimated species diversity. *ZooKeys* 921: 141–157, DOI: [10.3897/zookeys.921.49199](https://doi.org/10.3897/zookeys.921.49199)

- Huestis DL, Dao A, Diallo M, Sanogo ZL, Samake D, Yaro AS, Ousman Y, Linton YM, Krishna A, Veru L, Krajacich BJ, Faiman R, Florio J, Chapman JW, Reynolds DR, Weetman D, Mitchell R, Donnelly MJ, Talamas E, Chamorro L, Strobach E, Lehmann T 2019: Windborne long-distance migration of malaria mosquitoes in the Sahel. *Nature* 574: 404–408, DOI: [10.1038/s41586-019-1622-4](https://doi.org/10.1038/s41586-019-1622-4)
- Hughes AC, Dorey JB, Bossert S, Qiao H, Orr MC 2024: Big data, big problems? How to circumvent problems in biodiversity mapping and ensure meaningful results. *Ecography* 2024(8): e07115, DOI: [10.1111/ecog.07115](https://doi.org/10.1111/ecog.07115)
- Hughes AC, Orr MC, Ma K, Costello MJ, Waller J, Provoost P, Yang Q, Zhu C, Qiao H 2021: Sampling biases shape our view of the natural world. *Ecography* 44: 1259–1269, DOI: [10.1111/ecog.05926](https://doi.org/10.1111/ecog.05926)
- Hunter MD 2002: Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159–166, DOI: [10.1046/j.1461-9563.2002.00152.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00152.x)
- iNaturalist contributors, iNaturalist 2025: iNaturalist Research-grade Observations. iNaturalist.org. Occurrence dataset DOI: [10.15468/ab3s5x](https://doi.org/10.15468/ab3s5x) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Inoue T, Harada T 1997: Sensitive Stages in the Photoperiodic Determination of Wing Forms and Reproduction in the Water Strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *Zoological Science* 14(1): 21–27, DOI: <https://doi.org/10.2108/zsj.14.21>
- IUCN 2023: The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-1. Available at: www.iucnredlist.org. (Accessed: 07 December 2023).
- Iversen LL, Rannap R, Briggs L, Sand-Jensen K 2017: Time-restricted flight ability influences dispersal and colonization rates in a group of freshwater beetles. *Ecology and Evolution* 7: 824–830, DOI: [10.1002/ece3.2680](https://doi.org/10.1002/ece3.2680)
- Izeltlabuak.hu observers, izeltlabuak.hu 2025: izeltlabuak.hu observations validated to species level. izeltlabuak.hu. Occurrence dataset DOI: [10.15468/rsmdu9](https://doi.org/10.15468/rsmdu9) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Jablonowski J 1898: Vasvármegye állatvilága. pp. 485–496. In: Borovszky S (ed): Magyarország megyéi és városai. Magyarország Monográfiája: Vasvármegye. "Apollo" Irodalmi és Nyomdai Részvénytársaság, Budapest
- Jäch MA 1988: Revisional notes on the *Hydraena riparia* species complex (Coleoptera: Hydraenidae). *Aquatic Insects* 10 (3): 125–139.
- Jäch MA 1990: Revision of the Palearctic species of the genus *Ochthebius* Leach V. The subgenus *Asiobates* (Coleoptera: Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau* 60: 37–105.
- Jäch MA 1991: Revision of the Palearctic species of the genus *Ochthebius* Leach. VII. The foveolatus-group (Coleoptera, Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau*, 61: 61–94.
- Jäch MA 1992: Revision of the Palearctic species of the genus *Ochthebius* Leach VI. the marinus group (Coleoptera: Hydraenidae). *Entomologica Basiliensia* 14: 101–145.
- Jäch MA 1993: Taxonomic revision of the Palearctic species of the genus *Limnebius* Leach, 1815 (Coleoptera: Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau* 63: 99–187.
- Jäch MA 1995: The *Hydraena* (Haenydra) *gracilis* Germar species complex (Insecta: Coleoptera: Hydraenidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 97 B: 177–190.
- Jäch MA 1997: Daytime swarming of rheophilic water beetles in Austria (Coleoptera: Elmidae, Hydraenidae, Haliplidae). *Latissimus* 9: 10–11.
- Jäch MA 1998: Revision of the Palearctic species of the genus *Ochthebius* Leach XX. The *O. (Asiobates) rugulosus* Wollaston species complex (Coleoptera: Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau* 68: 175–187.
- Jäch MA 2003: Observations on rheophilic water beetles swarming in Lower Austria in 2003 (Hydraenidae, Elmidae). *Latissimus* 17: 20–22.
- Jäch MA, Balke M 2007: Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1): 419–442, DOI: [10.1007/s10750-007-9117-y](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9117-y)
- Jäch MA, Brojer M, Schuh R, Holzer E, Plonski IS, Ehlmauer PM, Eckelt A, Gebhardt H 2013: Bemerkenswerte Käferfunde aus Österreich (XIX) (Coleoptera). *Koleopterologische Rundschau* 83: 283–292.
- Jäch MA, Delgado JA 2008: Revision of the Palearctic species of the genus *Ochthebius* Leach XXV The superspecies *O. (s.str.) viridis* Peyron and its allies (Coleoptera: Hydraenidae). – *Koleopterologische Rundschau* 78: 199–231.
- Jäch MA, Delgado JA, Twardy D, Villastrigo A, Dorfer W 2019: *Ochthebius* (s.str.) *caudatus* Frivaldszky, 1883: redescription, new records, and group assignation based on molecular data (Coleoptera: Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau* 89: 17–28.
- Jäch MA, Dietrich F, Raunig B 2005: Rote Liste der Zwergwasserkäfer (Hydraenidae) und Krallenkäfer (Elmidae) Österreichs (Insecta: Coleoptera), pp. 211–284. In: Zülka K.P. (ed): Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Checklisten, Gefährdungsanalyse, Handlungsbedarf. Part 1: Säugetiere, Vögel, Heuschrecken, Wasser-käfer, Netzflügler, Schnabelfliegen, Tagfalter (Grüne Reihe des Lebensministeriums, Volume 14/1). Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wirtschaft, Wien, 407 pp.

- Jäch MA, Komarek A, Schillhammer H, Schuh R, Rössler G 2001: Bemerkenswerte Käferfunde aus Österreich (X) (Coleoptera). Koleopterologische Rundschau 71: 217–223.
- 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, Kodada J, Brojer M, Shepard WD, Čiampor Fjr 2016: Coleoptera: Elmidae and Protelmidae. World Catalogue of Insects. Vol. 14. Brill, Leiden, 318 pp, DOI: [10.1163/9789004291775](https://doi.org/10.1163/9789004291775)
- 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: [9789004296855_003](https://doi.org/9789004296855_003)
- Jackson DJ 1952: Observations on the capacity for flight of water beetles. Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology 27: 57–70, DOI: [10.1111/j.1365-3032.1952.tb00155.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1952.tb00155.x)
- Jackson DJ 1956a: The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the western Scottish Isles. Proceedings of the Linnean Society of London 167: 76–96, DOI: [10.1111/j.1095-8312.1956.tb00771.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1956.tb00771.x)
- Jackson DJ 1956b: Observations on flying and flightless water beetles. Journal of the Linnean Society of London, Zoology, 43: 18–42, DOI: [10.1111/j.1096-3642.1956.tb02505.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1956.tb02505.x)
- Janský V, David S. 2008: Výskyt vážky *Cordulegaster heros* ssp. *heros* (Odonata: Cordulegastridae) na Slovensku. Acta Rerum Naturalium Musei Nationalis Slovaciae 54: 61–68.
- Järvinen O, Vepsäläinen K 1976: Wing dimorphism as an adaptive strategy in water-striders (*Gerris*). Hereditas 84: 61–68, DOI: [10.1111/j.1601-5223.1976.tb01196.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1976.tb01196.x)
- Jazdzewska AM, Tandberg AHS, Horton T, Brix S 2021: Global gap-analysis of amphipod barcode library. PeerJ 9: e12352, DOI: [10.7717/peerj.12352](https://doi.org/10.7717/peerj.12352)
- Johnson C 1963: Physiological Factors in Insect Migration by Flight. Nature 198: 423–427, DOI: [10.1038/198423a0](https://doi.org/10.1038/198423a0)
- Jones TS, Resh VH 1988: Movements of adult aquatic insects along a Montana (USA) springbrook. Aquatic Insects 10(2): 99–104, DOI: [10.1080/01650428809361317](https://doi.org/10.1080/01650428809361317)
- Juhász I 2007: Adatgyűjtés és feldolgozás az Ablánc-patak makrogerinctelen faunájáról. Cinege – Vasi madártani tájékoztató 12: 48–54.
- Juhász I 2009: Az Ablánc-patak környezeti vizsgálata. Hidrológiai közlöny 89(6): 19–22.
- Junger W, Varjú D 1990: Drift compensation and its sensory basis in waterstriders (*Gerris paludum* F.). Journal of Comparative Physiology A 167: 441–446, DOI: [10.1007/BF00192580](https://doi.org/10.1007/BF00192580)
- Kaitala A 1988: Wing muscle dimorphism: two reproductive pathways of the waterstrider *Gerris thoracicus* in relation to habitat instability. Oikos 53: 222–228, DOI: [10.2307/3566066](https://doi.org/10.2307/3566066)
- Kaitala A, Huldén L 1990: Significance of spring migration and flexibility in flight-muscle histolysis in waterstriders (Heteroptera, Gerridae). Ecological Entomology 15: 409–418, DOI: [10.1111/j.1365-2311.1990.tb00824.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00824.x)
- Kaitala V, Kaitala A, Getz WM 1989: Evolutionarily stable dispersal of a waterstrider in a temporally and spatially heterogeneous environment. Evolutionary Ecology 3: 283–298, DOI: [10.1007/BF02285260](https://doi.org/10.1007/BF02285260)
- Káldi J 2022: Káldi József találata, *Cordulegaster heros*. <https://izeltlabuak.hu/talalat/278894>, <https://www.gbif.org/occurrence/4907608757>
- Kalkman VJ, Boudot JP, Bernard R, Conze KJ, De Knijf G, Dyatlova E, Ferreira S, Jović M, Ott J, Riservato E, Sahlén G 2010: European red list of Dragonflies. IUCN & Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Kalkman VJ, Boudot JP, Bernard R, De Knijf G, Suhling F, Termaat T 2018: Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). Hydrobiologia 811: 269–282, DOI: [10.1007/s10750-017-3495-6](https://doi.org/10.1007/s10750-017-3495-6)
- Kálmán A, Boda R, Kálmán Z, Mauchart P, Rozner G, Szivák I, Soós N, Csabai Z 2011a: Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Zselic hilly region, SW Hungary. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 26: 99–115.
- Kálmán A, Kálmán Z 2006: Előzetes vizsgálatok a Juti-tó vízbogár faunáján. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 14: 35–38.
- Kálmán A, Kálmán Z, Soós N 2008: Újabb adatok a Juti-tó (Siójut) vízbogár és vízipoloska faunájához (Coleoptera: Hydradeephaga és Hydrophiloidea, Heteroptera: Nepomorpha és Gerromorpha). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 18: 67–72.
- Kálmán A, Páll-Gergely B, Cser B, Boda P, Csabai Z. 2006: Makroszkopikus vízi gerinctelenek faunisztikai vizsgálata a Déli-Bakony és a Balaton-felvidék víztereiben. Hidrológiai Közöly 86: 161–164.

- Kálmán Z, Boda R, Kálmán A, Ortmann-Ajkai A, Soós N, Csabai Z 2011b: Contribution to the aquatic Coleoptera (Hydradephaga, Hydrophiloidea, Dryopidae) and Heteroptera (Gerromorpha, Nepomorpha) fauna of Dráva-plain, SW Hungary. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 26: 117–134.
- Kálmán Z, Kálmán A, Csabai Z 2009: Contribution to the riffle beetle fauna of Hungary (Coleoptera: Elmidae). *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 127–144.
- Kálmán Z, Kálmán A, Soós N, Csabai Z 2007a: A palackcsapdák alkalmazásának lehetőségei és korlátai a csíkbogár-populációk vizsgálatában I. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 16: 77–87.
- Kálmán Z, Kálmán A, Soós N, Csabai Z 2007b: A széles tavicsíkbogár [*Graphoderus bilineatus* (DeGeer, 1774)] előfordulása és természetvédelmi helyzete Magyarországon. *Hidrológiai Közöny* 87: 72–75.
- Kálmán Z, Soós N, Kálmán A, Csabai Z 2008: Contribution to the aquatic Coleoptera and Heteroptera fauna of Upper-Tisza region (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Gerromorpha, Nepomorpha). *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 73–82.
- Kálmán Z, Soós N, Kovács TZ, Szappanos D, Horváth O, Szivák I, Csabai Z 2010: Vízibogarak és vízpoloskák faunisztikai adatai mecseki vizezrekből. *Hidrológiai Közöny* 90(6): 50–52.
- Kapli P, Lutteropp S, Zhang J, Kobert K, Pavlidis P, Stamatakis A, Flouri T 2017: Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics* 33(11): 1630–1638, DOI: [10.1093/bioinformatics/btx025](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx025)
- Kaszab Z, Székessy V 1953: Bátorliget bogár-faunája, Coleoptera. pp. 194–285. In: Székessy V. (ed): Bátorliget élővilága. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Kaufmann E 1914a: Képek a Mecsek hegység bogárvilágából. A Mecsek egyesület évkönyve a XXIII-ik egyesületi évről (1913): 73–105.
- Kaufmann E 1914b: Pécs város és Baranyavármegye bogárfaunája. Pécs-Baranyamegyei Múzeum-Egyesület kiadása. 94 pp.
- Kaufmann E. 1897: Jellemző magyarországi Coleopterák II. *Rovartani Lapok* 4(7): 151–153.
- Kavrák V 1999: Víz makroszkópikus gerinctelen élőlényegyüttesek vizsgálata a Kácsi-patakon. TDK dolgozat, Kézirat, KLTE Alkalmazott Ökológiai Tanszék, pp. 20+VIII.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A 2012: Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28: 1647–1649, DOI: [10.1093/bioinformatics/bts199](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199)
- Kehl S, Dettner K 2007: Flugfähigkeit der in Deutschland vorkommenden adephegen Wasserkäfer (Coleoptera, Hydradephaga). Flight Ability of the Adephegan Water Beetles (Coleoptera, Hydradephaga) of Germany. *Entomologie heute* 19: 141–161.
- Kempelen R 1868: III. Heves és külső Szolnok t. e. vármegyéknek állattani leírása. pp 175–226. In: Albert F (ed): Heves és Külső Szolnok törvényesen egyesült vármegyéknek leírása. Külön lenyomat a magyar orvosok és természetvizsgálók Egerben 1868-dik évben tartott XIII. Nagygyűlésük alkalmából többek közreműködésével megírva, Kis-Apponyi Bartakovics Béla, Eger,
- Kender J 1939: A Szent Lukács-fürdő tavának limno-biológiai vizsgálata. *Palaestra Calasanciana a Piaristák doktori értekezései* az 1932. évtől 25. szám, 24 pp.
- Kender J 1943: A tatái Angol-park langyos forrásainak hydrobiológiai viszonyai. *A magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái* 15: 132–152.
- Kertész K 1917: Adatok a hanyattúszó poloska életmódjának ismeretéhez. *Rovartani Lapok* 24(9–12): 163–164.
- Kimura M 1980: A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111–120, DOI: [10.1007/BF01731581](https://doi.org/10.1007/BF01731581)
- Kingsley KJ 1985: *Eretes sticticus* (L.) (Coleoptera: Dytiscidae): Life History Observations and an Account of a Remarkable Event of Synchronous Emigration from a Temporary Desert Pond. *The Coleopterists Bulletin* 39(1): 7–10, [LINK](https://doi.org/10.1007/s00114-005-0058-x)
- Kishi M, Fujisaki K, Harada T 2006: How do water striders, *Aquarius paludum*, react to brackish water simulated by NaCl solutions? *Naturwissenschaften* 93: 33–37, DOI: [10.1007/s00114-005-0058-x](https://doi.org/10.1007/s00114-005-0058-x)
- Kishi M, Harada T, Fujisaki K 2007: Dispersal and reproductive responses of the water strider, *Aquarius paludum* (Hemiptera: Gerridae), to changing NaCl concentrations. *European Journal of Entomology* 104(3): 377–383, DOI: [10.14411/eje.2007.056](https://doi.org/10.14411/eje.2007.056)
- Kiss B 1999: *Mesovelina thermalis*, a new semiaquatic bug in the Hungarian fauna (Heteroptera: Gerromorpha). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 91: 65–66.
- Kiss B, Gáspár Á, Juhász P, Ludányi M, Málnás K, Mihaliczku E, Szabó T, Müller Z 2017: Községi jelentőségű és védett vízi makroszkópikus gerinctelen fajok előfordulása a Fertő–Hanság Nemzeti Park Igazgatóság működési területén. *Rence* 2: 123–194.

- Kiss B, Juhász P, Ködöböcz V, Ludányi M, Müller Z, Szabó T, Málnás K 2016: Adatok a Tapolcai-medence makroszkópikus vízi gerinctelen faunájához. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis* 33: 61–73.
- Kiss B, Juhász P, Müller Z, Ködöböcz V 2009: Adatok a Kis-Balaton és közvetlen környéke vízi makroszkópikus gerinctelen (Bivalvia, Gastropoda, Malacostraca, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera és Trichoptera) faunájának ismeretéhez. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 33:61–72.
- Kiss B, Juhász P, Müller Z 2008: Faunistical data to hungarian Heteroptera (Gerromorpha et Nepomorpha) fauna carried out on nationwide surveys in 2006 and 2007. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 32: 161–173.
- Kiss JB, Sterbetz I 1973: Comparative data of the nutrition of grebes (podicipidae) at the Tisza. – *Tiscia* 8: 65–70.
- Kiss O, Andrikovics S 2000: Functional feeding groups along a lowland stream (Eger Stream, Hungary). *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27(3): 1489–1493, DOI: [10.1080/03680770.1998.11901485](https://doi.org/10.1080/03680770.1998.11901485)
- Kissling WD, Walls R, Bowser A, Jones MO, Kattge J, Agosti D, Amengual J, Basset A, van Bodegom PM, Cornelissen JHC, Denny EG, Deudero S, Egloff W, Elmendorf SC, Alonso García E, Jones KD, Jones OR, Lavorel S, Lear D, Navarro LM, Pawar S, Pirzl R, Rüger N, Sal S, Salguero-Gómez R, Schigel D, Schulz K-S, Skidmore A, Guralnick RP 2018: Towards global data products of essential biodiversity variables on species traits. *Nature Ecology and Evolution* 2: 1531–1540, DOI: [10.1038/s41559-018-0667-3](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0667-3)
- Klečka J, Boukal DS 2011: Lazy ecologist's guide to water beetle diversity: Which sampling methods are the best? *Ecological Indicators* 11(2): 500–508, DOI: [10.1016/j.ecolind.2010.07.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.07.005)
- Knie J 1978: Untersuchungen an *Elmis maugetii* var. *hungarica* var. n. und ihre Abgrenzung gegenüber *Elmis maugetii* Latreille, 1798 und *Elmis maugetii* var. *megerlei* (Duftschmid, 1805) (Coleoptera: Dryopoidea). *Folia entomologica hungarica* 31(1): 61–67.
- Kodada J 1991: *Potamophilus acuminatus* (F.) - not extinct in Central Europe! (Coleoptera: Elmidae). *Koleopterologische Rundschau* 61: 157–158.
- Kodada J, Bennis N, Goffová K, Čiampor F Jr 2022: *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792): distribution update in North Africa confirmed by COI barcoding sequencing (Coleoptera, Elmidae). *Zootaxa* 5200(6): 565–575, DOI: [10.11646/zootaxa.5200.6.4](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5200.6.4)
- 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)
- Kodada J, Merkl O 1996: Dryopoidea (Coleoptera) from the Bükk National Park. pp. 281–283. In: Mahunka S (ed): *The Fauna of the Bükk National Park II*. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- Kolosváry G 1936: Újdonságok a dinári állattartományból. *Acta biologica Szegediensis* 4: 160–162.
- Kondorosy E 2002: A Hévízi-tó vízibogarak és vízpoloskái. pp. 92–99. In: Ponyi, J. (ed): *A Hévízi forrástó ökológiai állapota: Szimpóziumi és kiegészítő anyagok*. Hévízi Könyvtár 15, Hévíz, Nereus.
- Kondorosy E, Szél G, Merkl O 1996: Adatok a Kis-Balaton poloska- és bogárfaunájához. pp. 309–322. In: Pomogyi P (ed): *2. Kis-Balaton Ankét. Összefoglaló értékelés a Kis-Balaton Védőrendszér 1991–1995 közötti kutatási eredményeiről*. Keszthely
- Kormondy EJ, Gower JL 1965: Life history variation in an association of Odonata. *Ecology* 46: 882–886, DOI: [10.2307/1934027](https://doi.org/10.2307/1934027)
- Koroiva R, Pepinelli M 2019: Chapter 2 Distribution and Habitats of Aquatic Insects. pp. 11–33. Del-Claro K, Guillermo R (eds): *Aquatic Insects: Behaviour and Ecology*, Springer, Cham, DOI: [10.1007/978-3-030-16327-3_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3_2)
- Korsós Z, Merkl O 1985: 4.6.2. Ízeltlábúak a Létrási-Vizes-barlangban. pp. 17–18. In: Lénárt L (ed): *Marcel Loubens Barlangkutató Egyesület Évkönyve 1984-ről*, Miskolc
- Kotov AA, Gololobova MA 2019: Zobodat: Zoological and Botanical Database. *Biology Bulletin* 46: 646–647, DOI: [10.1134/S1062359019060098](https://doi.org/10.1134/S1062359019060098)
- Kovács K 2004: A Rák-patak és mellékágainak gerinctelen makrofaunája (Soproni hg., Hidegvízvölgy). *Hidrológiai Közöny* 84: 69–70.
- Kovács K 2008: Vízi makrogerinctelen referencia helyek vizsgálata. Dömösi-Malom-patak és Rák-patak. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 91–99.
- Kovács K, Csányi B, Deák C, Kálmán Z, Kovács T, Szekeres J 2011a: A 2009. évi Rába-vizsgálat vízi makrogerinctelenekre vonatkozó eredményei I. Faunisztika. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 26: 135–151.
- Kovács K, Selmeczy GB, Drávecz E, Kucserka T, Kacsala I, Padisák J 2013: A Torna-patak makrozoobentosz együttese a vörösiszap-katasztrófát követő első 12 hónapban. *Hidrológiai Közöny* 93(5–6): 53–54.

- Kovács K, Selmeczy GB, Kucserka T, Abdel-Hameid NAH, Padisák J 2011b: The effect of stream bed morphology on shredder abundance and leaf-litter decomposition in Hungarian midland streams. *Polish Journal of Environmental Studies* 20(6): 1547–1556.
- Kovács K. 2005: A Malom-patak (Visegrádi-hegység), a Bikol (Gerecse) és a Sokorói-Bakony-ér gerinctelen makrofaunájáról. *Hidrológiai Közlöny* 85: 75–77.
- Kovács K. 2010: A Pilismaróti-patak ökológiai állapotértékelése a gerinctelen makrofauna típus-specifikus karakterfaj-elemzésével. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 21: 99–107.
- Kovács T, Ambrus A 2001: Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera larvae from the rivers Rába and Lapincs (Hungary). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 25: 145–162.
- Kovács T, Ambrus A 2002: Lárva adatok az Őrség és a Kerka-vidék (Hetes) kérész, szitakötő és álkérész faunájához (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera). *Praeniorica Folia Historico-Naturalia* 6: 23–40.
- Kovács T, Ambrus A 2010: Lárva és exuvium adatok Magyarország Odonata faunájához III. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 34: 29–35.
- Kovács T, Ambrus A, Bánkúti K, Juhász P 1998: New Hungarian mayfly (Ephemeroptera) species arising from collectings of larvae. *Miscellanea zoologica hungarica* 12: 55–60.
- 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.
- Kovács T, Ambrus A, Juhász P 2002: Ephemeroptera and Odonata larvae from the River Ipoly (Hungary). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 163–167.
- Kovács T, Ambrus A, Juhász P 2005: Néhány újabb adat az *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794) magyarországi elterjedéséhez (Heteroptera: Aphelocheiridae). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 29: 135–137.
- Kovács T, Ambrus A, Juhász P 2006: Lárva és exuvium adatok Magyarország Odonata faunájához II. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 30: 167–179.
- Kovács T, Ambrus A, Juhász P, Bánkúti K 2004: Lárva és exuvium adatok Magyarország Odonata faunájához. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 97–110.
- 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, Gebei L 2020: Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős bogarak (Coleoptera) a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság működési területéről. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 44: 103–135.
- Kovács T, Hegyessy G 1993: Új és ritka bogarak (Coleoptera) Magyarországról. – *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 18: 75–79.
- Kovács T, Hegyessy G, Merkl O 2000: Új és ritka bogarak (Coleoptera) Magyarországról II. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 24: 197–203.
- Kovács T, Kovács T 2006: Records of larval Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera from the upper part of the Hungarian section of Ipoly River, with notes on aquatic Heteroptera and Coleoptera. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 30: 159–165.
- Kovács T, Ködöböcz V 2006: Data to the Hungarian distribution of Elmidae (Coleoptera). *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 30: 211–214.
- Kovács T, Merkl O 2005: Data to the Hungarian distribution of some aquatic beetles, with notes on an extralimital species (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Elmidae, Dryopidae). *Folia entomologica hungarica* 66: 81–94.
- Ködöböcz V 2020 Bogár adatok (Coleoptera) a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság működési területéről, 2008–2019. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 44: 91–102.
- Ködöböcz V, Juhász P, Kiss B, Müller Z 2006: Faunistical results of the Coleoptera investigations carried out in the frames of the ecological survey of the surface waters of Hungary (ECOSURV) in 2005. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 30: 349–355.
- Ködöböcz V, Juhász P, Kiss B, Müller Z 2006: Faunistical results of the Coleoptera investigations carried out in the frames of the ecological survey of the surface waters of Hungary (ECOSURV) in 2005. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 30: 349–355.
- Kraus JM, Vonesh JR 2010: Feedbacks between community assembly and habitat selection shape variation in local colonization. *Journal of Animal Ecology* 79: 795–802, DOI: [10.1111/j.1365-2656.2010.01684.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01684.x)
- Kriesch J 1875: Állattani utazási jelentések az 1870. és 1872. évről. *Matematikai és Természettudományi közlemények* 10: 201–220.
- Kriská G, Bernáth B, Szedenics G, Horváth G 2001: A budapesti pakurató, mint vízirovar csapda: Egy nyílt-színű olajtározó vizuális ökológiai hatása a vízirovar faunára. *Hidrológiai Közlöny* 81(5–6): 401–402.

- Kriska G, Csabai Z, Boda P, Malik P, Horváth G 2006a: Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarisation signals. *Proceedings of the Royal Society London, B*. 273: 1667–1671, DOI: [10.1098/rspb.2006.3500](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3500)
- Kriska G, György K, Bardóczy Székely E 2005: Pontszerű gázolajszennyezés hatására bekövetkezett változások a makrogerinctelen élőlényegyüttes szerkezetében (Morgó-patak, Börzsöny-hegység, Kismaros). *Hidrológiai Közlöny* 85(6): 84–85.
- Kriska G, Horváth G, Andrikovics S 1998: Why do mayflies lay their eggs *en masse* on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology* 201(15): 2273–2286, DOI: [10.1242/jeb.201.15.2273](https://doi.org/10.1242/jeb.201.15.2273)
- Kriska G, Malik P, Csabai Z, Horváth G 2006b: Why do highly polarizing black burnt-up stubble-fields not attract aquatic insects? An exception proving the rule. *Vision Research* 46: 4382–4386, DOI: [10.1016/j.visres.2006.08.020](https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.08.020)
- Kriska G, Malik P, Szivák I, Horváth G 2008: Glass buildings on river banks as “polarized light traps” for mass-swarming polarotactic caddis flies. *Naturwissenschaften* 95: 461–467, DOI: [10.1007/s00114-008-0345-4](https://doi.org/10.1007/s00114-008-0345-4)
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K 2018: MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549, DOI: [10.1093/molbev/msy096](https://doi.org/10.1093/molbev/msy096)
- Kuncz A 1880: A városi terület faunája és flórája. pp. 18–43. In: Kuncz A: Szombathely - Savaria rend. tanácsú város monographiája. Szombathely
- Kuthy D 1897: Coleoptera. A Magyar Birodalom Állatvilága (Fauna Regni Hungariae). Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 213 pp.
- Laamanen T, Norros V, Vihervaara P, Jerney J, Kortelainen P, Kujala K, Lambert S, Mäyrä J, Nikula L, Palmroos I, Tolkinen M, Vuorio K, Meissner K 2025: Technology Readiness Level of biodiversity monitoring with molecular methods – where are we on the road to routine implementation? *Metabarcoding and Metagenomics* 9: e130834, DOI: [10.3897/mbmg.9.130834](https://doi.org/10.3897/mbmg.9.130834)
- Lakovic M, Poethke HJ, Hovestadt T 2015: Dispersal timing: Emigration of insects living in patchy environments. *PLoS ONE* 10(7): e0128672, DOI: [10.1371/journal.pone.0128672](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128672)
- Lalonde M, Drenkhan F, Rau P, Baiker JR, Buytaert W 2024: Scientific evidence of the hydrological impacts of nature-based solutions at the catchment scale. *WIREs Water* 11(5): e1744, DOI: [10.1002/wat2.1744](https://doi.org/10.1002/wat2.1744)
- Laini A, Fenoglio S, Bo T 2024: DNA barcoding reference libraries of Italian Plecoptera: a gap analysis. *The European Zoological Journal* 91(1): 162–171, DOI: [10.1080/24750263.2023.2298977](https://doi.org/10.1080/24750263.2023.2298977)
- Lancaster J, Downes BJ, Kayll ZJ 2024: Bigger is not necessarily better: empirical tests show that dispersal proxies misrepresent actual dispersal ability. *Proceedings of the Royal Society B* 291: 20240172, DOI: [10.1098/rspb.2024.0172](https://doi.org/10.1098/rspb.2024.0172)
- Landin J. 1968: Weather and diurnal periodicity of flight by *Helophorus brevipalpis* Bedel (Col. Hydrophilidae). *Opuscula entomologica* 33: 28–36.
- Landin J 1980: Habitats, life histories, migration and dispersal by flight of two water-beetles *Helophorus brevipalpis* and *H. strigifrons* (Hydrophilidae). *Holarctic ecology* 3(3): 190–201, DOI: [10.1111/j.1600-0587.1980.tb00725.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1980.tb00725.x)
- Landin J, Stark E 1973: On flight thresholds for temperature and wind velocity, 24-hour flight periodicity and migration of the water beetle *Helophorus brevipalpis*. *ZOON Suppl.* 1: 105–114.
- Landin J, Vepsäläinen K 1977: Spring Dispersal Flights of Pond-Skaters *Gerris* spp. (Heteroptera). *Oikos* 29(1): 156–160, DOI: [10.2307/3543307](https://doi.org/10.2307/3543307)
- Lang C, Müller H, Waringer JA 2001: Larval habitats and longitudinal distribution patterns of *Cordulegaster heros* Theischinger and *C. bidentata* Sélys in an Austrian forest stream (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 30: 395–409.
- Lansbury I 1993: *Rhagovelia* of Papua New Guinea, Solomon Islands and Australia (Hemiptera-Veliidae). *Tijdschrift Voor Entomologie* 136: 23–54.
- Lanszki J, Molnár T 2003: Diet of otters living in three different habitats in Hungary. *Folia Zoologica* 52(4): 378–388.
- Larned ST, Datry T, Arscott DB, Tockner K 2010: Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology*, 55: 717–738, DOI: [10.1111/j.1365-2427.2009.02322.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02322.x)
- 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)
- Leese F, Altermatt F, Bouchez A, Ekrem T, Hering D, Meissner K, Mergen P, Pawlowski J, Piggott J, Rimet F, Steinke D, Taberlet P, Weigand A, Abarenkov K, Beja P, Bervoets L, Björnsdóttir S, Boets P, Boggero A, Bones A, Borja Á, Bruce K, Bursić V, Carlsson J, Čiampor F, Čiamporová-Zatovičová Z, Coissac E, Costa F, Costache M, Creer S, Csabai Z, Deiner K, DelValls Á, Drakare S, Duarte S, Eleršek T, Fazi S, Fišer C, Flot J, Fonseca V, Fontaneto D, Grabowski M, Graf W, Guðbrandsson J, Hellström M, Hershkovitz Y, Hollingsworth P, Japoshvili B, Jones J, Kahlert M, Strojil BK, Kasapidis P, Kelly M, Kelly-Quinn

- M, Keskin E, Kõljalg U, Ljubešić Z, Maček I, Mächler E, Mahon A, Marečková M, Mejdandžić M, Mircheva G, Montagna M, Moritz C, Mulk V, Naumoski A, Navodaru I, Padisák J, Pálsson S, Panksep K, Penev L, Petrusek A, Pfannkuchen M, Primmer C, Rinkevich B, Rotter A, Schmidt-Kloiber A, Segurado P, Speksnijder A, Stoev P, Strand M, Šulčius S, Sundberg P, Traugott M, Tsigenopoulos C, Turon X, Valentini A, van der Hoorn B, Várbiro G, Vasquez Hadjilyra MI, Viguri J, Vitonytė I, Vogler A, Vrålstad T, Wägele W, Wenne R, Winding A, Woodward G, Zegura B, Zimmermann J 2016: DNAqua-Net: Developing new genetic tools for bioassessment and monitoring of aquatic ecosystems in Europe. *Research Ideas and Outcomes* 2: e11321, DOI: [10.3897/rio.2.e11321](https://doi.org/10.3897/rio.2.e11321)
- Leese F, Bouchez A, Abarenkov K, Altermatt F, Borja Á, Bruce K, Ekrem T, Čiampor F, Čiamporová-Zaťovičová Z, Costa FO, Duarte S, Elbrecht V, Fontaneto D, Franc A, Geiger MF, Hering D, Kahlert M, Kalamujić-Stroil B, Kelly M, Keskin E, Liska I, Mergen P, Meissner K, Pawlowski J, Penev L, Reyol Y, Rotter A, Steinke D, van der Wal B, Vitecek S, Zimmermann J, Weigand AM 2018. Chapter Two - Why We Need Sustainable Networks Bridging Countries, Disciplines, Cultures and Generations for Aquatic Biomonitoring 2.0: A Perspective Derived from the DNAqua-Net COST Action. pp. 63–99. In: Bohan DA, Dumbrell AJ, Woodward G, Jackson M (eds): *Advances in Ecological Research* 58: Next Generation Biomonitoring: Part 1, Elsevier, DOI: [10.1016/bs.aecr.2018.01.001](https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2018.01.001)
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A 2004: The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613, DOI: [10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x)
- Leigh C, Boulton AJ, Courtwright JL, Fritz K, May CL, Walker RH, Detry T 2016: Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshwater Biology* 61: 1181–1199, DOI: [10.1111/fwb.12646](https://doi.org/10.1111/fwb.12646)
- Leigh C, Detry T 2017: Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: a broad-scale analysis. *Ecography* 40: 487–499, DOI: [10.1111/ecog.02230](https://doi.org/10.1111/ecog.02230)
- Leigh JW, Bryant D 2015: POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1110–1116, DOI: [10.1111/2041-210X.12410](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410)
- Leite BR, Vieira PE, Teixeira MAL, Lobo-Arteaga J, Hollatz C, Borges LMS, Duarte S, Troncoso JS, Costa FO 2020: Gap-analysis and annotated reference library for supporting macroinvertebrate metabarcoding in Atlantic Iberia, *Regional Studies in Marine Science* 36: 101307, DOI: [10.1016/j.rsma.2020.101307](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101307)
- Leston D, Gardner AE 1953: Corixidae at light: some records from Sussex, England. *Entomologist's Gazette* 4: 269–272.
- Lewis T, Taylor LR 1965: Diurnal periodicity of flight by insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 116: 393–435, DOI: [10.1111/j.1365-2311.1965.tb02304.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1965.tb02304.x)
- Li F, Zhang Y, Altermatt F, Zhang X, Cai Y, Yang Y 2022: Gap analysis for DNA-based biomonitoring of aquatic ecosystems in China, *Ecological Indicators* 137: 108732, DOI: [10.1016/j.ecolind.2022.108732](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108732)
- Liao W, Lin H 2024: Urbanisation drives inter- and intraspecific variation in flight-related morphological traits of aquatic insects at different landscape scales. *Insect Conservation and Diversity* 17(2): 287–303, DOI: [10.1111/icad.12703](https://doi.org/10.1111/icad.12703)
- Librado P, Rozas J 2009: DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452, DOI: [10.1093/bioinformatics/btp187](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187)
- Liebelt R, Lohr M, Beinlich B 2011: Zur Verbreitung der Gestreiften und der zweigetreiften Quelljungfer (*Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii*) im Kreis Höxter (Insecta, Odonata, Cordulegasteridae). *Beiträge zur Naturkunde zwischen Egge und Weser* 22: 3–18.
- Lin C 2012: Visual learning and spatial orientation in the whirligig beetle *Dineutus sublineatus*. Conference Abstract: Tenth International Congress of Neuroethology, DOI: [10.3389/conf.fnbeh.2012.27.00229](https://doi.org/10.3389/conf.fnbeh.2012.27.00229)
- Liska I, Wagner F, Sengl M, Deutsch K, Slobodník J 2015: Joint Danube Survey 3: A Comprehensive Analysis of Danube Water Quality. International Commission for the Protection of the Danube River and European Commission, Vienna
- Litovkin SV, Sazhnev AS, Prokin AA 2021: Species of the Subgenus *Lumetus* Zaitzev (Coleoptera, Hydrophilidae: *Enochrus* Thomson) of the Fauna of Russia and Adjacent Countries. *Entomological Review* 101: 677–699, DOI: [10.1134/S0013873821050080](https://doi.org/10.1134/S0013873821050080)
- Lo E, Nie R-E, Vogler AP 2024: The geographic and phylogenetic structure of public DNA barcode databases: an assessment using Chrysomelidae (leaf beetles). *Frontiers in Ecology and Evolution* 12: 1305898, DOI: [10.3389/fevo.2024.1305898](https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1305898)
- Lompe A 2022: Käfer Europas – Gattung *Dryops* Olivier, 1791 (n. Steffan AW, Jäch MA) - Version 4.2.123-3. <https://coletonet.de/coleo/texte/dryops.htm> (accessed: 2025.01.26)
- Longcore T, Rich C 2004: Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 191–198, DOI: [10.1890/1540-9295](https://doi.org/10.1890/1540-9295)
- Longing SD, Magoulick DD 2023: Flight capacity and response to habitat drying of endemic diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in Arkansas (USA). *Hydrobiology* 2: 354–362, DOI: [10.3390/hydrobiology2020023](https://doi.org/10.3390/hydrobiology2020023)

- López-López E, Sedeño-Díaz JE 2015: Biological Indicators of Water Quality: The Role of Fish and Macroinvertebrates as Indicators of Water Quality. pp. 643–661. In: Armon R, Hänninen O (eds): Environmental Indicators. Springer, Dordrecht, DOI: [10.1007/978-94-017-9499-2_37](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9499-2_37)
- Lovas M 1975: Hajdúszoboszló természeti viszonyai. pp. 17–51. In: Dankó I. (ed): Hajdúszoboszló monográfiája, Hajdúszoboszló
- Lovas M 1976: Coleopterológiai adatok Tiszacsegéről 1967–1974. Déri Múzeum Évkönyve 1975: 31–55.
- Lovas M 1990: Adatok Hajdúnánás és környéke rovarvilágához. Calandrella 4: 45–49.
- Lovas M 1993: Polgár természeti viszonyai, Növény és Állatvilága. – A Déri Múzeum Évkönyve 1991: 39–65.
- Lovas M 1994: Hajdúnánás természeti viszonyai és rovarvilága. – A Déri Múzeum Évkönyve 1992–1993: 51–65.
- Lovas M 2001: Derecske Állatvilága (Der Tiervelt von Derecske). A Déri Múzeum Évkönyve 2000–2001: 47–62.
- Lókkös A 2006: Vizsgálatok a Nagy-berek vízbogár faunáján (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea) Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 14: 163–168.
- Lókkös A 2009a: *Dactylosternum abdominale* (Coleoptera: Hydrophilidae) in Hungary. Folia entomologica hungarica 70: 93–94.
- Lókkös A 2009b: Vízbogarak (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea, Dryopoidea, Hydraenidae) Gyűrűfűről. Natura Somogyiensis 13: 115–118.
- Lókkös A 2010a: Minute moss beetles (Coleoptera: Hydraenidae) from the catchment area of Lake Balaton. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 21: 109–113.
- Lókkös A 2010b: The water beetles (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea) of the Nagy-berek area, Lake Balaton, Hungary. Natura Somogyiensis 17: 145–158.
- Lókkös A 2010c: The water beetles of the moors at Lake Balaton (Coleoptera: Hydraenidae). Natura Somogyiensis 17: 141–144.
- Lókkös A 2010d: First record of *Elmis rietscheli* Steffan, 1958 from Hungary (Coleoptera: Elmidae). Folia entomologica hungarica 71: 31–33.
- Lókkös A 2014a: Vízbogarak faunisztikai és ökológiai vizsgálata, különös tekintettel a tócsabogarak családjára. Ph.D értekezés, Pannon Egyetem Állat-és Agrárkörnyezet-tudományi Doktori Iskola, Keszthely, 141 pp.
- Lókkös A 2014b: The water and shore beetles (Coleoptera) of the Kis-Balaton. Natura Somogyiensis 25: 141–156.
- Lókkös A, Bányai ZM, Berényi DA, Weiperth A 2024: Vörös mocsárrákok (*Procambarus clarkii*) a Péti-víz vízrendszerében. Halászat 117(4): 22.
- Lókkös A, Boukal M, Fikáček M 2014: The hydrophilid beetle *Pachysternum capense* (Mulsant, 1844) (Coleoptera: Hydrophilidae) became a world-wide adventive species: a summary of distribution with new records from Europe, Australia, and South America. North-Western Journal of Zoology 10(2): 333–336.
- Lókkös A, Jäch MA, Kovács T 2011: First record of *Hydraena schuleri* Ganglbauer, 1901 (Coleoptera: Hydraenidae) in Hungary. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis 35: 109–110.
- Lókkös A, Kondorosi E, Cser B, Szivák I 2013: Adatok a Koppány-patak makroszkopikus vízi gerinctelen faunájához. Natura Somogyiensis 23: 153–158.
- Lókkös A, Kovács K 2014: Contribution to the Minute Moss Beetle fauna (Coleoptera: Hydraenidae) of North-West Hungary. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 32: 77–84.
- Lókkös A, Kovács T 2010: A Mátra Múzeum bogárgyűjteménye, Tócsabogarak (Coleoptera: Hydraenidae). Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis 34: 117–118.
- Ludányi M, Balla D, Müller Z, Kiss B 2019: The first occurrence of *Barbronia weberi* (Blanchard, 1897) (Hirudinea: Arhynchobdellida: Erpobdelliformes: Salifidae) in Hungary. Bioinvasions Records 8(3): 633–639, DOI: [10.3391/bir.2019.8.3.20](https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.3.20)
- Ludányi M, Kiss B, Mihaliczku E, Szabó T, Polyák L, Olajos P, Müller Z 2020: A Nyirkai-Hany és az Osli-Hany vizes élőhelyrekonstrukciók makrogerinctelen fajgyűjtései. Rence 5: 38–58.
- Lukács D 1957: Állatökológiai és állatföldrajzi vizsgálatok a Hidegkúti-völgy és a Peskő-völgy (a Bükk-hegység DNY-i része) vizeiben. Acta Academiae Paedagogicae Agriensis 3: 425–456.
- Lukács D, Vajon I 1955: Jegyzetek a Bükk vizeinek állatökológiai és állatföldrajzi viszonyaihoz (Közlemény az Egri Pedagógiai Főiskola Állattani Tanszékétől). Acta Academiae Paedagogicae Agriensis 1: 455–460.
- Lundkvist E, Landin J, Karlsson F 2002: Dispersing diving beetles (Dytiscidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. Annales Zoologici Fennici 39: 109–123.

- Lynch AJ, Cooke SJ, Arthington AH, Baigun C, Bossenbroek L, Dickens C, Harrison I, Kimirei I, Langhans SD, Murchie KJ, Olden JD, Ormerod SJ, Owuor M, Raghavan R, Samways MJ, Schinegger R, Sharma S, Tachamo-Shah R-D, Tickner D, Tweddle D, Young N, Jähnig SC 2023: People need freshwater biodiversity. *WIREs Water* 10(3): e1633, DOI: [10.1002/wat2.1633](https://doi.org/10.1002/wat2.1633)
- Lynch AJ, Hyman AA, Cooke SJ, Capon SJ, Franklin PA, Jähnig SC, McCartney M, Phú Hòa N, Awuor Owuor M, Pittcock J, Samways MJ, Silva LGM, Steel EA, Tickner D 2024: Future-proofing the emergency recovery plan for freshwater biodiversity. *Environmental Reviews* 32(3): 350–365, DOI: [10.1139/er-2022-0116](https://doi.org/10.1139/er-2022-0116)
- Maasri A, Jähnig SC, Adamescu MC, Adrian R, Baigun C, Baird DJ, Batista-Morales A, Bonada N, Brown LE, Cai Q, Campos-Silva JV, Clausnitzer V, Contreras-MacBeath T, Cooke SJ, Datry T, Delacámara G, De Meester L, Dijkstra KDB, Tu Do V, Domisch S, Dudgeon D, Erős T, Freitag H, Freyhof J, Friedrich J, Friedrichs-Manthey M, Geist J, Gessner MO, Goethals P, Gollock M, Gordon C, Grossart HP, Gulemvuga G, Gutiérrez-Fonseca PE, Haase P, Hering D, Hahn HJ, Hawkins CP, He F, Heino J, Hermoso V, Hogan Z, Höller F, Jeschke JM, Jiang M, Johnson RK, Kalinkat G, Karimov BK, Kasangaki A, Kimirei IA, Kohlmann B, Kuemmerlen M, Kuiper JJ, Kupilas B, Langhans SD, Lansdown R, Leese F, Magbanua FS, Matsuzaki SS, Monaghan MT, Mumladze L, Muzon J, Mvogo Ndongo PA, Nejstgaard JC, Nikitina O, Ochs C, Odume ON, Opperman JJ, Patricio H, Pauls SU, Raghavan R, Ramírez A, Rashni B, Ross-Gillespie V, Samways MJ, Schäfer RB, Schmidt-Kloiber A, Seehausen O, Shah DN, Sharma S, Soininen J, Sommerwerk N, Stockwell JD, Suhling F, Tachamo Shah RD, Tharme RE, Thorp JH, Tickner D, Tockner K, Tonkin JD, Valle M, Vitule J, Volk M, Wang D, Wolter C, Worischka S 2022: A global agenda for advancing freshwater biodiversity research. *Ecology Letters* 25: 255–263, DOI: [10.1111/ele.13931](https://doi.org/10.1111/ele.13931)
- Macan TT 1939: Notes on the migration of some aquatic insects. *Journal of the Society for British Entomology* 2: 1–6.
- Maldonado C, Molina CI, Zizka A, Persson C, Taylor CM, Albán J, Chilquillo E, Rønsted N, Antonelli A 2015: Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: To what extent can we trust public databases? *Global Ecology and Biogeography* 24: 973–984, DOI: [10.1111/geb.12326](https://doi.org/10.1111/geb.12326)
- Mamos T, Wattier R, Majda A, Sket B, Grabowski M 2014: Morphological vs. molecular delineation of taxa across montane regions in Europe: the case study of *Gammarus balcanicus* Schäferna, 1922 (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research* 52: 237–248, DOI: [10.1111/jzs.12062](https://doi.org/10.1111/jzs.12062)
- Marczak BL, Richardson SJ, Classen CM 2006: Life history phenology and sediment size association of the dragonfly *Cordulegaster dorsalis* (Odonata: Cordulegastridae) in an ephemeral habitat in southwestern British Columbia. *Canadian Field Naturalist* 120(3): 347–350.
- Marizzi C, Florio A, Lee M, Khalfan M, Ghiban C, Nash B, Dorey J, McKenzie S, Mazza C, Cellini F, Baria C, Bepat R, Costentino L, Dvorak A, Gacevic A, Guzman-Moumtzis C, Heller F, Holt NA, Horenstein J, Joralemon V, Kaur M, Kaur T, Khan A, Kuppam J, Laverty S, Lock C, Pena M, Petrychyn I, Puthenkalam I, Ram D, Ramos A, Scoca N, Sin R, Gonzalez I, Thakur A, Usmanov H, Han K, Wu A, Zhu T, Micklos DA. 2018: DNA Barcoding Brooklyn (New York): A first assessment of biodiversity in Marine Park by citizen scientists. *PLoS One* 13: e0199015, DOI: [10.1371/journal.pone.0199015](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199015)
- Markmann M, Tautz D 2005: Reverse taxonomy: an approach towards determining the diversity of meiobenthic organisms based on ribosomal RNA signature sequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 1917–1924, DOI: [10.1098/rstb.2005.1723](https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1723)
- Marshall J, Cronin TW 2011: Polarisation vision. *Current Biology* 21(3): R101–R105, DOI: [10.1016/j.cub.2010.12.012](https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.12.012)
- Masese FO, Owade CAA, Sitati A, Yegon MJ, Wanderi EW, Kimeli J, Fry C 2025: Chapter 17 - Macroinvertebrates. pp. 431–475. In: Dalu T, Masese FO (eds): *Afrotropical Streams and Rivers: Structure, Ecological Processes and Management*. Elsevier, Amsterdam, London, Cambridge, DOI: [10.1016/B978-0-443-23898-7.00017-8](https://doi.org/10.1016/B978-0-443-23898-7.00017-8)
- 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)
- Matthysen E 2012: Multicausality of dispersal: a review. pp. 3–18. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds): *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford Academic, Oxford, DOI: [10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001)
- Mauchart P, Méhes N, Deák C, Móra A, Szivák I, Csabai Z 2010: Kérészek, álkérészek és tegzesek faunisztikai adatai mecseki vizekből. *Hidrológiai Közlöny* 90(6): 100–102.
- May ML 2019: Dispersal by Aquatic Insects. pp. 35–73., In: Del-Claro K, Guillermo R (eds): *Aquatic Insects*. Springer, Cham, DOI: [10.1007/978-3-030-16327-3_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3_3)
- McCauley SJ, Davis CJ, Nystrom J, Werner EE 2009: A hump-shaped relationship between isolation and abundance of *Notonecta irrorata* colonists in aquatic mesocosms. *Ecology* 90: 2635–2641, DOI: [10.1890/08-1785.1](https://doi.org/10.1890/08-1785.1)
- McCauley SJ, Rowe L 2010: *Notonecta* exhibit threat-sensitive, predator-induced dispersal. *Biology Letters* 6(4): 449–452, DOI: [10.1098/rsbl.2009.1082](https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.1082)
- Méhes N, Szivák I, Csabai Z, Móra A 2012: Contribution to the Chironomidae (Diptera) fauna of the Mecsek Mountains. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 28: 121–128.

- Mendes GC, da Silva GG, Ricioli LS, Guillermo R 2019: The Biotic Environment: Multiple Interactions in an Aquatic World. Behaviour and Ecology. pp. 95–116., In: Del-Claro K, Guillermo R (eds): Aquatic Insects. Springer, Cham, DOI: [10.1007/978-3-030-16327-3_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3_5)
- Menz MH, Scacco M, Bürki-Spycher H, Williams HJ, Reynolds DR, Chapman JW, Wikelski M 2022: Individual tracking reveals long-distance flight-path control in a nocturnally migrating moth. Science 377: 764–768, DOI: [10.1126/science.abn1663](https://doi.org/10.1126/science.abn1663)
- Merdić E, Keža N, Csabai Z 2005: Aquatic insects in Nature Park Kopacki rit (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha and Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). Natura croatica 14(4): 263–272.
- Merkel O 1991: Reassessment of the beetle fauna of Bátorliget, NE Hungary (Coleoptera). pp. 381–498. In: Mahunka S (ed): The Bátorliget Nature Reserves - after forty years I. Hungarian Natural History Museum, Budapest
- Merkel O 1996a: A Balaton vízbogarai (Coleoptera). Állattani Közlemények 81: 193–198.
- Merkel O 1996b: Adatok a Náplás-tó és környéke élővilágához III. Bogarak (Coleoptera). Természetvédelmi közlemények 3–4: 123–140.
- Merkel O 1996c: The species of 27 beetle families (Coleoptera) from Őrség (Western Hungary). pp. 103–139. In: Víg K (szerk.): Natural History of Őrség Landscape Conservation Area II. Savaria Múzeum, Szombathely
- Merkel O 1999: The species of 35 beetle families (Coleoptera) from Aggtelek National Park. pp. 185–200. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Aggtelek National Park I. Hungarian Natural History Museum, Budapest
- Merkel O 2002: The species of 54 beetle families (Coleoptera) from Fertő–Hanság National Park and adjacent areas. pp. 429–472. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Fertő–Hanság National Park. Hungarian Natural History Museum, Budapest
- Merkel O 2006: New beetle species in the Hungarian fauna (Coleoptera). Folia entomologica hungarica 67: 19–36.
- Merkel O 2008a: Adatok a Szénás-hegyecsoport bogárfaunájához (Coleoptera). Rosalia 4: 295–322
- Merkel O 2008b: Adatok a keleméri Mohos-tavak bogárfaunájához (Coleoptera). pp. 143–158. In: Boldogh S, G Farkas T (eds): A keleméri Mohos-tavak. Kutatás, kezelés, védelem. ANP füzetek IV. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalő
- Merkel O 2010: A Naszály bogárfaunája (Coleoptera). Rosalia 5: 533–639.
- Merkel O, Hegyessy G 2022: Negyvenkét bogárcsalád adatai a sátorlajújhelyi PIM – Kazinczy Ferenc Múzeum gyűjteményéből (Coleoptera: Polyphaga: Bostrichiformia, Cucujiformia, Elateriformia, Staphyliniformia). Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis 46: 45–134.
- Merkel O, Horvatovich S 2000: Data to 64 beetle families (Coleoptera) from the Villány Hills, South Hungary. Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat 10: 199–214.
- Merkel O, Podlussány A, Szalóki D 2003: Ötvenkét bogárcsalád adatai a Látrányi Puszta Természetvédelmi Területről (Coleoptera). Natura Somogyiensis 5: 139–171.
- Merkel O, Sár J, György Z 2006: Hatvanhat bogárcsalád fajai a Mecsekből (Coleoptera). Folia Comloiensis 15: 115–172.
- Merkel O, Szalóki D, Kutasi C, Mészáros Á, Podlussány A, Tallósi B 2019: Biodiverzitás a Soroksári Botanikus Kertben – Bogarak. Magyar Biodiverzitás-kutató Társaság és SZIE Kertészettudományi Kar Soroksári Botanikus Kert, Budapest, 179 pp.
- Merkel O, Szél G 2012: A sas-hegy bogárfaunája. Rosalia 8: 373–458.
- Merkel O, Szél G, Tallósi B 2011: Adatok a „Nagykőrösi pusztai tölgyesek” Natura 2000 terület bogárfaunájához (Coleoptera). Rosalia 6: 139–199.
- Merkel O, Szénási V 2018: A Turjánvidék Natura 2000 terület déli részének bogárfaunája (Coleoptera). Rosalia 10: 509–638.
- Merlin C 2023: Insect magnetoreception: a Cry for mechanistic insights. Journal of Comparative Physiology A 209: 785–792, DOI: [10.1007/s00359-023-01636-8](https://doi.org/10.1007/s00359-023-01636-8)
- Messenger ML, Lehner B, Cockburn C, Lamouroux N, Pella H, Snelder T, Tockner K, Trautmann T, Watt C, Datry T 2021: Global prevalence of non-perennial rivers and streams. Nature 594: 391–397, DOI: [10.1038/s41586-021-03565-5](https://doi.org/10.1038/s41586-021-03565-5)
- Mészáros Á 2016: Adatok a tömördi Nagy-tó környékének szitakötő (Odonata) és vízbogár (Coleoptera: Dytiscidae, Noteridae, Hydrophilidae, Sperchidae) faunájához. Cinege 21: 48–51.
- Mészáros Á 2018: Adatok az Ócsai Öreg-Turján vízi makrogerinctelen faunájának ismeretéhez. Roalia 10: 845–872.
- Mészáros Á 2019: Régi-új csiborfajok a hazai faunában. A *Hydrobius fuscipes*-komplex revíziója Magyarországon. Diplomadolgozat, Pécsi Tudományegyetem, Pécs, 26 pp.
- Mészáros Á, Csabai Z 2019a: Régi-új csiborfajok a hazai faunában. A *Hydrobius* fajkomplex revideálása Magyarországon. p. 13. In: Bozóki T (ed): XIV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek (MaViGe) Kutatási konferencia, Debrecen, 2019. április 11–12. Program és kivonatok, Debrecen
- Mészáros Á, Csabai Z 2019b: A *Hydroporus figuratus* (Gyllenhal, 1826) csibogárfaj első adatai Magyarországról. p. 24. In: Bozóki T (ed): XIV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek (MaViGe) Kutatási konferencia, Debrecen, 2019. április 11–12. Program és kivonatok, Debrecen

- Mészáros Á, Kriska G, Egri Á 2021: Spectral optimization of beacon lights for the protection of night-swarming mayflies. *Insect Conservation and Diversity* 14: 225–234, DOI: [10.1111/icad.12446](https://doi.org/10.1111/icad.12446)
- Mészáros Á, Kriska G, Egri Á 2024: Wavelength-specific negatively phototactic responses of the burrowing mayfly larvae *Ephoron virgo*. *Journal of Experimental Biology* 227(10): jeb247142, DOI: [10.1242/jeb.247142](https://doi.org/10.1242/jeb.247142)
- Mészáros F, Ádám L, Balázs K, Benedek IM, Dely-Draskovics Á, Kozár F, Lővei G, Mahunka S, Meszleny A, Mihályi K, Nagy L, Papp J, Papp L, Polgár L, Rácz V, Ronkay L, Soós Á, Szabó S, Szabóky C, Szalay-Marzsó L, Szarukán I, Szelényi G, Szentkirályi F 1984: Results of faunistical studies in hungarian maize stands (Maize Ecosystem Research No. 16.). *Acta Phytopatologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 19(1–2): 65–90.
- Miguélez D, Valladares LF 2008: Seasonal dispersal of water beetles (Coleoptera) in an agricultural landscape: a study using Moericke traps in northwest Spain. *Annales de la société entomologique de France* 44(3): 317–326, DOI: [10.1080/00379271.2008.10697570](https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697570)
- Mihók O. 1910: Adatok Magyarország Coleoptera-faunájához. *Rovartani lapok* 17(2): 25–28.
- Mihók O. 1912: Adatok Magyarország Coleoptera-faunájához. *Rovartani lapok* 19(6–8): 116–120.
- Miller PL 1964: Notes on *Ictinogomphus ferox* Rambur (Odonata: Gomphidae). *Entomologist* 97: 52–66.
- Mimeau L, Künne A, Devers A, Branger F, Kralisch S, Lauvernet C, Vidal JP, Bonada N, Csabai Z, Mykrä H, Pařil P, Polović L, Datry T 2025: Projections of streamflow intermittence under climate change in European drying river networks. *Hydrology and Earth System Sciences* 29: 1615–1636, DOI: [10.5194/hess-29-1615-2025](https://doi.org/10.5194/hess-29-1615-2025)
- Moczár M 1938: Jászberény környékének bogárvilága. A Jászberényi Magyar Királyi Állami Népiskolai Tanítóképző-Intézet Értesítője az 1937–38. iskolai évről 21: 1–12.
- Mocsáry S 1876: Biharmegye téhely- és pikkelyröpűi. *Mathematikai és Természettudomány Közlemények* 11: 95–156.
- Mocsáry S 1877: Adatok Zemplén- és Ungmegyék faunájához. *Mathematikai és Természettudományi Közlemények* 13: 131–185.
- Molnár Á 2005: A hansági láprekonstrukció különböző víztípusaiban élővízibogárközösségek összehasonlító vizsgálata. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 13: 121–129.
- Molnár Á 2008: Vízibogár-faunisztikai adatok a Tápió-vidékről (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea). *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 109–113.
- Molnár Á 2014: Vizesélőhely-rekonstrukciókon végzett természetvédelmi kezelések hatásai vízibogárközösségekre. PhD értekezés, Eötvös Loránd Tudományegyetem, 107 pp.
- Molnár Á, Ambrus A 2005: Szitakötő és vízibogár faunisztikai adatok a hansági élőhelyrekonstrukció területéről. – *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 13: 115–120.
- Molnár Á, Csabai Z, Tóthmérész B 2009: Influence of flooding and vegetation patterns on aquatic beetle diversity in a constructed wetland complex. *Wetlands* 29(4): 1214–1223, DOI: [10.1007/BF03185922](https://doi.org/10.1007/BF03185922)
- Molnár Á, Hegedüs R, Kriska G, Horváth G 2011: Effect of cattail (*Typha* spp.) mowing on water beetle assemblages: changes of environmental factors and the aerial colonization of aquatic habitats. *Journal of Insect Conservation* 15: 389–399, DOI: [10.1007/s10841-010-9347-6](https://doi.org/10.1007/s10841-010-9347-6)
- Molnár Á, Kancsal B, Éliás T 2007: Aquatic beetle faunistical records from the „Sailing around the Balkan Peninsula Expedition” ranging from the Canal Sió to the Danube Delta. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 16: 99–104.
- Molnár Á, Molnár M, Farkas J 2008a: Vízibogarak (Coleoptera) kolonizációs stratégiájának kísérletes vizsgálata – a növénytelepítés és az aljzat hatása. *Hidrológiai Közöny* 88(6): 137–139.
- Molnár Á, Oláh J, Szekeres J, Boda P 2012: Effects of livestock grazing on water beetle (Coleoptera) and bug (Heteroptera) assemblages in a restored salt marsh: Different responses to the same treatment. pp. 167–183. In: Baranyai A, Benkő D (eds): *Wetlands: Ecology, Management and Conservation*. Nova Science Publishers, New York
- Molnár G 2000: On food composition of four heron species. *Tiscia* 25: 75–82.
- Molnár M, Molnár Á, Farkas J 2008b: Water beetle (Coleoptera) assemblages in ponds and wetlands next to highway constructions: effect of site age. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 115–122.
- Montagné N, Jager M, Chertemps T, Persyn E, Jaszczyszyn Y, Meslin C, Jacquín-Joly E, Manuel M 2021: The Chemosensory Transcriptome of a Diving Beetle. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 773915, DOI: [10.3389/fevo.2021.773915](https://doi.org/10.3389/fevo.2021.773915)
- Móra A, Barnucz E, Boda P, Csabai Z, Cser B, Deák C, Papp L 2007: A Balaton környéki kisvízfolyások makroszkopikus gerinctelen faunája. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 16: 105–167.
- Móra A, Bíró K, Csabai Z 2004a: Non-biting midges (Diptera: Chironomidae) from some oxbows along the upper section of River Tisza with two new species to the Hungarian fauna. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 12: 27–34.

- Móra A, Boda P, Csabai Z, Cser B, Deák C, Hornyák A, Jakab T, Kálmán Z, Kecő K, Kovács TZ, Papp L, Polyák L, Soós N 2008: A Zala és befolyói makroszkopikus gerinctelen faunája. *Acta Biologia Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 123–180.
- Móra A, Boda P, Csabai Z, Deák C, Málnás K, Csépes E 2005a: Contribution to the mayfly, aquatic and semiaquatic bug, aquatic beetle, caddisfly and chironomid fauna of the River Tisza and its main inflows (Ephemeroptera, Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha, Coleoptera: Hydradeptera and Hydrophiloidea, Trichoptera, Diptera: Chironomidae). *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 29: 151–164.
- Móra A, Boda P, Mauchart P, Perneckner B, Csabai Z 2018: A kardoskúti Fehér-tó hidrobiológiai állapota a víz fiziko-kémiai jellemzői és a vízi makrogerinctelen együttesek alapján 2015-ben. *Crisicum* 10: 143–167.
- Móra A, Csabai Z 2002a: Lárvaadatok a Cserehát és környéke tegzesfaunájához (Trichoptera). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 253–261.
- Móra A, Csabai Z 2002b: Lárvaadatok az Aggtelek-Rudabányai-hegyvidék és a Putnoki-dombság tegzesfaunájához (Trichoptera). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 245–251.
- Móra A, Csabai Z 2002c: Lárvaadatok a Dél-Alföld tegzesfaunájához (Trichoptera) [Larval data to the Trichoptera fauna of the southern part of the Great Hungarian Plain]. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 263–267.
- Móra A, Csabai Z 2003a: Lárvaadatok a Hernád és környéke tegzesfaunájához (Trichoptera). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 27: 259–265.
- Móra A, Csabai Z 2003b: Tegzeslárva (Trichoptera) a Rakaca-patakvidékről. *Calandrella* 12: 137–143.
- Móra A, Csabai Z 2008: First annotated checklist of Chironomidae (Diptera) of Rhodos, Greece. *Spixiana* 31(2): 223–231.
- Móra A, Csabai Z 2019: Aquatic Macroinvertebrates of the Drava River and its floodplain. pp. 247–279. In: Lóczy D (ed.): *The Drava River – Environmental Problems and Solutions*. XII+399 pp., Berlin: Springer Verlag, (Series: Springer Geography) DOI: [10.1007/978-3-319-92816-6_16](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92816-6_16)
- Móra A, Csabai Z, Boda P 2004b: Larval data to the caddisfly fauna of the Szuha stream and its environments, NE Hungary (Trichoptera). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 165–170.
- Móra A, Csabai Z, Deák C 2005b: A *Tricholeiochiton fagesii* (Guinard, 1879) (Trichoptera: Hydroptilidae) tér- és időbeli mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. *Acta Biologia Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 13: 141–145.
- Móra A, Csabai Z, Dévai G 2003: Árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsár különböző struktúrájú sásállományaiban. *Hidrológiai Közöny* 83: 94–96.
- Móra A, Csabai Z, Müller Z 2002a: Makroszkopikus vízi gerinctelenek faunisztikai vizsgálata a Körös-Maros Nemzeti Park területén (Odonata; Coleoptera: Hydradeptera, Palpicornia; Trichoptera). *A Pusztá* 2000, 1/17: 90–138.
- Móra A, Csabai Z, Müller Z 2004c: Contribution to the dragonfly, aquatic beetle and caddisfly fauna of Jászság (Odonata larvae; Coleoptera: Hydradeptera, Hydrophiloidea; Trichoptera larvae). *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 149–156.
- Móra A, Deák C, Kálmán A, Kálmán Z, Lökkös A, Soós N, Csabai Z 2011: Contribution to the aquatic insect fauna of Káli-Medence and Fekete-hegy, and their surroundings (Balaton Uplands). *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis* 28: 147–180.
- Móra A, Deák C, Lökkös A, Papp L, Soós N, Csabai Z 2010a: A Porva melletti Hódos-ér vízi makrogerinctelen faunájáról a 2008. évi Biodiverzitás Nap eredményei alapján. *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis* 27: 75–82.
- Móra A, Dévai G. 2004: Uszadékhálózás alkalmazása az árvaszúnyog-együttes (Diptera: Chironomidae) vizsgálatában a Felső-Tiszán. *Hidrológiai Közöny* 84(5–6): 82–85.
- Móra A, Kálmán Z, Soós N, Tóth A, Ambrus A, Csabai Z 2010b: Contribution to aquatic invertebrate fauna of Kis-Duna (Kismaros) with first records of three Chironomidae species in Hungary. *Acta Biologia Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 21: 127–138.
- Móra A, Kiss B, Csabai Z, Horváth R, Dévai G 2002b: Tegzeslárva (Trichoptera) térbeli előfordulási viszonyai Tisza menti holtmedrek különböző növényállományaiban. *Hidrológiai Közöny* 82: 83–85.
- Móra A, Perneckner B, Csabai Z 2019: A Barcsi Ó-Dráva holtág makroszkopikus vízi gerinctelen együttese. pp. 89–106. In: Purger D, Purger JJ (eds): *A Barcsi Ó-Dráva holtág élőhelyei és élővilága*. BioRes, Pécs, 222 pp.
- Móra A, Farkas A 2015: First records of *Erythromma lindenii* (Selys, 1840) from Hungary (Odonata: Coenagrionidae). *Notulae Odontologicae* 8(6): 169–175, DOI: [10.1007/978-94-017-9861-7_6](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_6)
- Mora C., Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B 2011: How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology* 9: e1001127, DOI: [10.1371/journal.pbio.1001127](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127)
- Moreira FFF 2015: The semiaquatic Gerromorphans. pp. 113–156. In: Panizzi AR, Grazia J (eds): *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Entomology in Focus 2. Springer Science + Business Media, Dordrecht, The Netherlands, DOI: [10.1007/978-94-017-9861-7_6](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_6)

- Moreira FFF, Pacheco-Chaves B, Springer M, Cordeiro Ida R 2015: Two new species of *Rhagovelia* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Costa Rica, with a key and new records from the country. *Zootaxa* 3980(4): 477–500, DOI: [10.11646/zootaxa.3980.4.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3980.4.2)
- Moroz MD 2018: The aquatic insects of the Zapadnaya Dvina river tributaries, Belarus. *Eurasian Entomological Journal*, 17 (3): 201–211.
- Mosquito Alert, Escobar A, Južnič-Zonta Ž 2024: Mosquito Alert Dataset. Version 1.15. CREA - Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals. Occurrence dataset DOI: [10.15470/t5a1os](https://doi.org/10.15470/t5a1os) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Mottram JC 1932: The living drift of rivers. *Transactions of the Newbury and district field club* 6: 195–198.
- Muhi J 1961: Lárvasvizsgálatok rizsföldeken. *Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis* 1961(2): 135–142.
- Muhi J, Pálfi G, 1957: Adatok a Zsombói láp faunájához. *Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis* 1957: 101–109.
- Müller K 1954: Investigations on the organic drift in North Swedish streams. *Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm* 35: 133–183.
- Müller K 1982: The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia* 52(2): 202–207, DOI: [10.1007/bf00363837](https://doi.org/10.1007/bf00363837)
- Müller T, Csorbai B, Urbányi B 2007: A széles kárász - *Carassius carassius* (L.) – szaporítása és nevelése a természetesvízi állományok fenntartása és megerősítése érdekében. *Pisces Hungarici* 2: 73–82.
- Müller Z, Juhász P, Kiss B 2006: Faunistical results of the Odonata investigations carried out in the frames of the ecological survey of the surface waters of Hungary (ECOSURV) in 2005. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 30: 333–338.
- Murakami M, Nakano S 2002: Indirect effect of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through by birds predation. *Ecology Letters* 5: 333–337, DOI: [10.1046/j.1461-0248.2002.00321.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00321.x)
- Murányi D 2007: Contribution to the Odonata fauna of Albania. *Folia Entomologica Hungarica* 68: 41–53.
- Murányi D, Kotschán J 2003: Hazai forrástavak akvaticus közösségei. *Hidrológiai Közöny* 83: 97.
- Murányi D, Tarjáni N, Schöll K 2009: First record of the genus *Atrichops* Verrall, 1909 in Hungary (Diptera: Athericidae). *Opuscula zoologica Budapest* 40(2): 103–105.
- Múria C, Väisänen LOS, Somma S, Wangenstein OS, Arnedo MA, Prat N 2020: Towards an Iberian DNA barcode reference library of freshwater macroinvertebrates and fishes. *Limnetica* 39: 73–92, DOI: [10.23818/limn.39.06](https://doi.org/10.23818/limn.39.06)
- Nagy S, Dévai G, Tóth A, Kiss B, Olajos P, Juhász P, Grigorszky I, Miskolczy M 1998: Aqualex: új mintavételi eszköz és módszer a hínár- és mocsárinövényzettel borított víztestek makroszervezeteinek mennyiségi vizsgálatára. *Hidrológiai Közöny* 78(5–6): 377–378.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE 2008: A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105(49): 19052–19059, DOI: [10.1073/pnas.0800375105](https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105)
- Nei M 1987: *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York, DOI: [10.7312/nei-92038](https://doi.org/10.7312/nei-92038)
- Nieser N 1995: Gerromorpha from Israel (Heteroptera semiaquatica). pp. 153–155. In: Nitzu E (ed): *Soil fauna of Israel* 1. Editura Academiei Române, București.
- Nilsson AN 1997: On flying hydroporus and the attraction of *H. incognitus* to red car roofs. *Latissimus* 9: 12–16.
- 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 2006: On the identity of *Agabus uliginosus* (Linnaeus), with the description of a new species of *Agabus* from Russia (Coleoptera: Dytiscidae). *Russian Entomological Journal* 14(3): 1–9.
- Nilsson AN, Svensson BW 1992 Taking off in cold blood – *Dytiscus marginalis* flying at 6.4 °C. *Balfour-Browne Club Newsletters* 50: 1–2.
- Nilsson AN, Svensson BW 1995: Assemblages of dytiscid predators and culicid prey in relation to environmental factors in natural and clear-cut boreal swamp forest pools. *Hydrobiologia* 308: 183–196, DOI: [10.1007/BF00006870](https://doi.org/10.1007/BF00006870)
- Nitzu E 2022: *Eretes sticticus* (Coleoptera, Dytiscidae) – A new record for the Romanian fauna, and new data regarding the distribution of two rare species - *Acinopus ammophilus* (Coleoptera, Carabidae) and *Sphenoptera (Chilostetha) laportei* (Coleoptera, Buprestidae) in Dobrogea (Romania). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"* 65(1): 55–61, DOI: [10.3897/travaux.65.e83600](https://doi.org/10.3897/travaux.65.e83600)
- 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)
- Nowosad DSJ, Hogg ID, Cottenie K, Lear C, Elliott TA, deWaard JR, Steinke D, Adamowicz SJ 2024: High diversity of freshwater invertebrates on inuinait nuna, the canadian arctic, revealed using mitochondrial DNA barcodes. *Polar Biology* 47: 1475–1490, DOI: [10.1007/s00300-024-03311-3](https://doi.org/10.1007/s00300-024-03311-3)
- Observation.org 2025: Observation.org, Nature data from around the World. Occurrence dataset DOI: [10.15468/5nllie](https://doi.org/10.15468/5nllie) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Oertel N, Nosek JN, Andrikovics S 2005: A magyar Duna szakasz litorális zónájának makroszkópikus gerinctelen faunája (1998–2000). Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 13: 159–185.
- Oester R, Frei A, Birnstiel E 2021: Erstfund von *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1792) für die Schweiz (Coleoptera, Elmidae). Entomo Helvetica 14: 141–144.
- Ohba S, Takagi H 2005: Food shortage affects fight migration of the giant water bug *Lethocerus deyrolli* in the prewintering season. Limnology 6: 85–90, DOI: [10.1007/s10201-005-0148-7](https://doi.org/10.1007/s10201-005-0148-7)
- Oliveira U, Paglia AP, Brescovit AD, de Carvalho CJB, Silva DP, Rezende DT, Leite FSF, Batista JAN, Barbosa JPPP, Stehmann JR, Ascher JS, de Vasconcelos MF, De Marco P, Löwenberg-Neto P, Dias PG, Ferro VG, Santos AJ 2016: The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. Diversity and Distributions 22: 1232–1244, DOI: [10.1111/ddi.12489](https://doi.org/10.1111/ddi.12489)
- Olmi M 1976: *Dryops kaszabi* sp. n. from Hungary (Coleoptera, Dryopidae). Annales Historico-Naturalis Musei Nationalis Hungarici 68: 95–97.
- Olmi M 1983: The species of Dryopidae (Coleoptera) of the Hortobágy National Park. p. 205. In: Mahunka S (ed): The Fauna of the Hortobágy National Park II. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Ortmann-Ajkai A, Kálmán Z 2011: Aquatic beetle and bug assemblages of standing waters of different successional stages in the floodplain of Drava. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 26: 161–178.
- Ötvös J 1970: Adatok a Hortobágy bogárfaunájához. A Déri Múzeum Évkönyve 50: 5–13.
- Ötvös J 1971: Adatok a Hortobágy vízbogár faunájához. Déri Múzeum Évkönyve 51: 53–60.
- Ötvös J 1974: A Hortobágy bogárfaunája. A Déri Múzeum Évkönyve 53: 35–54.
- Ötvös J 1975: Tanulmányok Haláp élővilágáról VI. Bogarak. Déri Múzeum Évkönyve 55: 101–114.
- Ötvös J 1976: Mikepércs-Sáránd-Derecske szikeseinek bogárfaunája. Déri Múzeum Évkönyve 56: 5–30.
- Ötvös J 1981: A hajdú-bihari szikesek bogárfaunája II. Déri Múzeum Évkönyve 60: 5–31.
- Ötvös J 1990: Tallózás a Déri Múzeum bogár (Coleoptera) gyűjteményében. A Déri Múzeum 1988. évi Évkönyve 67: 5–29.
- P Holló I, Petri A, Nagy-László Z 2008: Adatok a Dél-Alföld kis vízfolyásainak, valamint kis és közepes állóvizeinek makroszkópikus vízi gerinctelen faunájához. Acta biologia debrecina Supplementum oecologica hungarica 18: 191–201.
- Padial JM, Miralles A, De la Riva I, Vences M 2010: The integrative future of taxonomy. Frontiers in Zoology 7: 16, DOI: [10.1186/1742-9994-7-16](https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16)
- Padilla-Gil DN 2015: Ten new species of *Rhagovelia* in the *angustipes* complex (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia, with a key to the Colombian species. Zootaxa 4059(1): 71–95, DOI: [10.11646/zootaxa.4059.1.4](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4059.1.4)
- Padilla-Gil DN, Moreira FFF 2013: Checklist, taxonomy and distribution of the *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) of the Americas. Zootaxa 3640(3): 409–424, DOI: [10.11646/zootaxa.3640.3.5](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3640.3.5)
- Pajunen VI, Pajunen I 2003: Habitat selection in rock pool corixids: the effect of local density on dispersal. Hydrobiologia 495: 73–78, DOI: [10.1023/A:1025459905211](https://doi.org/10.1023/A:1025459905211)
- Palatov DM, Rajabov ZP 2017: Aquatic macroinvertebrates of the Lower Amu Darya. Ukrainian Journal of Ecology 7(4): 627–632, DOI: [10.15421/2017_170](https://doi.org/10.15421/2017_170)
- Pálfi G 1958: A Bábtava vízi Coleopterái (Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae). Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1957: 127–139.
- Pálfi G 1959a: Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok a hazai lápokon (2. Tólaki lápok). Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1958: 183–199.
- Pálfi G 1959b: Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok a hazai lápokon (3. Zsombói lápok). Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1958: 201–210.
- Pallarés S, Arribas P, Bilton DT, Millán A, Velasco J 2015: The comparative osmoregulatory ability of two water beetle genera whose species span the fresh-hypersaline gradient in inland waters (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae). PLoS ONE 10(4): e0124299, DOI: [10.1371/journal.pone.0124299](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124299)
- Pallarés S, Arribas P, Céspedes V, Millán A, Velasco J 2012: Lethal and sublethal behavioural responses of saline water beetles to acute heat and osmotic stress. Ecological Entomology 37: 508–520, DOI: [10.1111/j.1365-2311.2012.01393.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01393.x)

- Pallarés S, Velasco J, Millán A, Bilton DT, Arribas P 2016. Aquatic insects dealing with dehydration: do desiccation resistance traits differ in species with contrasting habitat preferences? *PeerJ* 4: e2382, DOI: [10.7717/peerj.2382](https://doi.org/10.7717/peerj.2382)
- Páll-Gergely B, Csabai Z 2008: Notes on the continental malacofauna of Rhodes, with two new species for the fauna of the island. *Malacologica Bohemoslovaca* 7: 76–78, DOI: [10.5817/MaB2008-7-76](https://doi.org/10.5817/MaB2008-7-76)
- Páll-Gergely B, Krell FT, Ábrahám L, Bajomi B, Balog LE, Boda P, Csuzdi C, Dányi L, Fehér Z, Hornok S, Horváth A, Kóbor P, Koczor S, Kontschán J, Kovács P, Kovács T, Lukátsi M, Majoros G, Murányi D, Németh T, Pernecker B, Puskás G, Rózsa L, Soltész Z, Szita É, Szénási V, Szűts T, Tóth B, Tőke A, Vas Z, Zsuga K, Zsupos V, Csabai Z, Móra A 2024: Identification crisis: A fauna-wide estimate of biodiversity expertise shows massive decline in a Central European country. *Biodiversity and Conservation* 33: 3871–3903, DOI: [10.1007/s10531-024-02934-6](https://doi.org/10.1007/s10531-024-02934-6)
- Pante E, Schoelincx C, Puillandre N 2015: From Integrative Taxonomy to Species Description: One Step Beyond. *Systematic Biology* 64(1): 152–160, DOI: [10.1093/sysbio/syu083](https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083)
- Paulovics P 2003: Érdekes faunisztikai adatok a Marosról és hullámteréből. *Pusztai* 2001 1/18: 87–109.
- Pawlowski J, Bruce K, Panksep K, Aguirre FI, Amalfitano S, Apothéoz-Perret-Gentil L, Baussant T, Bouchez A, Carugati L, Cermakova K, Cordier T, Corinaldesi C, Costa FO, Danovaro R, Dell'Anno A, Duarte S, Eisendle U, Ferrari BDI, Frontalini F, Frühe L, Haegerbaeumer A, Kisand V, Krollicka A, Lanzén A, Leese L, Lejzerowicz F, Lyautey E, Maček I, Sagova-Marečková M, Pearman JK, Pochon X, Stoeck T, Vivien R, Weigand A, Fazi S 2022: Environmental DNA metabarcoding for benthic monitoring: A review of sediment sampling and DNA extraction methods. *Science of the Total Environment* 818: 151783, DOI: [10.1016/j.scitotenv.2021.151783](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151783)
- Paz G, Rinkevich B 2021: Gap analysis of DNA barcoding in ERMS reference libraries for ascidians and cnidarians. *Environmental Sciences Europe* 33: 4, DOI: [10.1186/s12302-020-00449-9](https://doi.org/10.1186/s12302-020-00449-9)
- Pécs T 2016: A Riha-tó természetvédelmi értékelése az Európai Unió Víz Keretirányelve alapján. PHD értekezés, Pécsi Tudományegyetem, 232 pp.
- Pekli J 1976: A csikbogarak /Dytiscidae/ kártétele és fénycsapdázásuk eredményei a Dinnyési Ivadéknivelő Tógazdaságban. Az Agrártudományi Egyetem Közleményei. Gödöllő 1976: 151–168
- Penev L, Lyal CHC, Weitzman A, Morse D, King D, Sautter G, Georgiev T, Morris RA, Catapano T, Agosti D 2011: XML schemas and mark-up practices of taxonomic literature. *ZooKeys* 150: 89–116, DOI: [10.3897/zookeys.150.2213](https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2213)
- Pentinsaari M, Ratnasingham S, Miller SE, Hebert PDN 2020: BOLD and GenBank revisited – Do identification errors arise in the lab or in the sequence libraries? *PLoS ONE* 15(4): e0231814, DOI: [10.1371/journal.pone.0231814](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231814)
- Pereira HM, Ferrier S, Walters M, Geller GN, Jongman RHG, Scholes RJ, Bruford MW, Brummitt N, Butchart SHM, Cardoso AC, Coops NC, Dulloo E, Faith DP, Freyhof J, Gregory RD, Heip C, Hoft R, Hurtt G, Jetz W, Karp DS, McGeoch MA, Obura D, Onoda Y, Pettorelli N, Reyers B, Sayre R, Scharlemann JPW, Stuart SN, Turak E, Walpole M, Wegmann M 2013: Essential biodiversity variable. *Science* 339: 277–278, DOI: [10.1126/science.1229931](https://doi.org/10.1126/science.1229931)
- Pernecker B 2025: Patak az alagsorban - természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű fajokkal végzett ökológiai kísérletek. PHD értekezés, Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola, Pécsi Tudományegyetem
- Pernecker B, Czirok A, Mauchart P, Boda P, Móra A, Csabai Z 2021: No experimental evidence for vector-free, long-range, upstream dispersal of adult Asian clams [*Corbicula fluminea* (Müller, 1774)]. *Biological Invasions* 23: 1393–1404, DOI: [10.1007/s10530-020-02446-8](https://doi.org/10.1007/s10530-020-02446-8)
- Pernecker B, Mauchart P, Csabai Z 2020: What to do if streams go dry? Behaviour of Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros*, Odonata) larvae in a simulated drought experiment in SW Hungary. *Ecological Entomology* 45: 1457–1465, DOI: [10.1111/een.12931](https://doi.org/10.1111/een.12931)
- Petri A, Nagy-László Z, P Holló I 2012b: Újabb adatok az *Anisops sardeus sardeus* Herrich-Schaeffer, 1849 (Heteroptera: Notonectidae) magyarországi előfordulásáról. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 28: 167–171.
- Petri A, P Holló I, Nagy-László Z 2009: Adatok a Dél-Alföld kis és közepes méretű vízfolyásainak makroszkopikus vízi gerinctelen faunájához, 2. rész. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 181–191.
- Petri A, P Holló I, Nagy-László Z, Deák C 2012: Dél-alföldi szikes jelleggel összefüggésbe hozható állóvizek makroszkopikus vízi gerinctelen faunájának összehasonlítása. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 28: 141–165.
- Pfenning B, Gerstner S, Poethke HJ 2008: Alternative life histories in the water strider *Gerris lacustris*: time constraint on wing morph and voltinism. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129: 235–242, DOI: [10.1111/j.1570-7458.2008.00781.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00781.x)
- Pfenning B, Poethke H 2006: Variability in the life history of the water strider *Gerris lacustris* (Heteroptera: Gerridae) across small spatial scales. *Ecological Entomology* 31: 123–130, DOI: [10.1111/j.0307-6946.2006.00763.x](https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00763.x)
- Pfenning B, Poethke HJ, Hovestadt T 2007: Dealing with time constraints on development: the effect of food availability. *Ecological Entomology* 32: 273–278, DOI: [10.1111/j.1365-2311.2007.00867.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00867.x)

- Phillipsen IC, Kirk EH, Bogan MT, Mims MC, Olden JD, Lytle DA 2015: Dispersal ability and habitat requirements determine landscape-level genetic patterns in desert aquatic insects. *Molecular Ecology* 24: 54–69, DOI: [10.1111/mec.13003](https://doi.org/10.1111/mec.13003)
- Piersanti S, Rebora M, Salerno G, Gaino E 2007: Behaviour of the larval dragonfly *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae) in drying pools. *Ethology Ecology and Evolution* 19: 127–136, DOI: [10.1080/08927014.2007.9522572](https://doi.org/10.1080/08927014.2007.9522572).
- Pillich F 1910: Simontornyán gyűjtött bogaraim jegyzéke I. *Rovartani lapok* 17(10): 154.
- Pillich F 1911: Simontornyán gyűjtött bogaraim jegyzéke II. *Rovartani lapok* 18(1): 8–11.
- Pillich F 1912: Adatok Simontornya bogárfaunájához. *Rovartani lapok* 19(4–5): 60–66.
- Pillich F 1914: Aus der Arthropodenwelt Simontornya's. Ein monographischer Beitrag. *Entomologische Druckerei P. Salchert, Berlin*, 172 pp. + III.
- Pintar MR, Loh TJ 2024: *Helochares punctatus* (Sharp) (Coleoptera: Hydrophilidae: Acidocerinae) Established in the Nearctic. *The Coleopterists Bulletin* 78(3): 432–435, DOI: [10.1649/0010-065X-78.3.432](https://doi.org/10.1649/0010-065X-78.3.432)
- Pintar MR, Bohenek JR, Eveland LL, Resetarits WJ 2018: Colonization across gradients of risk and reward: Nutrients and predators generate species-specific responses among aquatic insects. *Functional Ecology* 32: 1589–1598, DOI: [10.1111/1365-2435.13086](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13086)
- Pintar MR, Resetarits WJ 2017a: Prey-driven control of predator assemblages: zooplankton abundance drives aquatic beetle colonization. *Ecology* 98: 2201–2215, DOI: [10.1002/ecy.1914](https://doi.org/10.1002/ecy.1914)
- Pintar MR, Resetarits WJ 2017b: Tree leaf litter composition drives temporal variation in aquatic beetle colonization and assemblage structure in lentic systems. *Oecologia* 183: 797–807, DOI: [10.1007/s00442-017-3813-8](https://doi.org/10.1007/s00442-017-3813-8)
- Pintar MR, Resetarits WJ 2017c: Context-dependent colonization dynamics: Regional reward contagion drives local compression in aquatic beetles. *Journal of Animal Ecology* 86: 1124–1135, DOI: [10.1111/1365-2656.12697](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12697)
- Plaza-Buendía J, Mirón-Gatón JM, García-Meseguer AJ, Villastrigo A, Millán A, Velasco J 2024: Flight Dispersal in Supratidal Rockpool Beetles. *Insects* 15(3): 140, DOI: [10.3390/insects15030140](https://doi.org/10.3390/insects15030140)
- Poff NL 1997: Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16(2): 391–409, DOI: [10.2307/1468026](https://doi.org/10.2307/1468026)
- Polhemus DA, Andersen NM 2015: *Rhagovelia* of Madagascar and adjacent Indian Ocean islands (Heteroptera: Veliidae), Part 2: Revision of the *tesari* species group. *Insect Systematics and Evolution* 46: 115–220, DOI: [10.1163/1876312X-45012114](https://doi.org/10.1163/1876312X-45012114)
- Polhemus JT 1990: Miscellaneous studies on the genus *Rhagovelia* Mayr (Heteroptera: Veliidae) in Southeast Asia and the Seychelles Islands, with keys and descriptions of new species. *Raffles Bulletin of Zoology* 38: 65–75.
- 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
- Polhemus JT, Polhemus DA 1988: Zoogeography, ecology, and systematics of the genus *Rhagovelia* Mayr (Heteroptera: Veliidae) in Borneo, Celebes, and the Moluccas. *Insecta Mundi* 2 (3–4): 161–230.
- Polhemus JT, Polhemus DA 2008: Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 379–391, DOI: [10.1007/s10750-007-9033-1](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9033-1)
- Polinszky E 1886: Adatok Somogy megye bogárfaunájához. *Rovartani Lapok* 3(7): 146–148.
- Popham EJ 1953: Observations on the migration of Corixids (Hem.) into a new aquatic habitat. *Entomologist's Monthly Magazine* 89: 1–2.
- Popham EJ 1964: The migration of Aquatic Bugs with special reference to the Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). *Archiv für Hydrobiologie* 60(4): 450–496.
- Popham EJ, Lansbury I 1960: The uses and limitations of light traps in the study of the ecology of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). *The Entomologist* 93: 162–169.
- Powell KE, Roy DB, England J, Johns T, González-Suárez M, Oliver TH 2022: Abundance trends for river macroinvertebrates vary across taxa, trophic group and river typology. *Global Change Biology*, 29(5): 1282–1295, DOI: [10.1111/gcb.16549](https://doi.org/10.1111/gcb.16549)
- Primack RB 2010: *Essentials of Conservation Biology*, Fifth Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Proença V, Martin LJ, Pereira HM, Fernandez M, McRae L, Belnap J, Böhm M, Brummitt N, García-Moreno J, Gregory RD, Pradinho Honrado J, Jürgens N, Opige N, Schmeller DS, Tiago P, van Swaay CAM 2017: Global biodiversity monitoring: From data sources to Essential Biodiversity Variables. *Biological Conservation* 213: 256–263, DOI: [10.1016/j.biocon.2016.07.014](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.014)
- Przewoźny M 2022: Catalogue of Palearctic Hydrophiloidea (Coleoptera). Internet version 2022-01-01 (available from <http://www.waterbeetles.eu>, last accessed 2025-01-07)
- Przewoźny M, Buczyński P, Greń C, Ruta R, Tończyk G. 2011: New localities of Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a revised checklist of species occurring in Poland. *Polish Journal of Entomology* 80(2): 365–390, DOI: [10.2478/v10200-011-0025-0](https://doi.org/10.2478/v10200-011-0025-0)

- Puillandre N, Brouillet S, Achaz G 2021: ASAP: assemble species by automatic partitioning. *Molecular Ecology Resources* 21: 609–620, DOI: [10.1111/1755-0998.13281](https://doi.org/10.1111/1755-0998.13281)
- Purse BV, Thompson DJ 2002: Voltinism and larval growth pattern in *Coenagrion mercuriale* (Odonata: Coenagrionidae) at its northern range margin. *European Journal of Entomology* 99(1): 11–18, DOI: [10.14411/eje.2002.004](https://doi.org/10.14411/eje.2002.004)
- R Core Team 2025: R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Raffard A, Bestion E, Cote J, Haegeman B, Schtickzelle N, Jacob S 2022: Dispersal syndromes can link intraspecific trait variability and meta-ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution* 37(4): 322–331, DOI: [10.1016/j.tree.2021.12.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.12.001)
- Ranjan KS, Pawar AA, Roy A, Saha S 2023: Transoceanic migration network of dragonfly *Pantala flavescens*: origin, dispersal and timing. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1152384, DOI: [10.3389/fevo.2023.1152384](https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1152384)
- Ratnasingham S, Hebert PDN 2007: BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes* 7: 355–364, DOI: [10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x)
- Ratnasingham S, Hebert PDN 2013: A DNA-based registry for all animal species: The Barcode Index Number (BIN) System. *PLOS ONE* 8(7): e66213, DOI: [10.1371/journal.pone.0066213](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066213)
- Raupach MJ, Charzinski N, Villastrigo A, Gossner MM, Niedringhaus R, Schäfer P, Schmelzle S, Strauß G, Hendrich L 2024: The discovery of an overseen pygmy backswimmer in Europe (Heteroptera, Nepomorpha, Pleidae). *Scientific Reports* 14: 28139, DOI: [10.1038/s41598-024-78224-6](https://doi.org/10.1038/s41598-024-78224-6)
- Raupach MJ, Hannig K, Morinière J, Hendrich L 2020: A DNA barcode library for ground beetles of Germany: the genus *Pterostichus* Bonelli, 1810 and allied taxa (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *ZooKeys* 980: 93–117, DOI: [10.3897/zookeys.980.55979](https://doi.org/10.3897/zookeys.980.55979)
- Rebora M, Piersanti S, Almaas TJ, Gaino E 2007a: 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)
- Rebora M, Piersanti S, Salerno G, Conti E, Gaino E 2007b: Water deprivation tolerance and humidity response in a larval dragonfly: a possible adaptation for survival in drying ponds. *Physiological Entomology* 32: 121–126, DOI: [10.1111/j.1365-3032.2006.00553.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00553.x)
- Recalde FC, Breviglieri CPB, Kersch-Becker MF, Romero GQ 2021: Contribution of emergent aquatic insects to the trophic variation of tropical birds and bats. *Food Webs* 29: e00209, DOI: [10.1016/j.fooweb.2021.e00209](https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2021.e00209)
- Regimbal NL, Baines CB 2024: Cannibalism facilitated by parasite infection induces dispersal in a semi-aquatic insect – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 379(1907): 20230134, DOI: [10.1098/rstb.2023.0134](https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0134)
- Rékási J 1985a: Adatok a vízirigó (*Cinclus cinclus*) táplálékához köpetei alapján. *Madártani tájékoztató* 1985: 59–60.
- Rékási J 1985b: Bromatologische Untersuchungen an ungarischen weissen Störchen (*Ciconia ciconia* L.). *Miscellanea Zoologica Hungarica* 3: 103–110.
- Renault DA 2020: Review of the Phenotypic Traits Associated with Insect Dispersal Polymorphism, and Experimental Designs for Sorting out Resident and Disperser Phenotypes. *Insects* 11: 214, DOI: [10.3390/insects11040214](https://doi.org/10.3390/insects11040214)
- Resetarits WJ 2001: Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Oecologia* 129: 155–160, DOI: [10.1007/s004420100704](https://doi.org/10.1007/s004420100704)
- Resetarits WJ 2008: Giving predators a wide berth: quantifying behavioral predator shadows in colonizing aquatic beetles. *Oecologia* 186: 415–424, DOI: [10.1007/s00442-017-4024-z](https://doi.org/10.1007/s00442-017-4024-z)
- Resetarits WJ, Binckley CA 2009: Spatial contagion of predation risk affects colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. *Ecology* 90: 869–876, DOI: [10.1890/08-0613.1](https://doi.org/10.1890/08-0613.1)
- Resetarits WJ, Binckley CA 2013: Patch quality and context, but not patch number, drive multi-scale colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. *Oecologia* 173: 933–946, DOI: [10.1007/s00442-013-2644-5](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2644-5)
- 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)
- Resetarits WJ, Pintar MR, Bohenek JR, Breech TM 2019: Patch Size as a Niche Dimension: Aquatic Insects Behaviorally Partition Enemy-Free Space across Gradients of Patch Size. *The American Naturalist* 194(6): 776–793, DOI: [10.1086/705809](https://doi.org/10.1086/705809)
- Révay D 1943: Adatok mosonvámegye bogárfaunájának ismeretéhez. II. közlemény. *Folia entomologica hungarica* 8(1–4): 47–57.
- Rewicz T, Móra A, Torczyk G, Szymczak A, Grabowski M, Calleja E, Perneckner B, Csabai Z 2021: First records raise questions: Odonata DNA barcoding in the middle of the Mediterranean. *Genome* 64(3): 196–206, DOI: [10.1139/gen-2019-0226](https://doi.org/10.1139/gen-2019-0226)
- Reynolds DR, Nau BS, Chapman JW 2013: High-altitude migration of Heteroptera in Britain. *European Journal of Entomology* 110(3): 483–492, DOI: [10.14411/eje.2013.064](https://doi.org/10.14411/eje.2013.064)

- Řezníčková P, Pařil P, Zahradková S 2007: The ecological effect of drought on the macroinvertebrate fauna of a small intermittent stream—an example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology* 92: 514–526, DOI: [10.1002/iroh.200610997](https://doi.org/10.1002/iroh.200610997).
- Ribera I 2000: Biogeography and conservation of Iberian water beetles. *Biological Conservation* 92: 131–150, DOI: [10.1016/S0006-3207\(99\)00048-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00048-8)
- Ribera I, Foster GN, Holt WV 1997: Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society* 61(4): 537–558, DOI: [10.1006/bijl.1997.0136](https://doi.org/10.1006/bijl.1997.0136)
- Ribera I, Nilsson AN 1995: Morphometric patterns among diving beetles (Coleoptera: Noteridae, Hygrobiidae, and Dytiscidae). *Canadian Journal of Zoology* 73(12): 2343–2360, DOI: [10.1139/z95-275](https://doi.org/10.1139/z95-275)
- Richardson NM 1907: The migration of aquatic Hemiptera. *Entomologist's Monthly Magazine* 43: 105.
- Riedel A, Sagata K, Suhardjono YR, Tänzler R, Balke M 2013: Integrative taxonomy on the fast track - towards more sustainability in biodiversity research. *Frontiers in Zoology* 10: 15, DOI: [10.1186/1742-9994-10-15](https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-15)
- Riley JR, Greggers U, Smith AD, Stach S, Reynolds DR, Stollhoff N, Brandt R, Schaupp F, Menzel R 2003: The automatic pilot of honeybees. *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 2421–2424 DOI: [10.1098/rspb.2003.2542](https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2542)
- Rimet F, Aylagas E, Borja A, Bouchez A, Canino A, Chauvin C, Chonova T, Čiampor Jr F., Costa FO, Ferrari BJD, Gastineau R, Goulon C, Gugger M, Holzmann M, Jahn R, Kahlert M, Kusber W-H, Laplace-Treytore C, Leese F, Leliaert F, Mann DG, Marchand F, Méléder V, Pawlowski J, Rasconi S, Rivera S, Rougerie R, Schweizer M, Trobajo R, Vasselon V, Vivien R, Weigand A, Witkowski A, Zimmermann J, Ekrem T 2021: Metadata standards and practical guidelines for specimen and DNA curation when building barcode reference libraries for aquatic life. *Metabarcoding and Metagenomics* 5: e58056, DOI: [10.3897/mbmg.5.58056](https://doi.org/10.3897/mbmg.5.58056)
- Rimet F, Gusev E, Kahlert M, Kelly MG, Kulikovskiy M, Maltsev Y, Mann DG, Pfannkuchen M, Trobajo R, Vasselon V, Zimmermann J, Bouchez A 2019: Diat. barcode, an open-access curated barcode library for diatoms. *Scientific Reports*, 9(1): 1–12, DOI: [10.1038/s41598-019-51500-6](https://doi.org/10.1038/s41598-019-51500-6)
- Robertson BA, Campbell DR, Durovich C, Hetterich I, Les J, Horváth G 2017: The interface of ecological novelty and behavioral context in the formation of ecological traps. *Behavioral Ecology* 28(4): 1166–1175, DOI: [10.1093/beheco/axx081](https://doi.org/10.1093/beheco/axx081)
- Roff DA 1990: The Evolution of Flightlessness in Insects. *Ecological Monographs* 60: 389–421, DOI: [10.2307/1943013](https://doi.org/10.2307/1943013)
- Roff DA 1994: The evolution of flightlessness: Is history important? *Evolutionary Ecology* 8: 639–657, DOI: [10.1007/BF01237847](https://doi.org/10.1007/BF01237847)
- Ronce O, Clobert J 2012: Dispersal syndromes. pp. 119–138. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds): *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford, Oxford Academic, DOI: [10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0010](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0010)
- Rosenberg DM, Resh VH 1993: *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Springer, New York
- Roughley RE 1990: Systematic revision of species of *Dytiscus* Linnaeus (Coleoptera: Dytiscidae). Part 1. Classification based on adult stage. *Quaestiones Entomologicae* 26: 383–557.
- Rozner G, Lókkös A, Ferincz Á 2010: Preliminary studies on the distribution of Large Gonden Ringed Dragonfly (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) and Golden Ringed Dragonfly (*Cordulegaster bidentata* Sélys, 1843) in the Kőszeg Mountains. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 34: 37–40.
- Rozner G, Ferincz Á, Miókovics E 2012: Adatok a [sic!] (*Cordulegaster bidentata* Sélys, 1843) és a kétszikos hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) elterjedéséhez a Bakonyban. *Természetvédelmi Közlemények* 18: 447–455.
- Rozner G, Lókkös A 2018: Adatok a Dunántúli közösségi jelentőségű bogarainak ismeretéhez I. *Natura Somogyiensis* 32: 165–182, DOI: [10.24394/NatSom.2018.32.165](https://doi.org/10.24394/NatSom.2018.32.165)
- Rozner G, Lókkös A, Rozner I, Podluszányi A 2016: 33 bogárcsalád fajai a Felső-Kongó-mezőn (Tapolcai medence) tartott XII. Magyar Biodiverzitás Napokon. *Folia Musei Historico-naturalis Bakonyiensis* 33: 131–142.
- Rozner I 2005: Adatok a mindszentkáljai Öreghegy bogárfaunájához (Insecta: Coleoptera). *Folia Musei Historico-naturalis Bakonyiensis* 22: 113–144.
- Rozner I 2014: Adatok Ócsa és környékének bogárfaunájához (Insecta: Coleoptera). *Natura Somogyiensis* 25: 157–166.
- Ruangpan L, Vojinovic Z, Di Sabatino S, Leo LS, Capobianco V, Oen AMP, McClain ME, Lopez-Gunn E. 2020: Nature-based solutions for hydro-meteorological risk reduction: a state-of-the-art review of the research area, *Natural Hazards and Earth System Sciences* 20: 243–270, DOI: [10.5194/nhess-20-243-2020](https://doi.org/10.5194/nhess-20-243-2020)
- Ruhí A, Chappuis E, Escoriza D, Jover M, Sala J, Boix D, Gascón S, Gacia E 2014: Environmental filtering determines community patterns in temporary wetlands: a multi-taxon approach. *Hydrobiologia* 723: 25–39, DOI: [10.1007/s10750-013-1514-9](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1514-9)
- Rundle SD, Bilton DT, Foggo A. 2007: By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. pp. 186–209. In: Hildrew AG, Raffaelli DG, Edmonds-Brown R (eds): *Body size: The structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, DOI: [10.1017/CBO9780511611223.011](https://doi.org/10.1017/CBO9780511611223.011)

- Rydell J, Entwistle A, Racey PA 1996: Timing of Foraging Flights of Three Species of Bats in Relation to Insect Activity and Predation Risk. *Oikos* 76(2): 243–252, DOI: [10.2307/3546196](https://doi.org/10.2307/3546196)
- Sáinz-Cantero, CE, Tierno de Figueroa JM, Oboňa J, Hrivniak L, Manko P 2018: Aquatic beetles (Insecta: Coleoptera) of selected Natura 2000 protected sites in eastern Slovakia – a new record for Slovakia and new distribution records. – *Acta Musei Silesiae Scientiae Naturales* 67(2): 97–108, DOI: [10.2478/cszma-2018-0008](https://doi.org/10.2478/cszma-2018-0008)
- Saitou N, Nei M 1987: The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425, DOI: [10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454)
- Šalamun A 2016: Ecology and distribution of Balkan Goldenring (*Cordulegaster heros*) (Odonata: Cordulegasteridae) in Slovenia. Graduation Thesis (University studies), University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
- Sallai Z, Müller T 2014: *A lápi póc*. pp. 11–84. In: Müller T (ed): *Veszélyeztetett lápi halak megóvása (lápi póc, rétcsík, széles kárász)*. Vármédia Print Kft, Gödöllő
- Salmaso N, Vasselon V, Rimet F, Vautier M, Elersek T, Boscaini A, Donati C, Moretto M, Pindo M, Riccioni G, Stefani E, Capelli C, Lepori F, Kurmayer R, Mischke U, Krivograd Klemenčič A, Novak K, Greco C, Franzini G, Fusato G, Giacomazzi F, Lea A, Menegon S, Zampieri C, Macor A, Virgilio D, Zanut E, Zorza R, Buzzi F, Domaizon I. 2022: DNA sequence and taxonomic gap analyses to quantify the coverage of aquatic cyanobacteria and eukaryotic microalgae in reference databases: Results of a survey in the Alpine region. *The Science of the Total Environment* 834: 155175, DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.155175](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155175)
- Sanders D, Frago E, Kehoe R, Patterson C, Gaston KJ 2021: A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology and Evolution* 5: 74–81, DOI: [10.1038/s41559-020-01322-x](https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x)
- Sár J 1992: Adatok Kétújfalu (Baranya megye) bogárfaunájához (Coleoptera). *Folia entomologica hungarica* 53: 205–224.
- Sár J, Merkl O 2008: Kétújfalu és Teklafalu környékének bogárfaunája (Coleoptera). *Natura Somogyiensis* 12: 79–110.
- Sár J, Merkl O, Szalóky D 2009: Adatok a kétújfalui (Baranya megye) vöröstölgyes bogárfaunájához (Coleoptera). *Natura Somogyiensis* 15: 101–112.
- Sár J, Szalóky D 2024: A babócsai Mérs-erdő bogarai (Coleoptera). *Natura Somogyiensis* 42: 25–54, DOI: [10.24394/NatSom.2024.42.25](https://doi.org/10.24394/NatSom.2024.42.25)
- Sár J, Szalóky D 2024: A babócsai Mérs-erdő bogarai (Coleoptera). *Natura Somogyiensis* 42: 25–54, DOI: [10.24394/NatSom.2024.42.25](https://doi.org/10.24394/NatSom.2024.42.25)
- Sarremejane R, Cid N, Datry T, Stubbington R, Alp M, Cañedo-Argüelles M, Cordero-Rivera A, Csabai Z, Gutiérrez-Cánovas C, Heino J, Forcellini M, Millán A, Paillex A, Pařil P, Polášek M, Tierno de Figueroa JM, Usseglio-Polatera P, Zamora-Muñoz C, Bonada N 2020: DISPERSE: A trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data* 7: 386, DOI: [10.1038/s41597-020-00732-7](https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7)
- Sarremejane R, Messenger ML, Datry T 2022: Drought in intermittent river and ephemeral stream networks. *Ecohydrology* 15(5): e2390, DOI: [10.1002/eco.2390](https://doi.org/10.1002/eco.2390)
- Sayer CA, Fernando E, Jimenez RR, Macfarlane NBW, Rapacciuolo G, Böhm M, Brooks TM, Contreras-MacBeath T, Cox NA, Harrison I, Hoffmann M, Jenkins R, Smith KG, Vié JC, Abbott JC, Allen DJ, Allen GR, Barrios V, Boudot JP, Carrizo SF, Charvet P, Clausnitzer V, Congiu L, Crandall KA, Cumberlidge N, Cuttelod A, Dalton J, Daniels AG, De Grave S, De Knijf G, Dijkstra KDB, Dow RA, Freyhof J, García N, Gessner J, Getahun A, Gibson C, Gollock MJ, Grant MI, Groom AER, Hammer MP, Hammerson GA, Hilton-Taylor C, Hodgkinson L, Holland RA, Jabado RW, Juffe Bignoli D, Kalkman VJ, Karimov BK, Kipping J, Kottelat M, Lalèye PA, Larson HK, Lintermans M, Lozano F, Ludwig A, Lyons TJ, Máiz-Tomé L, Molur S, Ng HH, Numa C, Palmer-Newton AF, Pike C, Pippard HE, Polaz CNM, Pollock CM, Raghavan R, Rand PS, Ravelomanana T, Reis RE, Rigby CL, Scott JA, Skelton PH, Sloat MR, Snoeks J, Stiasny MLJ, Tan HH, Taniguchi Y, Thorstad EB, Tognelli MF, Torres AG, Torres Y, Tweddle D, Watanabe K, Westrip JRS, Wright EGE, Zhang E, Darwall WRT 2025: One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. *Nature* 638: 138–145, DOI: [10.1038/s41586-024-08375-z](https://doi.org/10.1038/s41586-024-08375-z)
- Scapini F, Mascagni A, Sforzi A 1993: Zonal recovery and orientation in respect to various stimuli of *Heterocerus fenestratus* Thunberg, 1784 (Coleoptera, Heteroceridae), *Journal of Insect Physiology* 39(8): 665–675, DOI: [10.1016/0022-1910\(93\)90072-Y](https://doi.org/10.1016/0022-1910(93)90072-Y)
- Schiemenz H 1952: Die Libellenfauna von Sachsen in zoogeographischer Betrachtung. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Technischen Universität Dresden* 1: 313–320.
- Schlaepfer MA, Lawler JJ 2023: Conserving biodiversity in the face of rapid climate change requires a shift in priorities. *WIREs Climate Change* 14(1): e798, DOI: [10.1002/wcc.798](https://doi.org/10.1002/wcc.798)
- Schmid B, Balvanera P, Cardinale BJ, Godbold J, Pfisterer AB, Raffaelli D, Solan M, Srivastava DS 2009: Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments, pp. 14–29. In Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C (eds): *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford Academic, Oxford, DOI: [10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0002](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0002)

- Schmidt-Kloiber A, Hering D 2015: www.freshwaterecology.info - an online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators* 53: 271–282, DOI: [10.1016/j.ecolind.2015.02.007](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007)
- Schmitt T, Varga Z 2012: Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? *Frontiers in Zoology* 9: 22, DOI: [10.1186/1742-9994-9-22](https://doi.org/10.1186/1742-9994-9-22)
- Schneider T, Vierstraete A, Kosterin OE, Ikemeyer D, Hu FS, Novelo-Gutiérrez R, Kompier T, Everett L-Jr, Müller O, Dumont HJ, 2024: Molecular phylogeny of the family Cordulegastridae (Odonata) worldwide. *Insects* 15: 622, DOI: [10.3390/insects15080622](https://doi.org/10.3390/insects15080622)
- Schneider T, Vierstraete A, Müller O, van Pelt GJ, Caspers M, Ikemeyer D, Snegovaya N, Dumont HJ 2021: Taxonomic revision of eastern part of Western Palaearctic *Cordulegaster* using molecular phylogeny and morphology, with the description of two new species (Odonata: Anisoptera: Cordulegastridae). *Diversity* 13: 667, DOI: [10.3390/d13120667](https://doi.org/10.3390/d13120667)
- Schödl S 1991: Revision der Gattung *Berosus* Leach 1. Teil: Die paläarktischen Arten der Untergattung *Enoplurus* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau* 61: 111–135.
- Schödl S 1993: Revision der Gattung *Berosus* Leach 3. Teil: Die paläarktischen und orientalischen Arten der Untergattung *Berosus* s.str. (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau* 63: 189–233.
- Schödl S 1997: Taxonomic studies on the genus *Enochrus* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Entomological Problems* 28(1): 61–66.
- Schödl S 1998: Taxonomic revision of *Enochrus* (Coleoptera: Hydrophilidae) I. The *E. bicolor* species complex. *Entomological Problems* 29(2): 111–127.
- Schütte C 1997: Egg development and early instars in *Cordulegaster boltonii immaculifrons* Selys: a field study (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 26: 83–87.
- Schwind R 1991: Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology A* 169: 531–540, DOI: [10.1007/BF00193544](https://doi.org/10.1007/BF00193544)
- Schwind R 1995: Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 439–448, DOI: [10.1007/BF00187480](https://doi.org/10.1007/BF00187480)
- Scopoli JA 1763: *Entomologia Carniolica exhibens Insecta Carnioliae indigena et distributa in ordines, genera, species, varietates. Methodo linnaeana. Ioannis Thomae Trattner, Vindobonae*, 420 pp.
- Scott RC, Pintar MR, Resetarits WJ 2021: Patch size drives colonization by aquatic insects, with minor priority effects of a cohabitant. *Ecology and Evolution* 11: 16817–16834, DOI: [10.1002/ece3.8313](https://doi.org/10.1002/ece3.8313)
- Sebestyén O, Stiller RJ, Varga L 1954: Általános rész és a patak állattani feldolgozása. *Annales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae Academiae Scientiarum* 22: 107–183.
- Selmečzy G, Kovács K 2011: Avarlebontási kísérletek dombvidéki kisvízfolyásokon. pp. 106–114. In: Üveges V (ed): *Pannon Egyetem Mérnöki Kar Bagoly Almanach – Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Limnológia Intézeti Tanszék alkalmi kiadó, Veszprém*
- Serra-Diaz JM, Borderieux J, Maitner B, Boonman CCF, Park D, Guo WY, Callebaut A, Enquist BJ, Svenning JC, Merow C 2024: occTest: An integrated approach for quality control of species occurrence data. *Global Ecology and Biogeography* 33: e13847, DOI: [10.1111/geb.13847](https://doi.org/10.1111/geb.13847)
- Service MW 1997: Mosquito (Diptera: Culicidae) Dispersal — The Long and Short of it. *Journal of Medical Entomology* 34(6): 579–588, DOI: [10.1093/jmedent/34.6.579](https://doi.org/10.1093/jmedent/34.6.579)
- Short AEZ 2018: Systematics of aquatic beetles (Coleoptera): current state and future directions. *Systematic Entomology* 43: 1–18, DOI: [10.1111/syen.12270](https://doi.org/10.1111/syen.12270)
- 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)
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE 2004: Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology* 79(3): 241–277, DOI: [10.1086/422893](https://doi.org/10.1086/422893)
- SLU Artdatabanken 2025: Artportalen. Version 92.403. Occurrence dataset DOI: [10.15468/killkyl](https://doi.org/10.15468/killkyl) accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Smetana A 1980: Revision of the genus *Hydrochara* Berth (Coleoptera: Hydrophilidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 111: 1–100, DOI: [10.4039/entm112111fv](https://doi.org/10.4039/entm112111fv)
- Smits AP, Hall EK, Deemer BR, Scordo F, Barbosa CC, Carlson SM, Cawley K, Grossart HP, Kelly P, Mammola S, Pintar MR, Robbins CJ, Ruhí A, Saccò M 2025: Too Much and Not Enough Data: Challenges and Solutions for Generating Information in Freshwater Research and Monitoring. *Ecosphere* 16(3): e70205, DOI: [10.1002/ecs2.70205](https://doi.org/10.1002/ecs2.70205)
- Soldán T, Godunko RJ 2008: Two new species of the genus *Baetis* Leach, 1815 (Ephemeroptera: Baetidae) from Cyprus. *Annales Zoologici* 58(1): 79–104, DOI: [10.3161/000345408783897770](https://doi.org/10.3161/000345408783897770)

- Soldán T, Godunko RJ 2009: *Baetis zdenkae* sp. nov., a new representative of the *Baetis buceratus* species-group (Ephemeroptera: Baetidae) from Rhodos (Greece) with notes to species-grouping of the subgenus *Baetis* Leach, 1815 s. str. *Zootaxa* 1972(1): 1–19, DOI: [10.11646/zootaxa.1972.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.1972.1.1)
- Soós N, Boda P, Csabai Z 2009a: First confirmed occurrences of *Notonecta maculata* and *N. meridionalis* (Heteroptera: Notonectidae) in Hungary with notes, maps, and a key to the *Notonecta* species of Hungary. *Folia entomologica hungarica* 70: 67–78.
- Soós N, Csabai Z 2008: Occurrence of a rare teratological aberration of *Sigara striata* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Corixidae) in Hungary. *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 215–217.
- Soós N, Horvai V, Czirik A, Csabai Z 2009b: Contribution to the aquatic and semiaquatic Heteroptera (Gerromorpha, Nepomorpha) fauna of the Transdanubian region, Hungary. *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 193–208.
- Soós N, Kálmán Z, Csabai Z 2008a: Contribution to the aquatic Coleoptera and Heteroptera fauna of Bodrogekő, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Gerromorpha, Nepomorpha). *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 18: 219–230.
- Soós N, Kálmán Z, Kovács TZ, Csabai Z, Móra A 2008b: Vízibogár faunisztikai vizsgálatok a Zala vízrendszerén – előzetes eredmények. *Hidrológiai Közöny* 88: 184–187.
- Soós N, Petri A, Nagy-László Zs, Csabai Z 2010: *Anisops sardeus* Herrich-Schaeffer, 1849: first records from Hungary (Heteroptera: Notonectidae). *Folia entomologica hungarica* 71: 15–18.
- Sóvágó M 1999: Hajdúböszörmény madarai. Szerzői kiadás, Hajdúböszörmény, 164 pp.
- Specchia V, Tzafesta E, Marini G, Scarcella S, D'Atti S, Pinna M 2020: Gap Analysis for DNA Barcode Reference Libraries for Aquatic Macroinvertebrate Species in the Apulia Region (Southeast of Italy). *Journal of Marine Science and Engineering* 8(7): 538, DOI: [10.3390/jmse8070538](https://doi.org/10.3390/jmse8070538)
- Speiser F 1893: Kalocsa környékének bogárfaunája. A Jézus-társasági Kalocsai Érseki Főgymnasium értesítője az 1892–93. iskolai évről, Kalocsa, 60 pp.
- Spence JR 1989: The habitat templet and life history strategies of pond skaters (Heteroptera: Gerridae): reproductive potential, phenology, and wing dimorphism. *Canadian Journal of Zoology* 67(10): 2432–2447, DOI: [10.1139/z89-344](https://doi.org/10.1139/z89-344)
- Spence JR 2000: Seasonal aspects of flight in water striders (Hemiptera: Gerridae). *Entomological Science* 3: 399–417.
- Srinivasan MV, Poteser M, Kral K 1999: Motion detection in insect orientation and navigation. *Vision Research* 39(16): 2749–2766, DOI: [10.1016/S0042-6989\(99\)00002-4](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00002-4)
- Srivathsan A, Lee L, Katoh K, Hartop E, Kutty SN, Wong J, Yeo D, Meier R 2021: ONTbarcoder and MinION barcodes aid biodiversity discovery and identification by everyone, for everyone. *BMC Biology* 19: 217, DOI: [10.1186/s12915-021-01141-x](https://doi.org/10.1186/s12915-021-01141-x)
- Srygley RB 2003: Wind drift compensation in migrating dragonflies *Pantala* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior* 16: 217–232, DOI: [10.1023/A:1023915802067](https://doi.org/10.1023/A:1023915802067)
- Srygley RB, Oliveira EG 2001: Sun compass and wind drift compensation in migrating butterflies. *Journal of Navigation* 54: 405–417, DOI: [10.1017/S0373463301001448](https://doi.org/10.1017/S0373463301001448)
- Srygley RB, Oliveira EG, Dudley R 1996: Wind drift compensation, flyways, and conservation of diurnal, migrant Neotropical Lepidoptera. *Proceedings of the Royal Society London B* 263: 1351–1357, DOI: [10.1098/rspb.1996.0198](https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0198)
- Stasiukynas L, Laurindo da Silva F, Havelka J, Podėnas S, Lekovekaitė A 2024: Chironomidae (Diptera) of the Šventoji and Žeimena sub-basins in Lithuania. *Biodiversity Data Journal* 12: e130218, DOI: [10.3897/BDJ.12.e130218](https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e130218)
- Staufer M, Holuša O 2010: First record of *Cordulegaster heros* in the Czech Republic, with notes on *Cordulegaster* spp. in southern Moravia (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 29: 197–204.
- Sterbetz I 1973a: Madártáplálkozási adatok a Balaton vidékéről. A Veszprém Megyei Múzeumok Közleményei 12: 575–578.
- Sterbetz I 1988: Parti madarak (Limicolidae sp.) táplálkozásvizsgálata a Kardoskúti-Fehértón, Dél-kelet Magyarország. *Aquila* 95: 142–161.
- Sterbetz I 1990: Táplálkozás-vizsgálatok szeged-fehértői vízimadarakon. A Móra Ferenc Múzeum évkönyve 1989-1990(1): 505–518.
- Sterbetz I 1992: Foods of Dunlin (*Calidris alpina*) in Hungary. *Aquila* 99: 49–57.
- Sterbetz I 1993: Migration of the Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*) in the South-East of the Hungarian Plain. *Aquila* 100: 181–188.
- Sterbetz I 1994: A Nagy Póling (*Numenius arquata*) alfajok állománymozgalmai és táplálkozása Dél-Magyarországon. *Aquila* 101: 111–122.
- Steury BW 2023: Some aquatic beetles (Coleoptera: Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Halipidae, Hydrophilidae, Noteridae, Psephenidae) of Great Falls Park and Turkey Run Park, Fairfax County, Virginia. *Banisteria* 57: 57–66. [LINK](#)

- Stevens VM, Trochet A, Blanchet S, Moulherat S, Clobert J, Baguette M 2013: Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6(4): 630–642, DOI: [10.1111/eva.12049](https://doi.org/10.1111/eva.12049)
- Stevens VM, Whitmee S, Le Galliard JF, Clobert J, Böhning-Gaese K, Bonte D, Brändle M, Matthias Dehling D, Hof C, Trochet A, Baguette M 2014: A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. *Ecology Letters* 17(8): 1039–1052, DOI: [10.1111/ele.12303](https://doi.org/10.1111/ele.12303)
- Stiller G 1939: Kiegészítő adatok Csongrád vármegye bogárfaunájához. *Acta Universitatis Szegediensis Acta Biologica Pars: Zoologica* 5(1-4): 41–53.
- Straka TM, Lentini PE, Lumsden LF, Buchholz S, Wintle BA, van der Ree R 2020: Clean and Green Urban Water Bodies Benefit Nocturnal Flying Insects and Their Predators, Insectivorous Bats. *Sustainability* 12(7): 2634, DOI: [10.3390/su12072634](https://doi.org/10.3390/su12072634)
- Strayer DL 2006: Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society* 25(2): 271–287, DOI: [10.1899/0887-3593\(2006\)25\[271:CFFIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[271:CFFIC]2.0.CO;2)
- Strong EE, Gargominy O, Ponder WF, Bouchet P 2007: Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1): 149–166, DOI: [10.1007/s10750-007-9012-6](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9012-6)
- Stubington R, Bogan MT, Bonada N, Boulton AJ, Datry T, Leigh C, Vander Vorste R 2017: Chapter 4.3 — the biota of intermittent rivers and ephemeral streams: aquatic invertebrates. pp. 217–243. In: Datry T, Bonada N, Boulton A (eds): *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press, New York, DOI: [10.1016/B978-0-12-803835-2.00007-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00007-3)
- Sućeska S, Karačić J 2011: Balkan Goldenring, *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979 (Odonata: Cordulegastridae), a new species of Odonata in the fauna of Bosnia and Herzegovina. *Acta Entomologica Serbica* 16: 1–7. <https://aes.bio.bg.ac.rs/index.php/aes/article/download/82/62>
- Suhling F 1999: Effects on fish on the microdistribution of different larval size groups of *Onychogomphus uncatatus* (Odonata: Gomphidae). *Archiv für Hydrobiologie* 144(2): 229–244, DOI: [10.1127/archiv-hydrobiol/144/1999/229](https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/144/1999/229)
- Suhling F, Müller O 1996: Die Flussjungfern Europas (Gomphidae). In: *Die Neue Brehm-Bücherei* 628. Westarp and Spektrum, Magdeburg, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- Systematics Agenda 2000 1994: Charting the biosphere: a global initiative to discover, describe and classify the world's species. Technical report, American Museum of Natural History, American Society of Plant Taxonomy, Society of Systematic Biologists and the Willi Hennig Society, New York, 34 pp.
- 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)
- Szekeres J, Csányi B 2006: Szigetközi vizek ökológiai állapotváltozása a Duna elterelése előtti és a mai makrogerinctelen adatok alapján. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 14: 223–230.
- Szekeres J, Csányi B 2010: A Burnót-patak vízrendszérének szezonális vizsgálata a vízi gerinctelen makrofauna alapján – *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 21: 189–196.
- Szélessy V 1943: Die Koleopteren-fauna der Halbinsel Tihany. *Annales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae Academiae Scientiarum* 15: 358–399.
- Szél G 1992: Adatok a Béda-Karapancsa Tájjvédelmi Körzet vízbogár faunájához (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Hydraenidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat* 6: 99–102.
- Szél G 1996: Hydraenidae, Hydrochidae, Spercheidae and Hydrophilidae from the Bükk National Park (Coleoptera: Hydrophiloidea). pp. 223–230. In: Mahunka S (ed) *The Fauna of the Bükk National Park II*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest
- Szél G 1999: Hydraenidae, Hydrochidae and Hydrophilidae from the Aggtelek National Park (Coleoptera). pp. 171–176. In: Mahunka S (ed) *The Fauna of the Aggtelek National Park I*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest
- Szél G 2002: Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae and Hydraenidae (Coleoptera) from the Fertő–Hanság National Park. pp. 401–404. In: Mahunka S (ed): *The fauna of the Fertő–Hanság National Park*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest
- Szél G, Kovács P, Kutasi C, Szinetár C 2015: A kisalföldi meszes homokpuszta katonai használatú gyepterületeinek bogárfaunája (Coleoptera). *Rence* 1: 283–305.
- Szeles J, Tamás M, Krakomperger M, Bozóki T, Krasznai E, Gyulai I, Kókai Zs, Várbíró G 2018: Vízi makrogerinctelen taxonok megjelenése Ipoly menti időszakos vizekben. *Hidrológiai Közöny* 98: 71–77.
- Szita R. 2021: Makrogerinctelen közösségek kisvízfolyásokon a hidromorfológiai jellemzők tükrében. PhD értekezés, Soproni Egyetem Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskolája, Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai program, Sopron, 117 pp.
- Szító A 1999: Rizsvetések zooplankton és bentosz életközösségei. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 9: 257–280.

- Szivák I 2013: Az élőhelyi heterogenitás által indukált változások hegyvidéki kisvízfolyások vízióvar fajegyütteseinek taxonómiai és funkcionális szerkezetében. Ph.D. értekezés, Pécsi Tudományegyetem, Pécs, 122 pp.
- Szivák I, Deák C, Kálmán Z, Soós N, Mauchart P, Lőkkös A, Rozner G, Móra A, Csabai Z 2010a: Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Mountains Mecsek with the first record of *Limnius opacus* P.J.W. Müller, 1806 in Hungary. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 21: 197–222.
- Szivák I, Móra A, Deák C, Kálmán Z, Soós N, Boda R, Kovács TZ, Sály P, Takács P, Csabai Z, Erős T, Bíró P 2010b: Makroszkopikus vízi gerinctelenek térbeli előfordulási sajátosságait befolyásoló közvetlen élőhelyi változók vizsgálata a Balaton vízgyűjtőjén. Hidrológiai Közlöny 90(6): 139–141.
- Szlepák E 2010: Kis vízfolyások komplex monitoringrendszerének kidolgozása a Galga patak példáján. PhD értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő, 176 pp.
- Tamanini L 1947: Contributo ad una revisione del genere *Velia* Latr. e descrizione di alcune specie nuove (Hemiptera Heteroptera, Veliidae). Memorie della Società Entomologica Italiana 26: 17–74.
- Tarjányi N 2012: A Morgó-patak (Börzsöny-hg..) élőhelyi sokfélesége és makrogerinctelen együttese. Hidrológiai Közlöny 92(5–6): 81–84.
- Thackeray SJ, Hampton SE 2020: The case for research integration, from genomics to remote sensing, to understand biodiversity change and functional dynamics in the world's lakes. Global Change Biology 26: 3230–3240, DOI: [10.1111/gcb.15045](https://doi.org/10.1111/gcb.15045)
- The International Barcode of Life Consortium 2024 International Barcode of Life project (iBOL). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/inygc6> accessed via GBIF.org on 2025-01-07.
- Theischinger G 1979: *Cordulegaster heros* sp. nov. und *Cordulegaster heros pelionensis* ssp. nov., zwei neue Taxa des *Cordulegaster boltoni* (Donovan) – Komplexes aus Europa (Anisoptera: Cordulegasteridae). Odonatologica 8: 23–38.
- Thill A, Cammaerts MC, Balmori A 2024 Biological effects of electromagnetic fields on insects: a systematic review and meta-analysis. Reviews on Environmental Health 39(4): 853–869, DOI: [10.1515/reveh-2023-0072](https://doi.org/10.1515/reveh-2023-0072)
- Thomas DC 1938: Report on The Hemiptera-Heteroptera taken in the light trap at Rothamsted Experimental Station, during the four years 1933–1936. Proceedings of the Royal Entomological Society of London A, General Entomology 13: 19–24, DOI: [10.1111/j.1365-3032.1938.tb00409.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1938.tb00409.x)
- Tennessen JK 2004: *Cordulegaster talaria*, n. sp. (Odonata: Cordulegasteridae) from westcentral Arkansas. Proceedings of the Entomological Society of Washington 106: 830–839.
- Toledo M. 2009: Revision in part of the genus *Nebrioporus* Régimbart, 1906, with emphasis on the *N. laeviventris*-group (Coleoptera: Dytiscidae). Zootaxa 2040: 1–111, DOI: [10.11646/zootaxa.2040.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.2040.1.1)
- Tóth D, Padisák J, Selmeczy GB 2017: A Tapolca-patak ökológiai állapotbecslése a makroszkopikus gerinctelen közösség alapján. – Hidrológiai Közlöny 97 (Különszám): 52–55
- Tóth L 1968: Adatok a Balaton-felvidék bogár (Coleoptera) faunájához. A Veszprém megyei múzeumok közleményei 7: 351–365.
- Tóth L 1991: Adatok a Balaton vízibogarainak (Coleoptera) ismeretéhez. Folia Musei Historico-naturalia Bakonyensis 10: 51–58.
- Tóth M, Móra A, Csabai Z, Dévai G 2005: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 13: 213–223.
- Tóth S 1963: A Tardi-patak állatvilágáról. Borsodi Szemle 7: 61–64.
- Tóth S 1972: Az oszlári Holt-Tisza élővilágáról. Annales Musei Miskolciensis de Herman Otto nominati 11: 631–670.
- Tóth S 1973: Adatok a Tardi-patak völgye élővilágának ismeretéhez. Annales Musei Miskolciensis de Herman Otto nominati 12: 549–582.
- Tóth S 2004: Komló környékének szitakötő-faunája, III. A mecsekpölöskei horgásztó szitakötői (Odonata). Folia comloensis 13: 79–86.
- Tóth S 2006a: A Mecsek szitakötői (Odonata). Folia comloensis 15: 35–42.
- Tóth S 2006b: A ritka hegyiszitakötő (*Cordulegaster heros* Theischinger, 1979) előfordulása a Zselicben. Natura Somogyiensis 9: 141–144.
- Tóth S 2009a: Adatok Veszprém közigazgatási területének élővilágához. Veszprémi Szemle 11: 73–86.
- Tóth S 2009b: Gyűrűfű szitakötő (Odonata) faunája a Biodiverzitás Napok gyűjtései alapján. Natura Somogyiensis 13: 77–80.
- Tóth S 2010: A Dunántúli-dombság és környéke szitakötő faunája. Natura Somogyiensis 16: 1–188.
- Tóth S 2011: Adatok Magyarország szitakötő-faunájához (Odonata) az 1987. december 31-ig végzett szórványgyűjtéseim alapján. Studia odonatologica hungarica 12: 33–46.

- Tóth S, Csiby M, Ambrus A 2011: Adatok a Nyugat-Magyarországi-Peremvidék szitakötő-faunájához. *Studia odonatologica hungarica* 13: 27–48.
- Tóth Z 2014: A Ráckevei (Soroksári) – Duna-ág helyzetének környezet- és természetvédelmi szempontú bemutatása hidrológiai adatok alapján. *Tájökológiai Lapok* 12(1): 75–93.
- Townson R. 1797: *Travels in Hungary, with a short account of Vienna in the year 1793*. Robinson, London, 506 pp.
- Török J, Csörgő T 1992: Food composition of three *Rana* species in Kis-Balaton Nature Reserve. *Opuscula Zoologica Budapest* 25: 113–123.
- Tramblay Y, Rutkowska A, Sauquet E, Sefton C, Laaha G, Osuch M, Albuquerque T, Alves MH, Banasik K, Beaufort A, Brocca L, Camici S, Csabai Z, Dakhloui H, De Girolamo AM, Dörflinger G, Galart F, Gauster T, Hanich L, Kohnova S, Mediero L, Plamen N, Parry S, Quintana-Seguí P, Tzoraki O, Datry T, 2020: Trends in flow intermittence for European rivers. *Hydrological Sciences Journal* 66(1): 37–49, DOI: [10.1080/02626667.2020.1849708](https://doi.org/10.1080/02626667.2020.1849708)
- Travis JMJ, Mustin K, Bartoń KA, Benton TG, Clobert J, Delgado MM, Dytham C, Hovestadt T, Palmer SCF, Van Dyck H, Bonte D 2012: Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 628–641, DOI: [10.1111/j.2041-210X.2012.00193.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00193.x)
- Trekels H, Vanschoenwinkel B 2017: When fear kicks in: predator cues initially do not but eventually do affect insect distribution patterns in a new artificial pond cluster. *Hydrobiologia* 790: 157–166, DOI: [10.1007/s10750-016-3027-9](https://doi.org/10.1007/s10750-016-3027-9)
- Tronstad LM, Tronstad BP, Benke AC 2007: Aerial colonization and growth: rapid invertebrate responses to temporary aquatic habitats in a river floodplain. *Journal of the North American Benthological Society* 26(3): 460–471, DOI: [10.1899/06-057.1](https://doi.org/10.1899/06-057.1)
- Tunkl F 1911: Vízibogarak hosszú életéről. *Rovartani lapok* 18(4): 58.
- Turić N, Merdić E, Csabai Z 2008: First record of *Berosus geminus* (Reiche et Saulcy, 1856) and *Enochrus affinis* (Thunberg, 1794) (Coleoptera: Hydrophilidae) for Croatian fauna. – *Entomologia Croatica* 12(2): 79–86.
- Turić N, Merdić E, Hackenberger BK, Jeličić Ž, Vignjević G, Csabai Z 2012: Structure of aquatic assemblages of Coleoptera and Heteroptera in relation to habitat type and flood dynamic structure. *Aquatic Insects* 34(S1): 189–205, DOI: [10.1080/01650424.2012.643059](https://doi.org/10.1080/01650424.2012.643059)
- 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)
- Turner CR, Toledo M, Mazzoldi P 2015: A previously unrecognized species of *Agabus* Leach, 1817 in Italy and Central Europe. *Koleopterologische Rundschau* 85: 1–6.
- Tyahun S 1977: Populationsdynamische Untersuchungen der Mesofauna in den Laichkrautbeständen des Donauarmes von Soroksár. *Opuscula Zoologica Budapest* 13: 83–106.
- Üveges V, Andirkó V, Ács A, Biró R, Drávecz E, Hajnal É, Havasi M, Hubai KE, Kacsala I, Kovács K, Kovács N, Kucserka T, Lengyel E, Matulka A, Selmeczy GB, Stenger-Kovács C, Szabó B, Teke G, Törő N, Vass M, Padisák J 2011: A vörösiszap katasztrófa hatása a Torna patak és a Marcal élővilágára, a regeneráció első időszaka. *Economica* 4: 95–139
- Vadadi-Fülöp C, Mészáros G, Jablonszky G, Hufnagel L 2007: Ecology of the Ráckeve-Soroksár Danube – a review. *Applied Ecology and Environmental Research* 5(1): 133–163.
- Vajon I 1956: Adatok a felsőtárkányi halastó faunájának ismeretéhez. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis* 2: 630–634.
- Vajon I 1959: Adatok az egri szennyvíz-derítőben ősszel található állatok ismeretéhez. *Az Egri Pedagógiai Főiskola évkönyve* 5: 489–494.
- van Buskirk J 1989: Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology* 70(5): 1442–1449, DOI: [10.2307/1938203](https://doi.org/10.2307/1938203)
- van der Eijk RH 1983: Population dynamics of gyrrinid beetles. *Oecologia* 57: 55–64, DOI: [10.1007/BF00379562](https://doi.org/10.1007/BF00379562)
- van der Eijk RH 1987: Population dynamics of the gyrrinid beetle *Gyrinus marinus* Gyll., (Coleoptera) with special reference to its dispersal activities. PhD Thesis, Wageningen University
- van Pelt GJ 1996: Notes on *Cordulegaster* Leach, and *Neallogaster* Cowley, from China, and the identity of *Antogaster annandalei* Fraser (Insecta: Odonata: Anisoptera: Cordulegasteridae). *Zoologische Mededelingen* 70(27): 399–410.
- van Vondel, B.J. 2017: family Halipilidae 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)
- Vander Vorste R, Malard F, Datry T 2016a: Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. *Freshwater Biology* 61: 1276–1292, DOI: [10.1111/fwb.12658](https://doi.org/10.1111/fwb.12658)
- Vander Vorste R, Corti R, Sagouis A, Datry T 2016b: Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. *Freshwater Science* 35(1): 164–177, DOI: [10.1086/683274](https://doi.org/10.1086/683274)
- Vángerl J 1906: Adatok Magyarország rovar-faunájához. IV. Coleoptera. Bogarak. *Rovartani lapok* 13(1–2): 10–42.

- Vánky J, Vellay I 1894: Adatok Szeged vidékének állatvilágához. A Szegedi Magyar Királyi Állami Főreáliskola Értesítője az 1893–94-ik tanévről: 3–36.
- Varga I 1998: Comparison of phytal- and förna-bound macroinvertebrate communities at Lake Fertő, Hungary. *Opuscula Zoologica Budapest* 31: 131–141.
- Varga I 2000: Nádmaradványok makroinvertebráta együttese a Fertőn. *Hidrológiai Közlöny* 80: 391–393.
- Varga I 2001: Macroinvertebrates in reed litter. *International Review of Hydrobiology* 86: 573–583.
- Varga I 2002: Macroinvertebrate assemblages of Lake Fertő. pp. 171–182. In: Mahunka S (ed): *The Fauna of the Fertő-Hanság National Park*. Hungarian Natural History Museum, Budapest
- Varga I 2003: Structure and changes of macroinvertebrate community colonizing decomposing rhizome litter of common reed at Lake Fertő/Neusiedler See (Hungary). *Hydrobiologia* 506–509: 413–420.
- Varga I, Andrikovics S, Hufnagel L 1998: New data on the macrofauna of Lake Fertő, Hungary. *Opuscula Zoologica Budapest* 31: 143–148.
- Varga Z 2010: Extra-Mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe. pp. 51–87. In: Habel JC, Assmann T (eds): *Relict species. Phylogeography and conservation biology*. Springer, Heidelberg, DOI: [10.1007/978-3-540-92160-8_3](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8_3)
- Vári Á, Podschun SA, Erős T, Hein T, Pataki B, Iojă I-C, Adamescu CM, Gerhardt A, Gruber T, Dedić A, Čirić M, Gavrilović B, Báldi A 2022: Freshwater systems and ecosystem services: Challenges and chances for cross-fertilization of disciplines. *Ambio* 51: 135–151, DOI: [10.1007/s13280-021-01556-4](https://doi.org/10.1007/s13280-021-01556-4)
- Vásárhelyi T, Bakonyi G, Nosek J 2007: Adatok a Ráckevei (Soroksári)–Duna vízi és vízfelszíni poloska (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha), valamint vízibogár (Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea) faunájához. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 16: 221–229.
- Vasvári M 1928: Adalékok a bölömbika és pocgém táplálkozási oekológiájához. *Aquila* 34–35: 328–332.
- Vasvári M 1930: Tanulmányok a vörösgém (*Ardea purpurea* L.) táplálkozásáról. *Aquila* 36–37: 231–293.
- Vasvári M 1940: A bakcsó és üstökös gém táplálkozási oekológiája. *Aquila* 42–45: 556–613.
- Velasco J, Millan A 1998: Insect Dispersal in a Drying Desert Stream: Effects of Temperature and Water Loss. *The Southwestern Naturalist* 43(1): 80–87.
- Vences M, Miralles A, Brouillet S, Ducasse J, Fedosov A, Kharchev V, Kumari S, Patmanidis S, Puillandre N, Scherz MD, Kostadinov I, Renner SS 2021: iTaxoTools 0.1: Kickstarting a specimen-based software toolkit for taxonomists. *Megataxa* 6: 77–92, DOI: [10.11646/megataxa.6.2.1](https://doi.org/10.11646/megataxa.6.2.1)
- Vepsäläinen K 1974a: The wing lengths, reproductive stages and habitats of Hungarian *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Annales Academiae Scientiarum Fennicae A. IV Biologica*, 202: 1–18.
- Vepsäläinen K 1974b: The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Acta Zoologica Fennica* 141: 1–73.
- Vepsäläinen K 1974c: Determination of wing length and diapause in water-striders (*Gerris* Fabr., Heteroptera). *Hereditas* 77: 163–175, DOI: [10.1111/j.1601-5223.1974.tb00929.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1974.tb00929.x)
- Verovnik R, Sket B, Trontelj P 2005: The colonization of Europe by the freshwater crustacean *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) proceeded from ancient refugia and was directed by habitat connectivity. *Molecular Ecology* 14: 4355–4369, DOI: [10.1111/j.1365-294X.2005.02745.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02745.x)
- Viertl B 1894: Pécs és környékének bogárfaunája. pp. 39–61. In: Ágh T (ed): *Emléklapok Pécs sz. kir. város múltjából és jelenéből*. Pécs.
- Vig K, Merkl O, Nagy F, Ádám L, Szalóki D, Podlussány A, Nádai L, Dankovics R, Vadász D 2010: Sitke: Öregcser, Különleges Természetmegőrzési Terület bogárfaunisztikai vizsgálata (Insecta: Coleoptera). *Savaria, a Vas megyei Múzeumok Értesítője* 33: 29–49.
- Vig K, Szél G 2010: Évszázadnyi rovarászat – 100 éves A Magyar Rovartani Társaság. *Növényvédelem* 46(12): 555–588.
- VM 2012: 100/2012. (IX. 28.) VM rendelete a védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelentős növény- és állatfajok közzétételéről szóló 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet és a növényvédelmi tevékenységről szóló 43/2010. (IV. 23.) FVM rendelet módosításáról. *Magyar Közlöny* 2012(128): 20903–21019.
- Vinko D, Billqvist M, De Knijf G, van Grunsven RHA, Prunier F 2023: *Cordulegaster heros*. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T158700A208809715, DOI: [10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T158700A208809715.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T158700A208809715.en)
- Vinokurov NN 2006: On semiaquatic bugs from Hokkaido, Japan (Heteroptera: Gerromorpha). *Zoosystematica Rossica* 14(2): 202.
- Vitecek S, Johnson RK, Poikane S 2021: Assessing the Ecological Status of European Rivers and Lakes Using Benthic Invertebrate Communities: A Practical Catalogue of Metrics and Methods. *Water* 13(3): 346, DOI: [10.3390/w13030346](https://doi.org/10.3390/w13030346)

- von Frisch K 1950: Die sonne als kompaß im leben der bienen. *Experientia* 6: 210–221, DOI: [10.1007/BF02173654](https://doi.org/10.1007/BF02173654)
- Vondel BJ van 1991: Revision of the palaearctic species of *Haliplus* subgenus *Liaphlus* Guignot (Coleoptera: Haliplidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 134: 75–144.
- Vorst O, Cuppen JGM 2003: A third Palearctic species of *Chaetarthria* Stephens (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau* 73: 161–167.
- Vuataz L, Reding JP, Reding A, Roesti C, Stoffel C, Vinçon G, Gattolliat JL 2024: A comprehensive DNA barcoding reference database for Plecoptera of Switzerland. *Scientific Report* 14: 6322, DOI: [10.1038/s41598-024-56930-5](https://doi.org/10.1038/s41598-024-56930-5)
- Wachsmann F 1906: Adatok a Magyar Birodalom bogárfaunája ismeretének bővítéséhez. Magyar orvosok és természetvizsgálók 1905-ben Szegeden tartott XXXIII. vándorgyűlésének történeti vázlata és munkálatai. pp. 298–326.
- Wachsmann F 1907: Pápa és vidékének bogárfaunája. *Rovartani Lapok* 14(1–2): 11–23.
- Wagner DL, Liebherr JK 1992: Flightlessness in insects, *Trends in Ecology and Evolution* 7(7): 216–220, DOI: [10.1016/0169-5347\(92\)90047-F](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90047-F)
- Waliczky Z. 1991: Guild structure of beetle communities in three stages of vegetational succession. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 37 (3–4): 313–324.
- Wallner I 1902: A soproni m.kir. állami főreáliskola bogárgyűjteménye. A Magyar Királyi Állami Főreáliskola Értesítője 27: 12–26.
- Wang L, Liu L, Feng S 2024: The water-exiting behavior and survival of predaceous diving beetles in responses to lambda-cyhalothrin, chlorantraniliprole, and thiamethoxam. *Aquatic Toxicology* 267: 106812, DOI: [j.aquatox.2023.106812](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106812)
- Weigand H, Beermann AJ, Čiampor F, Costa FO, Csabai Z, Duarte S, Geiger MF, Grabowski M, Rimet F, Rulik B, Strand M, Szucsich N, Weigand AM, Willassen E, Wyler SA, Bouchez A, Borja A, Čiamporová-Zaťovičová Z, Ferreira S, Dijkstra KD, Eisendle U, Freyhof J, Gadawski P, Graf W, Haegerbaeumer A, van der Hoorn BB, Japoshvili B, Keresztes L, Keskin E, Leese F, Macher JN, Mamos T, Paz G, Pešić V, Pfannkuchen DM, Pfannkuchen MA, Price BW, Rinkevich B, Teixeira MAL, Várbíró G, Ekrem T 2019: DNA barcode reference libraries for the monitoring of aquatic biota in Europe: Gap-analysis and recommendations for future work. *Science of the Total Environment* 678: 499–524, DOI: [10.1016/j.scitotenv.2019.04.247](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.247)
- Weigelhofer G, Weissmair W, Waringer J 1992: Night migration activity and the influence of meteorological parameters on light-trapping for aquatic Heteroptera. *Zoologischer Anzeiger* 229(5/6): 209–218.
- Weihrach F 2003: Studies on the emergence of *Cordulegaster b. boltonii* at a forest rivulet in Lower Bavaria (Odonata: Cordulegasteridae). *Libellula Supplement* 4: 3–18.
- Wheeler QD 2004: Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359(1444): 571–583, DOI: [10.1098/rstb.2003.1452](https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1452)
- Whitaker RH 1980: *Classification of Plant Communities*. Junk Publishers, The Hague, Boston, London.
- 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](https://doi.org/10.1038/sdata.2016.18)
- Willey RL, Eiler HO 1972: Drought Resistance in Subalpine Nymphs of *Somatochlora semicircularis* Selys (Odonata: Corduliidae). *The American Midland Naturalist* 87(1): 215–221, DOI: [10.2307/2423895](https://doi.org/10.2307/2423895)
- Williams DD, Heeg N, Magnusson AK 2007: Habitat background selection by colonizing intermittent pond invertebrates. *Hydrobiologia* 592: 487–498, DOI: [10.1007/s10750-007-0793-4](https://doi.org/10.1007/s10750-007-0793-4)
- Wonglersak R, Fenberg PB, Langdon PG, Brooks SJ, Price BW 2020: Temperature-body size responses in insects: a case study of British Odonata. *Ecological Entomology* 45(4): 795–805, DOI: [10.1111/een.12853](https://doi.org/10.1111/een.12853)
- Wood SN, Pya N, Säfken B 2016: Smoothing parameter and model selection for general smooth models. *Journal of the American Statistical Association* 111(516): 1548–1563, DOI: [10.1080/01621459.2016.1180986](https://doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986)
- Woodcock BA, Oliver AE, Newbold LK, Soon GH, Read DS, Sayed U, Savage J, Bacon J, Upcott E, Howell K, Turvey K, Roy DB, Gloria Pereira M, Sleep D, Greenop A, Pywell RF 2022: Citizen science monitoring reveals links between honeybee health, pesticide exposure and seasonal availability of floral resources. *Scientific Reports* 12: 14331, DOI: [10.1038/s41598-022-18672-0](https://doi.org/10.1038/s41598-022-18672-0)
- Wüest RO, Zimmermann NE, Zurell D, Alexander JM, Fritz SA, Hof C, Kreft H, Normand S, Sarmiento Cabral J, Szekely E, Thuiller W, Wikelski M, Karger DN 2020: Macroecology in the age of Big Data – Where to go from here? *Journal of Biogeography* 47: 1–12, DOI: [10.1111/jbi.13633](https://doi.org/10.1111/jbi.13633)

- Xia J, Wang J, Niu S 2020: Research challenges and opportunities for using big data in global change biology. *Global Change Biology* 26: 6040–6061, DOI: [10.1111/gcb.15317](https://doi.org/10.1111/gcb.15317)
- Yano K, Takenaka M, Tojo K, 2019: Genealogical position of Japanese populations of the globally distributed mayfly *Cloeon dipterum* and related species (Ephemeroptera, Baetidae): A molecular phylogeographic analysis. *Zoological Science* 36(6): 479–489, DOI: [10.2108/zs190049](https://doi.org/10.2108/zs190049)
- Yee DA, Taylor S, Vamosi SM 2009: Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. *Oecologia* 160: 25–36, DOI: [10.1007/s00442-008-1239-z](https://doi.org/10.1007/s00442-008-1239-z)
- Young EC 1965a: The incidence of flight polymorphism in British Corixidae and description of the morphs. *Proceedings of the Zoological Society of London* 146: 567–576, DOI: [10.1111/j.1469-7998.1965.tb05223.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1965.tb05223.x)
- Young EC 1965b: Flight Muscle Polymorphism in British Corixidae: Ecological Observations. *Journal of Animal Ecology* 34: 353–390, DOI: [10.2307/2655](https://doi.org/10.2307/2655)
- Zalom FG, Grigarick AA, Way MO 1979: Seasonal and Diel Flight Periodicities of Rice Field Hydrophilidae. *Environmental Entomology*, 8(5): 938–943, DOI: [10.1093/ee/8.5.938](https://doi.org/10.1093/ee/8.5.938)
- Zalom FG, Grigarick AA, Way MO 1980: Diel flight periodicities of some Dytiscidae (Coleoptera) associated with California rice paddies. *Ecological Entomology* 5: 183–187, DOI: [10.1111/j.1365-2311.1980.tb01140.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1980.tb01140.x)
- Zera AJ 1984: Differences In survivorship, development rate and fertility between the longwinged and wingless morphs of the waterstrider, *Limnopus canaliculatus*. *Evolution* 38(5): 1023–1032, DOI: [10.1111/j.1558-5646.1984.tb00372.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb00372.x)
- Zera AJ, Denno RF 1997: Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology* 42(1): 207–230, DOI: [10.1146/annurev.ento.42.1.207](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.207)
- Zera AJ, Tiebel KC 1999: Photoperiodic induction of wing morphs in the waterstrider *Limnopus canaliculatus* (Gerridae: Hemiptera). *Annals of the Entomological Society of America* 84(5): 508–516, DOI: [10.1093/aesa/84.5.508](https://doi.org/10.1093/aesa/84.5.508)
- Zilahi-Sebess G 1951: A debreceni melegvíz és az állatok. *Annales Biologicae Universitatum Hungariae* 1: 311–322.
- Zilahi-Sebess G 1961: I. Die Insekten des Tiszatales. In: Bába K, Kolosváry G, Sterbetz I, Vásárhelyi I, Zilahi-Sebess G (eds): *Das Leben der Tisza. XVII. Zoologische Ergebnisse der vierten Tiszaexpedition. Acta Biologica Szeged* 7(3–4): 155–173.
- Zizka A, Antunes Carvalho F, Calvente A, Rocio Baez-Lizarazo M, Cabral A, Coelho JFR, Colli-Silva M, Fantinati MR, Fernandes MF, Ferreira-Araújo T, Gondim Lambert Moreira F, Santos NMC, Santos TAB, dos Santos-Costa RC, Serrano FC, Alves da Silva AP, de Souza Soares A, Cavalcante de Souza PG, Calisto Tomaz E, Vale VF, Vieira TL, Antonelli A 2020: No one-size-fits-all solution to clean GBIF. *PeerJ* 8: e9916, DOI: [10.7717/peerj.9916](https://doi.org/10.7717/peerj.9916)