

**SZENT ISTVÁN EGYETEM**

**AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR (*DIABROTICA VIRGIFERA VIRGIFERA*  
LECONTE) DISZPERZIÓS VISELKEDÉSÉNEK VIZSGÁLATA ÉS  
POPULÁCIÓDINAMIKÁJÁNAK MODELLEZÉSE**

**LÉVAY NÓRA ANDREA**

**GÖDÖLLŐ**

2014

**A doktori iskola**

**megnevezése:           Növénytudományi Doktori Iskola**

**tudományága:        Növénytermesztési- és kertészeti tudományok**

**vezetője:             Dr. Helyes Lajos, PhD**  
egyetemi tanár, az MTA doktora  
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar  
Kertészeti Technológiai Intézet

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

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

.....  
Dr. Helyes Lajos

Dr. Kiss József

Dr. Stefan Toepfer

iskolavezető

témavezető

témavezető

## Tartalomjegyzék

1. Bevezetés .....	5
2. Irodalmi áttekintés .....	7
2.1. Az amerikai kukoricabogár életciklusa .....	7
2.2. Az amerikai kukoricabogár kártétele.....	10
2.3. Az amerikai kukoricabogár tápnövényei.....	11
2.4. Az amerikai kukoricabogár elleni védekezés lehetőségei .....	15
2.4.1. Agrotechnikai védekezés .....	15
2.4.2. Kémiai és biotechnológiai védekezés .....	16
2.4.3. Biológiai védekezés .....	17
2.5. Az amerikai kukoricabogár repülési viselkedése, diszperziója, kolonizációja .....	20
2.6. Az amerikai kukoricabogárról publikált szimulációs modellek .....	22
2.7. Az amerikai kukoricabogár imágók jelölésére alkalmas módszerek áttekintése .....	25
3. Anyag és módszer* .....	27
3.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat .....	27
3.1.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat – szabadföldi kísérlet módszerei .....	27
3.1.2. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat – adatok transzformációja, alkalmazott statisztikai eljárások .....	29
3.2. Diszperziós vizsgálat .....	30
3.2.1. Diszperziós vizsgálat módszerei - a szabadföldi kísérlet beállítása .....	30
3.2.2. Diszperziós vizsgálat - adatok transzformációja, alkalmazott statisztikai eljárások .....	35
3.3. Populációdinamikai modell módszere.....	38
3. Eredmények .....	43
4.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat eredményei.....	43
4.2. Diszperziós vizsgálat eredményei .....	47
4.3. Populációdinamikai modell eredményei .....	63
4.3.1. Futtatási kód .....	63
4.3.2. Futtatási eredmények .....	68
5. Megvitatás .....	73
5.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat eredményeinek megvitatása .....	73
5.2. Diszperziós vizsgálat eredményeinek megvitatása.....	75
5.3. A populációdinamikai modell eredményeinek megvitatása.....	78
6. Új tudományos eredmények .....	83
8. Összefoglalás .....	84
9. Summary .....	88

1. számú melléklet .....	92
2. számú melléklet .....	109
3. számú melléklet .....	117
4. számú melléklet.....	125
Köszönetnyilvánítás .....	126

## 1. Bevezetés

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) a 2000-es évek egyik, különösen Európában intenzíven kutatatott növényi kártevője, amelyről számtalan tudományos és ismeretterjesztő közlemény lát(ott) napvilágot. A fokozott érdeklődésnek több oka is van; a kártétel gazdasági vonatkozása jelentős, másrészt számos viselkedési, biológiai vizsgálathoz kiváló modellszervezet (behurcolás-megtelepedés, viselkedési adaptáció, diszperziós stratégiák).

A faj géncentruma Közép-Amerika (Krysan, 1986). Európában először 1992-ben, a belgrádi repülőtér közelében észlelték lárvája kártételét önmaga után vetett kukoricatáblában (Bača, 1993). Magyarországon 1995-ben, Mórahalom közelében találták meg első egyedeit (Princzinger, 1996). A kártevő európai terjedése jól dokumentált (Kiss et al., 2005a,b). Európa legtöbb országában ma (2014) már terjedésének, populáció növekedésének csökkentése a cél, tekintettel a kártevő tartósan megtelepedett populációira, a karantén intézkedések fenntartása már nem indokolt. Az EU-ban, ennek megfelelően Magyarországon is, az amerikai kukoricabogár a 7/2001 (I. 17.) FVM rendelet módosításával lekerült a zárlati károsítók listájáról.

Kártételének első tudományos leírásakor már hangsúlyozták az agrotechnikai eljárások, ezen belül is a vetésváltás kiemelt szerepét (Gillette, 1912). A vetésváltás ma is a kártevő elleni integrált védekezés meghatározó eleme (European Commission, 2003; 2006; Kiss et al., 2005c). Az évenkénti vetésváltás a teljes kukoricatermő területen azonban mind gyakorlati megvalósíthatósági szempontból (Kiss et al., 2005c), mind védekezési hatékonysági szempontból (Szalai et al., 2014) indokolatlan. Szalai és mtsai (2014) populációdinamikai modelljükben kimutatták, hogy ha egy kukoricatermő terület egészére vetítve az önmaga után vetett kukorica nem haladja meg a teljes kukoricatermő terület 30 %-át, akkor a kártevő egyedszáma nem lépi át a következő évi lárvakártételt eredményező gazdasági kárküszöbnek tartott szintet (0,7-2 imágó/növény/nap). A jelenség magyarázata a populáció térség szintű "hígulásában" van.

Az amerikai kukoricabogár európai populációi kukoricatáblák talajába helyezi petéinek túlnyomó (>90 %) részét (Kiss et al., 2005c, Komáromi, 2008). A következő évben kikelő lárvák, tömegesen, jelenlegi tudásunk szerint, termesztett haszonnövényeink közül csak a kukorica gyökérzetén képesek fejlődésüket imágó stádiumig befejezni (Branson és Ortman, 1970; Clark és Hibbard, 2004; Oyediran et al., 2004; Wilson és Hibbard, 2004; Breitenbach et al., 2005a,b), ebből adódóan Európában imágók döntő többségben az önmaga után vetett

kukoricatábla talajából jöhetnek elő. Az imágók jól repülnek (Spencer et al., 2009), az önmaga után vetett kukoricatáblában kikelt populáció egy része kirepül a kikelés helyét jelentő táblából és új élőhelyet keres. Túlnyomórészt a szomszédos kukoricatáblák között diszpergáló imágók népesítik be az első éves kukoricatáblákat (Keszthelyi, 2005; Szalai et al., 2011b). Az imágók kukoricatáblák közötti repülésének következtében tehát az önmaga után vetett kukoricatáblákban adott évben csökken a populációsűrűség, míg az első éves táblákban növekszik. A nőstények peterakásának idejére az önmaga után vetett kukoricatáblák egyedszám sűrűsége a kezdeti állapothoz képest felhígul, a kártevő térség szintű eloszlása az első éves és többed éves kukoricatáblák vonatkozásában, a diszperziót megelőző időszakhoz képest egyenletesebbé válik. Ahhoz, hogy ez a folyamat (populációhígulás) pontosan követhető legyen, ismerni kell a kártevő repülési, orientációs viselkedését, annak paraméterekkel kifejezett értékeit. Az amerikai kukoricabogár repülési, diszperziós viselkedésének ismerete hozzájárul ahhoz is, hogy a vonatkozó jogszabályokat a jogalkotók szakmailag megalapozottan, a faj biológiai sajátosságainak ismeretében hozhassák meg. A szakirodalomban kevés adat (Prystupa et al., 1988; Naranjo, 1990; Spencer et al., 1999) áll rendelkezésre arról, hogy szabadföldi körülmények között az imágók képesek-e, és ha igen milyen távolságból érzékelni a kukoricatáblák elhelyezkedését, valamint arról, hogy repülésüket aktív módon kukoricatáblák irányába tájolják-e? Repülési orientációjukat milyen mértékben határozzák meg a szélviszonyok? Adott, önmaga után vetett kukoricatábla populációjából mekkora hányad fogja elhagyni a kikelés helyét jelentő kukoricatáblát? Mekkora egy adott populáción belül a diszpergáló egyedek aránya? Milyen stressz tényezők befolyásolják a diszpergáló egyedek arányát egy populáción belül? Ha ismert a diszpergáló egyedek aránya és az, hogy egyes környezeti tényezőknek milyen szerepe van a diszperzió alakításában, módosítja-e ez a térség szinten önmaga után vethető kukorica irodalomból ismert (Szalai et al., 2014) 30 %-os felső határát?

Célkitűzéseim:

1. Az amerikai kukoricabogár imágók repülési orientációs képességének elemzése szabadföldi jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérletben.
2. Az önmaga után vetett kukoricatáblákban kikelt imágó populációk diszperziójának elemzése szabadföldi viszonyok között.
3. A szabadföldi diszperziós vizsgálat eredményeinek populációdinamikai modellbe foglalása, az amerikai kukoricabogár elleni integrált védelem további fejlesztése érdekében.

## 2. Irodalmi áttekintés

Az amerikai kukoricabogár szakirodalma gazdag: 2004-ben, egy, a CABI gondozásában kiadott szakkönyv foglalta össze a kártevő ökológiájáról és a védekezés lehetőségeiről rendelkezésre álló ismereteket (Vidal et al., 2005). 2009-ben az *Agricultural and Forest Entomology* folyóirat egy teljes különszámot szentelt az amerikai kukoricabogárnak: három összefoglaló cikk jelent meg a kártevő populációdinamikájáról (Meinke et al., 2009), viselkedésökológiájáról (Spencer et al., 2009) és genetikájáról (Miller et al., 2009). Toepfer és mtsai (2009) összefoglaló cikket publikáltak a *Diabroticina* alnembe tartozó fajok természetes ellenségeiről és az ellenük való biológiai védekezés lehetőségeiről. A Szent István Egyetem Növényvédelmi Intézetében az elmúlt években három doktori értekezés született a témában: Barna (2001) az amerikai kukoricabogár populációjának felvételezési lehetőségeit és a védekezési döntések hazai adaptációját vizsgálta, Papp Komáromi (2008) a vetésváltás, mint védekezési stratégia hatékonyságát elemezte, Szalai (2012) populációdinamikai modellben vizsgálta a vetésváltási rendszerek fenntarthatóságát. Mindezek ismeretében disszertációm irodalmi áttekintésében csak a témámhoz szorosan kapcsolódó aspektusokat tekintem át, ahol ez lehetséges, a magyarországi illetve európai kontextusra helyezve a hangsúlyt.

### 2.1. Az amerikai kukoricabogár életeciklusa

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera*) a rovarok osztályába (INSECTA), bogarak rendjébe (COLEOPTERA), levélbogarak családjába (Chrysomelidae) tartozó egynemzedékes kártevő. A *Diabrotica virgifera* fajt morfológiai különbségek, a peték diapauzájában megfigyelt eltérések és szaporodási összeférhetetlenség miatt két alfajra (*D. v. virgifera* és *D. v. zea*) osztották fel (LeConte, 1868; Krysan et al., 1980). Az amerikai kukoricabogár (*D. v. virgifera*) mérsékelt égövben pete alakban telel át (Ball, 1957; Chiang, 1973) a talaj felső 15-30 cm-es rétegében (Gray és Tollefson, 1988). A diapauza obligát és fakultatív szakaszból áll, hossza időjárásfüggő, átlagosan 73-163 nap (Branson, 1976a; Krysan, 1978; Krysan, 1982). A lárvák kelésének ideje elsősorban a halmozott hőösszegetől függ, de befolyásoló tényező a talajtípus, a talajban való elhelyezkedés is (Weiss és Mayo, 1983). Közép-Kelet Európában a lárvák jellemzően május végén kelnek (Bažok, 2001). A lárvafejlődés hossza hőmérsékletfüggő, de átlagosan 29 napig tart a hímek és 32 napig a nőstények esetében (Kuhlmann et al., 1970; Musick és Fairchild, 1971; Branson, 1976b; Palmer et al., 1977; Krysan, 1984; Fisher, 1986; Jackson és Elliott, 1988; Levine et al., 1992). A frissen kikelt L1 stádiumú

lárvák kicsik, testük hossza nem haladja meg az 1,2 mm-t, testfelszínük puha (Hammack et al., 2003). Az L1-es lárvák képesek aktív mozgással a kukorica gyökérzete felé haladni, ez a mozgás azonban inkább a talaj egymással összeköttetésben álló légpórusain keresztül történik és kevésbé ásó jellegű aktív mozgásforma (Gustin és Schumacher, 1989; Spencer et al., 2009). Azt, hogy a frissen kikelt lárvák megtalálják-e energiatartalékaik felélése előtt a számukra meghatározó tápnövényt jelentő kukorica gyökérzetét, (egyéb tényezők mellett) elsősorban a talaj textúrája, annak aktuális víztartalma határozza meg. Sem az extrém száraz, sem a túlságosan nedves talaj nem kedvez a lárvák mozgásának (MacDonald és Ellis, 1990). Több mesterséges fertőzési kísérletet is végeztek az USA-ban annak megállapítására, hogy a lárvák mekkora távolságot tesznek meg a talajban. A különböző vizsgálatokban a lárvák által megtett legnagyobb távolságok a következők voltak: 30 cm (Chaddha, 1990); 61 cm (Hibbard et al., 2004), 100 cm (Suttle et al., 1967; Short és Luedtke, 1970). Miután a frissen kikelt lárvák megtalálták a kukorica gyökerét és megkezdték rajta a táplálkozásukat, aktív mozgásképességüket továbbra is megőrzik. Hibbard és mtsai (2004) az USA-ban folytattak 3 éven át szabadföldi kisparcellás mesterséges fertőzési kísérletet. Céljuk az volt, hogy az egyes lárva fejlődési stádiumok illetve a kukorica gyökérkártétel mértékének petesűrűség függését vizsgálják. Eredményeik szerint sem a lerakott petékből kikelt lárvák százalékos arányát, sem az átlagos lárva súlyt nem befolyásolta a lerakott peték száma, azaz sűrűségfüggés nem volt kimutatható. Ugyanakkor a lerakott peték száma a kukorica gyökérkártétel mértékével és a másodlagos lárvamozgással szignifikánsan összefüggött. A szerzők szerint a másodlagos lárvamozgás nem a magas populációsűrűség okozta stressz miatt következik be, hanem a táplálék hiánya okozza, tehát nem nevezhető sűrűségfüggő viselkedésnek. Ha a lárvák mozgása valóban sűrűségfüggő lenne, akkor a megfigyeltnél jóval korábban, közvetlenül a petéből kelés után, már L1-es stádiumban bekövetkezne. A másodlagos lárvamozgás ideje azonban a kukorica gyökérkártétel megjelenésével egybeesik, ami közvetetten a táplálékhiány, mint a másodlagos lárvamozgást kiváltó stressz tényező szerepét bizonyítja.

A három lárvastádiumot követően a bábozódás (szabadbáb, pupa libera) a talajban történik (Krysan, 1986).

Nowatzki (2001) az USA Iowa államában, hat éves vizsgálatban követte a lárvafejlődés kezdetétől az imágók talajból történő előjövételéig eltelt időt; eredményei szerint a hímek fejlődéséhez átlagosan 33,4 nap, míg a nőstényekéhez 51,3 nap szükséges a vizsgálat helyszínén. Ez megfelel a szabadföldi vizsgálatok eredményeinek miszerint az amerikai kukoricabogár hímek előbb jelennek meg, mint a nőstények, tehát a rajzáscsúcs is előbb következik be hímek



esetében, mint nőstényekében (Darnell et al., 2000; Nowatzki et al., 2002; Bayar et al., 2003). Az imágók évjárattól függően június végén, július elején kezdenek előjönni a talajból, Közép-Kelet-Európában az imágók 50 %-a július első három hetében jelenik meg (Bazok, 2001; Bayar et al., 2003). Az imágók ivararánya jellemzően alacsony populáció sűrűségnél van egyensúlyban (1:1), ha a populációsűrűség magas, akkor valamelyik irányba eltolódik az ivararány (Weiss et al., 1985; Sutter et al., 1991; Darnell et al., 2000; Bayar et al., 2003). Barna és mtsai (1999) USA-ban 1996-1998 között végzett vizsgálatukban kukorica és szója táblapárokban elemezték az imágó egyedszám sűrűséget és ivararányt. Vizsgálatuk első két évében a nőstények száma szignifikánsan magasabb volt szója táblákban, mint kukoricában. A vizsgálat utolsó évében azonban a különbség nem volt szignifikáns. Meinke és mtsai (2009) szerint az ivararány szabadföldi körülmények közötti dinamikus változása komplex jelenség: jelenleg viszonylag keveset tudunk azokról a szabályozó mechanizmusokról, amik adott környezeti feltételek esetén az ivararány egyik vagy másik irányba történő kilengését eredményezik, illetve nem minden esetben ismert az ivararány megváltozásának ökológiai funkciója sem.

A hímek érési táplálkozása jellemzően 5-7 napig tart. A hímek előbb kezdik meg rajzásukat, így a nőstények rajzásának idejére érési táplálkozásukat már befejezik és képesek a frissen kikelt nőstényeket azonnal megtermékenyíteni (Spencer et al., 2009). A nőstény imágók ivarilag éretten jönnek elő, néhány órával a kelésük után megtörténik a párzás (Ball, 1957; Hill, 1975; Lew és Ball, 1979; Hammack, 1995). A párosodást 13 napos pre-ovipozíciós szakasz követi, majd átlagosan 60 napon keresztül tart a peterakás időszaka (Branson és Johnson, 1973; Hill, 1975; Fisher et al., 1991). A nőstények egyszer párosodnak, de elvétve előfordulhat másodszori megtermékenyítés is (Branson et al., 1977). Laboratóriumban, a szabadföldi körülményekhez leginkább hasonlító táplálékot biztosítva, az egy nőstény által lerakott peték száma átlagosan 220 és 440 között változott különböző tanulmányokban (Ball, 1957; Elliott et al., 1990; Fisher et al., 1991; Boetel és Fuller, 1997; Bayar et al., 2002). Amennyiben a táplálékot úgy állították össze, hogy a nőstények a lerakott peték számát tekintve a genetikai maximumukat képesek legyenek megközelíteni, az egy nőstényre vetített peték száma elérte az ezret (Branson és Johnson, 1973; Hill, 1975). Toepfer és Kuhlmann (2005b, 2006) dél-magyarországi izolátorhálós vizsgálataik alapján kiszámították, hogy a nőstények szabadföldi körülmények között a lerakott peték számát illetően a genetikai maximumuknak átlagosan mindössze 19,6 %-át realizálják. Megállapították, hogy az egy nőstényre vetített magas peteprodukciónhoz rendkívül magas generációs mortalitás (99,67 %) társul, aminek döntő hányadát (48,6 %) az L1-es stádiumú lárvák mortalitása teszi ki. L2-es stádiumban 11,9 %, L3-as stádiumban 8,5 % a mortalitás. Izolátorhálós vizsgálatok alapján az amerikai kukoricabogár generációs szaporodási rátája három év vizsgálati időtartam

alatt 0,21 és 0,89 között mozgott, ami csökkenő populációt feltételez (Toepfer és Kuhlmann, 2005b; Toepfer és Kuhlmann, 2006b). Ezzel szemben Dél-Magyarországon és Horvátországban végzett szabadföldi vizsgálatok alapján a számított generációs szaporodási ráta átlagosan  $3,85 \pm 1,94$  volt (Szalai et al., 2011a). Dél-magyarországi megfigyelések alapján a nőtények peterakása július elején kezdődik és augusztus végéig tart (Bayar et al., 2003), de az imágók egészen az őszi fagyokig megtalálhatóak a kukoricaállományban (Short és Hill, 1972; Bažok, 2001; Komáromi et al., 2001).

## **2.2. Az amerikai kukoricabogár kártétele**

Az amerikai kukoricabogárnak mind a lárvája, mind az imágója képes táplálkozásával gazdasági kártételt okozni a kukoricában, de általánosságban a lárvák okozta kár súlyosabb (Chiang, 1973; Spike és Tollefson, 1989; Gray et al. 2009). A lárvák a kukorica gyökérszövetén táplálkoznak, ami csökkent víz- és tápanyag felvételt eredményez, illetve a fotoszintézis intenzitását is negatívan befolyásolja (Chiang, 1973; Riedell, 1990; Kahler et al. 1985; Godfrey et al. 1993). Az L1 stádiumú lárvák a hajszálgököket és a gyökérszövet külső rétegeit fogyasztják, míg a második és harmadik stádiumú lárvák már mélyen berágnak a gyökérszövetbe, gyakran a támasztógyököket is visszarágják, ami a növény megdőléséhez vezethet (Chiang, 1973; Spike és Tollefson, 1989). Az USA-ban a lárvakártétel miatti mennyiségi termésveszteség 8-16 % között mozog, de erős fertőzésnél elérheti a 40 %-ot is (Sutter et al. 1990; Godfrey et al. 1993).

USA Indiana államában 1997-1999 között végzett vizsgálatban 6,96 imágó/ragacs lap csapda/nap értéket állapítottak meg gazdasági kárküszöb szintként (Gerber et al., 2005). Európai (olasz) vizsgálatok eredményei alapján adott év imágó egyedsűrűségének gazdasági kárküszöb szintjét 5 imágó/ragacs lap csapda/nap értékben definiálta Boriani (2006). Dillen és mtsai (2010) Monte Carlo becslési eljárással és magyarországi viszonyokra vonatkozóan elemezte az amerikai kukoricabogár elleni különböző védekezési stratégiák gazdaságosságát. Ha a gazdálkodók semmilyen védekezést nem végeznek, becslés szerint hektáronként átlagosan 176 euró veszteséget okoz a kártevő szemeskukoricában. A modellezett esetek 69 százalékában a vetésváltás optimális döntés volt. A fennmaradó esetekben, tehát amikor a vetésváltás nem kivitelezhető, a Bt kukorica használata az esetek 78 százalékában, a talajfertőtlenítő peszticidek használata az esetek 54 százalékában, a vetőmag csávázás pedig az esetek 46 százalékában bizonyult - matematikai elemzés alapján - optimális megoldásnak.

Az amerikai kukoricabogár imágók – habár fogyasztanak pollent és hámozgatnak a zöld növényi részekben is - főként a kukorica bibéjének rágásával képesek gazdasági kártételt okozni (Ludwig

és Hill, 1975; Culy et al., 1992a; Culy et al., 1992b; Tuska et al., 2002; Tuska et al., 2003). Amerikai vizsgálati eredmények szerint, ha a bibe 2,5 cm-nél rövidebbre van visszarágva, az már termékenyülési problémákat, ezáltal termésveszteséget eredményez. Ugyanakkor a bibeszálak hossza és a termés mennyisége, valamint a termés egyes minőségi paraméterei (olaj és fehérje tartalom) között pozitív korreláció van (Strachan és Kaplan, 2001), így a bibe visszarágás kártételének megítélése komplex probléma. Hazai vizsgálatokban a bibe visszarágás kártételi küszöbszáma vetőmag kukoricában 1-3 imágó/cső, árukukoricában pedig 9 imágó/cső (Tuska et al., 2002; Tuska et al. 2003).

### **2.3. Az amerikai kukoricabogár tápnövényei**

Gyakran idézett kifejezés, miszerint az amerikai kukoricabogár „ember alkotta kártevő” (human made pest) (Krysan, 1993). Ezt a „titulust” a kártevő részben gazdasági jelentőségével „érdemelte ki”, másrészt azonban közvetett módon arra a nagyfokú ökológiai plaszticitásra utal, aminek révén többször is sikeresen adaptálódott a megváltozott környezeti feltételekhez. Ennek egyik példája a lárvák tápnövény váltásának kérdése. A lárvák számára legkedvezőbb életfeltételeket a kukorica gyökerén való táplálkozás jelenti, azonban feltehetően nem a kukorica az eredeti és biztosan nem az egyetlen tápnövénye az amerikai kukoricabogár lárváinak.

A faj első egyedeit 1867-ben Nyugat-Kansasban gyűjtötte LeConte (LeConte, 1868), de feltételezett géncentruma a mai Mexikó területe (Branson és Krysan, 1981; Krysan, 1982; Segura-León, 2004). Minthogy a XIX. század végén, a faj első tudományos leírásakor még nem termesztettek kukoricát Kansasban, egyes feltételezések szerint a kukorica vad alakja, a teozinte (*Euchlaena mexicana* Shrad) és egyéb pázsitfűfélék szolgálták a lárvák eredeti tápnövényeül (Weatherwax, 1954; Oyediran et al. 2004). Branson és Krysan (1981) ezzel szemben azt az álláspontot képviselik, miszerint a kártevő már a géncentrumában, tehát tropikus-szubtropikus éghajlaton vált kukorica kártevővé és a kukoricatermesztés elterjedésével együtt hódított meg földrajzilag egyre kiterjedtebb területeket. Krysan és Smith (1987) szerint logikusan feltételezhető, hogy az amerikai kukoricabogár jelenléte nem előzte meg a kukoricatermesztés elterjedését az USA területén.

Lehetséges, hogy a kukorica elterjedésével együtt terjedt el az amerikai kukoricabogár, mint kukorica kártevő faj is, ugyanakkor első tudományos leírásának idején és helyszínén (Kansasban) még nem volt jellemző a kukoricatermesztés. A kártevő azonban, habár a kukorica biztosítja a lárvafejlődés szempontjából legjobb táplálékot, szükség esetén képes alternatív

tápnövényeken is fennmaradni (1. és 2. táblázat, Komáromi, 2008 alapján). A kukoricatermesztés a XX. század elejére vált az USA területén általánosan elterjedté, ami kedvező feltételeket teremtett a kártevőnek a tömeges felszaporodáshoz (Metcalf, 1983). A fajt, mint kukorica kártevőt 1909-ben dokumentálták először (Gillette, 1912). Az a tény, hogy az amerikai kukoricabogár eredeti tápnövényét nem sikerült ezidáig egyértelműen azonosítani, megnehezíti a kártevő táplálkozásökológiájának evolúciós kontextusba helyezését, illetve a lehetséges alternatív tápnövényekhez való adaptáció kockázatának megítélését. Az alternatív tápnövények kérdése az amerikaiánál változatosabb mezőgazdasági tájszerkezetű európai kukoricatermesztő területekre történt behurcolás miatt került a tudományos érdeklődés homlokterébe (Moeser és Hibbard, 2005).

## 1. táblázat

Amerikai kukoricabogár lárvák tápnövényei, melyeken a lárvák különböző lárvastádiumig fejlődtek (Papp Komáromi, 2008 alapján).

<i>Aegilops cylindrica</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Agropyron smithii</i> (Rybd.) Branson and Ortman, 1970
<i>Agrostis gigantea</i> (Roth.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Agrostis palustris</i> (Huds.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Amaranthus retroflexus</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Aristida purpurea</i> (Nutt.) Oyediran et al., 2004; Wilson and Hibbard, 2004
<i>Bromus inermis</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Bromus tectorum</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Buchloe dactyloides</i> (Nutt.) Oyediran et al., 2004
<i>Cenchrus tribuloides</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Chloris gayana</i> (Knuth.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Chloris verticillata</i> (Nutt.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Dactylis glomerata</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Eleusine indica</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Elymus canadensis</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Breitenbach et al., 2005a*
<i>Eragrostis curvula</i> (Schrud.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Eriochloa villosa</i> (Thunb.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Festuca arundinacea</i> (Schreb.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Hesperostipa neomexicana</i> (Thurb. ex Coult.) Oyediran et al., 2004
<i>Heterostipa spartea</i> (Trin.) Oyediran et al., 2004
<i>Hordeum vulgare</i> (L.) Breitenbach et al., 2005a
<i>Lolium multiflorum</i> (Lam.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Oanicum miliaceum</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Panicum capillare</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Panicum italicum</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Panicum miliaceum</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Panicum virgatum</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Paspalum dilatatum</i> (Poir.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Phalaris arundinacea</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Poa annua</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Poa pratensis</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Schizachyrium scoparium</i> (Michx.) Oyediran et al., 2004
<i>Secale cereale</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Setaria faberi</i> (Herm.) Clark and Hibbard, 2004; Wilson and Hibbard, 2004
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Setaria sp.</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Setaria verticillata</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Setaria viridis</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Sorghum x drummondii</i> (Steud.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Sporobolus asper</i> (Beauv.) Oyediran et al., 2004
<i>Stipa comata</i> (Trin. and Rupr.) Oyediran et al., 2004
<i>Triticum aestivum</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004; Breitenbach et al., 2005a

\* A kísérletet felszámolták.

## 2. táblázat

Amerikai kukoricabogár lárvák tápnövényei, melyeken a lárvák imágó stádiumig fejlődtek (Papp Komáromi, 2008 alapján).

<i>Zea mays</i> (L.) Branson and Ortman, 1970 Oyediran et al., 2004 Clark and Hibbard, 2004 Wilson and Hibbard, 2004 Breitenbach et al., 2005a,b
<i>Agropyron elongatum</i> (Host.) Branson and Ortman, 1970
<i>Agropyron intermedium</i> (Host.) Branson and Ortman, 1970
<i>Agropyron repens</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Agropyron smithii</i> (Rybd.) Oyediran et al., 2004
<i>Agropyron trachycaulum</i> (Link.) Branson and Ortman, 1970 Oyediran et al., 2004
<i>Agropyron trichophorum</i> (Link.) Branson and Ortman, 1970 Oyediran et al., 2004
<i>Bouteloua curtipendula</i> ((Michx.) Torr.) Oyediran et al., 2004
<i>Chloris gayana</i> (Knuth.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004 Wilson and Hibbard, 2004
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Clark and Hibbard, 2004
<i>Elymus canadensis</i> (L.) Oyediran et al., 2004
<i>Eragrostis curvula</i> (Schrud.) Branson and Ortman, 1970
<i>Eragrostis trichodes</i> (Nutt.) Branson and Ortman, 1970 Oyediran et al., 2004 Clark and Hibbard, 2004
<i>Hordeum jubatum</i> (L.) Oyediran et al., 2004
<i>Hordeum pusillum</i> (Nutt.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Hordeum vulgare</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Oryza sativa</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Panicum capillare</i> (L.) Oyediran et al., 2004
<i>Panicum dichotomiflorum</i> (Michx.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Pascopyrum smithii</i> (Rybd.) Clark and Hibbard, 2004 Wilson and Hibbard, 2004
<i>Pleuraphis rigida</i> (Thurb.) Oyediran et al., 2004
<i>Secale cereale</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Setaria glauca</i> (L.) Breitenbach et al., 2005a,b
<i>Setaria italica</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Setaria lutescens</i> (Weig.) Branson and Ortman, 1970
<i>Setaria vericillata</i> (L.) Breitenbach et al., 2005a,b
<i>Setaria viridis</i> (L.) Branson and Ortman, 1970 Breitenbach et al., 2005a,b
<i>Sorghastrum nutans</i> (L.) Oyediran et al., 2004
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Wilson and Hibbard, 2004
<i>Spartina pectinata</i> (Link.) Oyediran et al., 2004
<i>Sporobolus cryptandrus</i> (Torr.) Oyediran et al., 2004
<i>Stipa viridula</i> (Trin.) Oyediran et al., 2004
<i>Triticum aestivum</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Triticum spelta</i> (L.) Branson and Ortman, 1970
<i>Urochloa texana</i> (Buck.) Clark and Hibbard, 2004

## 2.4. Az amerikai kukoricabogár elleni védekezés lehetőségei

### 2.4.1. Agrotechnikai védekezés

Az amerikai kukoricabogár elleni védekezési lehetőségek között kezdetektől kiemelt fontosságúnak tekintették az agrotechnikai eljárásokat (Gillette, 1912). Ezen belül a vetésváltás a legfontosabb nem kémiai védekezési mód mindazon területeken, ahol ez gazdaságilag életszerű megoldásként jön szóba. A vetésváltás hatékonysága alapvetően az amerikai kukoricabogár biológiájának három sajátosságából fakad: (i) egynemzedékes kártevő, (ii) a lárvák tápnövény preferenciája szűk és a termesztett haszonnövényeink közül csak a kukorica szerepel köztük, (iii) a nőtények petéik többségét kukoricatáblák talajába helyezik (Miller et al., 2009). Az USA-ban a nyolcvanas évek közepére kialakult a viselkedési adaptációnak egy olyan formája, melyben a nőtény imágók petéiket szója táblák talajába is lerakják. Ez azt eredményezte, hogy a vetésváltás ellenére, első éves kukoricatáblákban is gazdasági kárkűszöböt meghaladó kártételt észleltek (Levine és Oloumi-Sadeghi, 1996). A viselkedési adaptációnak ettől eltérő formája, a nyújtott diapauza is ismert, az amerikai kukoricabogárral rokon *Diabrotica barberi* fajnál írták le a peték egy évnél hosszabb nyugalmi állapotát a talajban, mint vetésváltáshoz való adaptálódási formát (Levine et al., 1992). Az amerikai kukoricabogár esetében azonban egyértelművé vált, hogy a szójatáblákba lerakott peték okozzák a következő évi kártételt a kukoricában. A jelenség magyarázatára számos elmélet született. Egyes szerzők szerint az első éves kukoricákban tapasztalt gazdasági kártételt a szójatáblákban megjelenő árvakelésű kukorica körül lerakott petékből kikelő lárvák okozzák (Shaw et al., 1978), ez az elmélet azonban a kilencvenes évekre a hatékony gyomirtási módszerek miatt már nem állta meg a helyét. Lehetséges okként került említésre a kukorica állományában alkalmazott piretroid kezelés repellens hatása (Sharf et al., 1999). Felmerült magyarázatként az a lehetőség is, hogy a vetésváltás toleráns törzs egyedei valójában a *Diabrotica virgifera virgifera* és a *Diabrotica longicornis* (syn: *D. barberi*) természetes fajhibridjei, melyek fenotípusukban a *D.v.virgifera*-ra, táplálkozási viselkedésükben azonban a tágabb tápnövény spektrummal rendelkező *D. longicornis*-ra hasonlítanak (Ball, 1957; Hints és George, 1979; Hill és Mayo, 1980; Branson és Krysan, 1981). Intenzíven kutatták a vetésváltás adaptáció esetleges genetikai hátterét is, de nem sikerült különbséget kimutatni a rezisztens és vad típus között (Miller et al., 2006; Miller et al., 2009). Mindamelllett a genetikai különbözőség valószínűsíthető. Számítógépes szimulációval kimutatták, hogy ha egy adott viselkedésért felelős feltételezett allél populáción belüli gyakorisága eléri az 1%-ot, ettől a ponttól már rendkívül nehéz az allél populáción belüli gyors elterjedésének a megakadályozása (Onstad et al., 2003). Az is bizonyítást nyert, hogy az Illinois államra jellemző vetésváltási

rendszer erős szelekciós nyomás egy feltételezett adaptációért felelős allél elterjedésére (Onstad et al., 2001).

Jelenlegi tudásunk szerint a vetésváltáshoz adaptálódott populációk egyedeiben többszörös a katepszin L enzim aktivitás a nem rezisztens típus egyedeihez képest (Curzi et al., 2012). A katepszinek fő funkciója a hosszú életidejű fehérjék autofág lebontása (Imre, 2007). Ismert továbbá, hogy szójában magas a cisztein proteáz inhibitor aktivitása, aminek a szója herbivor támadásokra adott immunválaszában van szerepe. Ezt a védekezési mechanizmust képesek - valószínűsíthetően az emelkedett katepszin L aktivitásnak köszönhetően - a vetésváltás rezisztens populáció egyedei tolerálni (Curzi et al., 2012). Gyakorlati kontextusba helyezve az elmondottakat, a táblák között diszpergáló rezisztens imágók képesek a szóját tápnövényként hasznosítani, ellentétben a nem rezisztens típus egyedeivel. A diszpergáló populáció egyedei, függetlenül attól, hogy rezisztens vagy nem rezisztens típusról van-e szó, táblák közötti diszperziójuk során bárhol képesek a talajra helyezni petéiket, ahol számukra érési táplálkozás szempontjából hasznosítható tápnövény van jelen (Moeser és Vidal, 2001; Moeser és Vidal, 2004). A vetésváltáshoz adaptálódott populáció megtalálja ezeket a feltételeket szójában is, míg a rezisztenciával nem rendelkező típusról ez nem mondható el.

A fent leírtak ellenére sem tisztázott teljes mértékben az, hogy milyen mechanizmusok révén adaptálódott az amerikai kukoricabogár az USA-ban elterjedt szója-kukorica vetésváltási rendszerhez (Levine et al., 2002). Ugyanakkor kijelenthető, hogy a vetésváltás rezisztenciának, azaz a nőstény imágók kukoricán kívüli kultúrákban történő, jelentős mértékű peterakásának ezidáig Európában nincs tudományosan igazolható jele (Kiss et al., 2005c; Papp Komáromi, 2008; Toepfer et al., 2010; Toepfer et al., 2011).

A vetésváltáson kívüli egyéb agrotechnikai eljárások közé sorolható a kukoricabogár lárvakártételével szemben toleráns hibridek nemesítése. Ezen hibridek toleranciája a jó gyökérregenerációs képességekben és az antibiózis jelenségében nyilvánul meg. Ugyanakkor ma még a kukorica hibridek toleranciájára nem lehet a gyakorlatban a védekezést alapozni (Ivezic et al., 2009; El Khishen et al., 2009).

#### **2.4.2. Kémiai és biotechnológiai védekezés**

Az értekezésnek nem témája az amerikai kukoricabogár elleni kémiai védekezés vizsgálata, ezért a témát nem fejtem ki mélységében. Jelenleg Magyarországon az amerikai kukoricabogár lárvavagy imágó kártétel ellen egy talajfertőtlenítő hatóanyag (teflutrin), egy táplálkozásfokozó anyag



(kukurbitacin) és tizenegy különböző inszekticid hatóanyag engedélyezett, egy- vagy több komponensű, kereskedelemben kapható peszticidként (acetamiprid, cipermetrin, alfa-cipermetrin, zéta-cipermetrin, béta-ceflutrin, indoxakarb, tiaklopid, klórpifosz, lambda-cihalotrin, dimetoát, eszfenvalerát) (Nébih peszticid adatbázis, 2014).

Aktualitása miatt meg kell említeni az amerikai kukoricabogár lárvakártétele elleni Bt kukorica hibrideket, melyek használata széles körben elterjedt az Egyesült Államokban. Ezen események az amerikai kukoricabogár lárvája ellen hatékony *Bacillus thuringiensis* baktérium toxinjainak termeléséért felelős gének (cry34/35Ab1, cryBb1, mcry3A, stack és pyramidált események) (Devos et al., 2013). Az Egyesült Államokban szabadföldi körülmények között megfigyeltek már lárvakártételt a MON 88017-es eseményű transzgénikus kukorica hibridek esetében, illetve szabadföldről gyűjtött populációkban kimutatták már a Cry3Bb1 toxinnal szembeni rezisztenciát, ami természetes reakciója az élő szervezeteknek (Gassmann et al., 2011). A Bt transzgénikus kukorica hibridek termesztése során kötelezően követni kell az ún. HDR stratégiát (High Dose/Refuge). Ennek lényege, hogy a toxin magas dózisban legyen jelen a növényben és ezzel egyidejűleg biztosítani kell meghatározott nagyságú területen nem *Diabrotica* rezisztens kukorica hibrid „refuge” zónát azért, hogy a rezisztencia kialakulására ható szelekciós nyomást a lehető legalacsonyabb szinten tartsák. Sajnos ennek a stratégiának az alkalmazásával a jelenleg engedélyezett eseményeknél nem, vagy csak részben érték el a kívánt eredményt, aminek okát Devos és mtsai (2013) öt pontban összegezték. (i) Az első generációs transzgénikus kukorica hibridek toxin termelése heterogén volt, a kukorica növényekben az alacsony és a közepes dózis között ingadozott a toxin mennyiség. (ii) Valószínűnek tűnik, hogy a rezisztencia allélek populáción belüli kezdeti gyakorisága a feltételezettnél magasabb volt. (iii) Nem lehet kizárni annak a lehetőségét, hogy a rezisztencia gént hordozó/nem hordozó imágók párosodása nem véletlenszerű. (iv) Elképzelhető, hogy a rezisztencia tulajdonságok nem recesszív módon öröklődnek. (v) A rezisztencia tulajdonságok kialakulása nem feltétlenül jár együtt alacsonyabb fitnessszel. A cikk szerzői modellezési eredményekre hivatkozva megerősítik, hogy a rezisztencia kezelés részeként 20 %-os arányban vetett hagyományos, vagy nem *Diabrotica* rezisztens transzgénikus kukorica hozzájárulhat ahhoz, hogy lassuljon a rezisztencia kialakulás folyamata.

### 2.4.3. Biológiai védekezés

Az amerikai kukoricabogár elleni integrált és fenntartható védekezésben kiemelt szerepe van a biológiai módszereknek. Számos biológiai védekezésre potenciálisan alkalmazható faj ismert a mikro- és makro-faunából, valamint a növényvilágból, de a legtöbb esetben ezek hatékonyságának pontos értékelése még nem áll rendelkezésre. Lehetséges biológiai védekezési

ágensek (Toepfer et al., 2009): entomopatogén baktériumok, vírusok, mikroszkopikus gombák, protisták (syn: protozoa), fonálféreg, ragadozó atkák, hangyák, futóbogarak, parazitoidok (*Celatoria* spp, *Centistes* spp.), egyes madár- és növény fajok.

Azok a növényfajok növelhetik az imágók mortalitását, amelyek ragadós képleteikkel csapdaként képesek „megfogni” a rászálló egyedeket. Toepfer és Kuhlmann (2004) beszámolnak arról, hogy magyarországi vizsgálataikban a ragadós muhar (*Setaria verticillata*) egyetlen egyedén akár 30 imágót is számoltak. Természetesen a növények imágókra gyakorolt populációszabályozó szerepe csekély, de mint biológiai jelenség mindenképpen említésre érdemes.

Jelenleg a két legintenzívebben kutatott és széles körű szabadföldi alkalmazásra leginkább esélyes biológiai védekezési ágens az entomopatogén gombák és fonálféreg csoportja (Toepfer et al., 2009). Entomopatogén gombák vonatkozásában, brazil vizsgálatokban, a *Diabrotica speciosa* faj esetében 6 % (*Metarhizium anisopliae*) és 14 % (*Beauveria bassiana*) közötti természetes, szabadföldi lárvafertőzést tenyésztettek ki (Heinek-Leonel és Salles, 1997). *D. v. virgifera* esetében az USA-ban, Iowa államban végzett kutatásokban a természetes lárvafertőzöttségi szintet 3 %-nak, míg Európában 2 % alattinak találták (Bruck és Lewis, 2001; Toepfer és Kuhlmann, 2004; Pilz et al., 2008). Mind a gombák konídium (Mulock és Chandler, 2000), mind micélium preparátumának (Krueger és Roberts, 1997) laboratóriumi illetve izolátorhálós kísérletben történt alkalmazása jelentős populációcsökkenést idézett elő és csökkentette a kukorica gyökézetén a lárvakártétel mértékét. Nagy felületen történt szabadföldi alkalmazásban azonban - a biológiai védekezési ágensek kutatásának kezdeti éveiben - nem sikerült átütő sikert elérni az alkalmazásban (Kinney et al. 1989). Balog és mtsai (2013) eredményei szerint a különböző *Metarhizium anisopliae* vonalak hatékonyságának tekintetében nagy különbségek tapasztalhatók. Vizsgálatukban, in vitro, minden tesztelt vonal hatékonynak bizonyult. Üvegházi tenyészedeny kísérletben ugyanakkor már csak egyes vonalak növelték szignifikánsan a lárva mortalitást és csökkentették a gyökérvártétel mértékét a kontroll csoporthoz képest. A lárva mortalitása szignifikánsan különbözött az alkalmazott *M. anisopliae* vonalak tekintetében, míg a gombapreparátumok koncentrációja nem befolyásolta azt.

A *Diabroticina* alnembe tartozó kártevőkkel szemben entomopatogén fonálféreg fajok hat családból ismertek. Ezek közül két család (*Heterorabditidae*, *Steinernematidae*), amelyhez kapcsolódóan kereskedelmi forgalomban is kapható termék van, illetve a legtöbb kutatási eredmény is ezekről áll rendelkezésre (Kuhlmann és van der Burgt, 1998; Cabanillas et al., 2005).

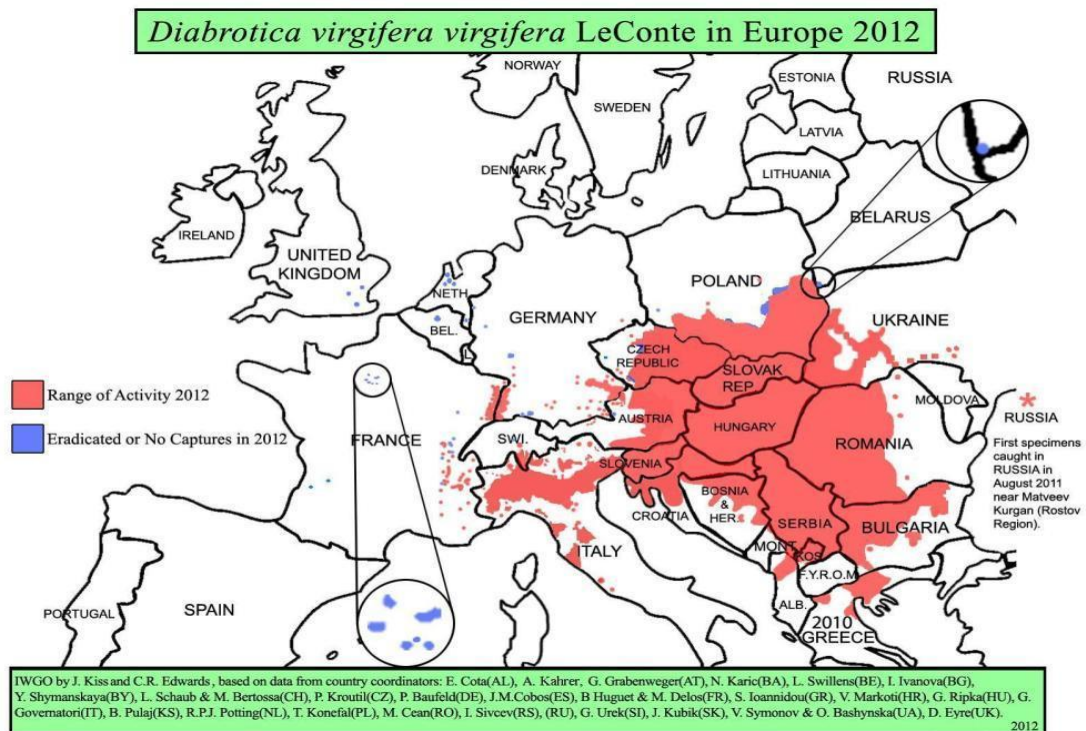
A fonálférgék gyakorlati alkalmazásának sokáig az volt az egyik legnagyobb korlátja, hogy a kijuttatás folyamán sérülékenyek, illetve alkalmazásuk nehezen illeszthető be a meglévő szántóföldi növénytermesztési gyakorlatba (Toepfer et al., 2009). Egy 2014-ben publikált európai kutatási eredmény szerint azonban a vetéssel egy menetben kijuttatott entomopatogén fonálférgék képesek voltak a kukoricavetés és a lárvakelés közötti körülbelül 4-6 hétben megfelelő számban fennmaradni a talajban ahhoz, hogy a kikelő kukoricabogár lárvák károsítása ellen érdemi védelmet nyújtsanak. A hatékonyság független volt attól, hogy mikrogranulátumként vagy vízben oldva kerültek kijuttatásra, ugyanakkor a homokos talajszerkezet előnyösebb volt a fonálférgék szempontjából, mint az agyagos illetve vályogos talajösszetétel (Pilz et al, 2014).

Toepfer és mtsai (2009) az alábbiakban foglalták össze a *Diabroticina* alnembe tartozó kártevők elleni biológiai védekezési lehetőségek előtt álló fejlesztési és kutatási kihívásokat:

- (i) fonálférgék esetében kevésbé ismert, hogy a talajszerkezet és összetétel milyen módon befolyásolja az orientációs és mozgási képességüket, valamint, hogy a kibocsátott fonálférgék, mint biológiai növényvédelmi ágensek milyen perzisztenciával rendelkeznek és a gazdaszervezet átmeneti hiányának időszakában fennmaradnak-e a talajban,
- (ii) entomopatogén gombák esetében kevésbé ismert, hogy a talajba juttatott mikroszkopikus gombák milyen kölcsönhatásokba lépnek a talaj-ökoszisztéma többi szereplőjével, különös tekintettel a rizoszférában zajló folyamatokra, valamint nem ismert, hogy kialakulhat-e endofitizmus,
- (iii) befolyásolja-e bármelyik ágens (fonálféreg, gomba) kibocsátása az őshonos talajlakó mikro-faunát,
- (iv) mindkét ágens tekintetében optimalizálni kell a kijuttatás technológiát,
- (v) egyéb, biológiai védekezési céllal a géncentrumból Európába behozni kívánt szervezetek tekintetében annak tisztázása, hogy képesek-e a klímaviszonyokat tolerálni, illetve jelenthetnek-e veszélyt az őshonos flórára és faunára nézve,
- (vi) annak tanulmányozása, hogy a *Diabrotica* fajok géncentrumában milyen mértékű a természetes ellenségek populáció-szabályozó szerepe, hogyan működnek a trofikus kapcsolatok és ennek milyen tanulságai lehetnek a biológiai védekezés szempontjából.

## 2.5. Az amerikai kukoricabogár repülési viselkedése, diszperziója, kolonizációja

Az amerikai kukoricabogár géncentrumából, Közép-Amerikából feltehetően tápnövényével, a kukoricával együtt húzódott északabbra és kolonizálta Kansas, Nebraska, Colorado államokat, de a jelenléte körülbelül az 1940-es évek elejéig szörványosan okozott gazdasági károkat (Branson és Krysan, 1981). A huszadik század közepén, a kukoricatermesztés intenzívvé válásával egyidejűleg innen indult ki az a további expanzió, melynek során a populáció elérte az USA keleti partját (Chiang, 1973; Krysan, 1986). A faj keleti irányú terjedésének kezdeti időszakában a kolonizáció lassabb volt (~20-50km/év), de később felgyorsult (~110-120km/év). Napjainkban az európai kolonizációnak lehetünk szemtanúi (1. ábra). A faj első európai észlelését (látható lárvakártételét) 1992-ben dokumentálták (Bača, 1993), de a kártevő feltehetően 8-13 évvel korábban jelent meg Európában, ugyanis a faj generációs szaporodási rátájának ismeretében feltehetően ennyi idő volt szükséges a kiindulási állapothoz képest a populáció felszaporodásához és stabilizálódásához (Szalai et al., 2011a). A különböző európai populációk genetikai variabilitásának vizsgálata alapján bizonyított, hogy több, legalább öt, egymástól független behurcolás is történt Európába (Miller et al., 2005; Ciosi et al., 2008).



1. ábra

Az amerikai kukoricabogár európai elterjedése 2012-ben.

Forrás: <http://mkk.szie.hu/dep/nvtt/uj/?id=4&alid=33&lang=hun>

Az amerikai kukoricabogár jól repül (Spencer et al., 2009). A repülési aktivitás napi ritmust mutat, legintenzívebb reggel, napfelkelte után (7-11 óra), illetve délután, naplemente előtt (17-19 óra). A repüléshez optimális tartomány a 22,2-27,0°C közötti hőmérséklet (Witkowski et al., 1975; Coats et al., 1986; Grant és Seevers, 1990; Naranjo, 1990a; Isard et al. 2000; Spencer et al. 2009). Hímek esetében némileg alacsonyabb (25-27 °C), nőstényeknél magasabb léghőmérsékleten (27-29 °C) mérték az imágók repülési aktivitásának maximumát (Vanwoerkom et al., 1980). Isard és mtsai (2004) megállapították, hogy az extrém hidegtől és a repüléshez túl erős szélről eltekintve, az imágók repülési aktivitása nem köthető szorosan egyetlen környezeti faktorhoz sem. Feltételezik továbbá, hogy a 10 méter feletti magasságokban repülő imágók nagyobb távolságokat tesznek meg és inkább passzív módon, a légáramlatok révén haladnak, míg a 10 méternél alacsonyabban repülő imágók zömében a környező táblákból érkeznek. Onstad és mtsai (1999) szimulációs modell segítségével bizonyították, hogy az amerikai kukoricabogár imágók passzív módon, viharokkal, nagy tömegben, nagy távolságokat képesek megtenni. Vanwoerkom és mtsai (1983) valamint Spencer és mtsai (2005) szerint az amerikai kukoricabogár nagyobb távolságokat lefedő terjedését elsősorban a légköri viszonyok határozzák meg. Baufeld (2009) szerint bizonyos esetekben a kártevő emberi közreműködéssel is megtesz nagyobb távolságokat.

Az imágók 0,5 m/s szélsébségig képesek széllel szemben is repülni (Vanwoerkom et al., 1983). Laboratóriumi körülmények között megfigyelték, hogy az imágók bizonyos esetekben a magasabb növényállományok irányába tájolózzák repülésüket, és ezt a preferenciát nem befolyásolta az sem, hogy a kukorica alternatívájaként milyen, a kukoricánál magasabb növényt helyeztek a szélcsatornába (Spencer et al., 2009). Laboratóriumi vizsgálatban (flight mill) a nőstény imágók 31%-a repült 30 percnél hosszabb időtartamokat (Coats et al., 1986). Naranjo (1990a) hasonló kísérletében a sőtények 24 %-a repült 20 percnél hosszabb, ún. távolsági repülést. Coats és mtsai (1986) vizsgálatában a hosszabb időtartamot repülő nőstények laboratóriumi repülési teljesítményét távolságra átszámolva, a nőstény imágók átlagosan napi 24 km megtételére képesek. Naranjo (1990a) szerint a hímek is képesek hasonlóan hosszú ideig tartó repülésekre, ugyanakkor laboratóriumi körülmények között a vizsgált hím egyedek, a nőstényekhez képest kisebb arányban repültek hosszabb távolságokat.

Az imágók kukoricatáblán belüli eloszlása nem egyenletes (Midgarden et al., 1993; Park és Tollefson, 2006), elsősorban azokra a növényfoltokra koncentrálódik, ahol friss bibe van a kukoricán. Ez a koncentrált eloszlás azonban csak magas populációsűrűségnél rajzolódik ki, alacsony populációsűrűségnél az imágók kukoricatáblán belüli eloszlása kevésbé aggregált

(Darnell et al., 1999; Park és Tollefson, 2006; Toepfer et al., 2007). Hímek esetében a friss bibe vonzó hatását erősebbnek találták, mint nőstényeknél (Toepfer et al., 2007). Az imágók térség szintű eloszlását tanulmányozva Beckler és mtsai (2004) megállapították, hogy mind a helyben kikelt populációt-, mind a helyben kelt és bevándorló egyedek keverékéből álló populációt tanulmányozva, az imágók aggregációja szignifikánsan összefügg a tengerszint feletti magassággal, valamint a talajtípussal. A jelenség lehetséges magyarázataként említik, hogy a tengerszint feletti magasság és a talaj vízháztartása összefüggenek és befolyásolják a talajok aktuális víztartalmát. Utóbbi pedig összefügg a nőstények peterakási preferenciájával. Ugyanebben a tanulmányban az imágók abundanciája összefüggött az önmaga után vetett és első éves kukoricatáblák térség szintű mozaikosságával, pontosabban azzal a ténnyel, hogy az adott vizsgált terület szomszédságában önmaga után vetett vagy első éves kukoricatábla helyezkedett-e. A tanulmány szerzői megállapították, hogy a nagyobb méretű és közelebb helyezkedő kukoricatáblák vonzóbbak a távoli és kisebb foltokkal szemben.

Magyarországi szabadföldi vizsgálatok eredményei szerint az amerikai kukoricabogár imágók első éves kukoricatáblákba történő bevándorlása elsődlegesen a közvetlen szomszédságban lévő önmaga után vetett táblákból történik (Keszthelyi, 2005; Szalai et al., 2001b).

## **2.6. Az amerikai kukoricabogárról publikált szimulációs modellek**

Az amerikai kukoricabogárról publikált számítógépes szimulációs modellek, alapvetően három típusba sorolhatóak:

- (i) Populációdinamikai modellek, melyek a már stabilan megtelepedett populációkat vizsgálják és alapvető céljuk a tábla és/vagy térség szintű növényvédelmi döntések optimalizálása.
- (ii) Kolonizációs modellek, tehát olyan szimulációk, melyek (az európai) kolonizációs folyamatot próbálják előrejelezni, elsődleges céljuk a különböző karantén intézkedési forgatókönyvek várható hatásának értékelése és tudományos háttér információkkal a jogszabályalkotók munkájának szakmai támogatása.
- (iii) Populációgenetikai modellek, melyek elsősorban a rezisztencia menedzsment döntéstámogatási eszközei és rendszerint hipotetikus rezisztencia allélek populáción belüli gyakoriságát vizsgálják, különböző peremfeltételek esetén.

Az amerikai kukoricabogárról meglehetősen korán, 1976-ban már publikáltak populációdinamikai modellt, ROWSIM néven Mooney és Turpin (1976). Később Hein és

Tollefson (1987), majd Elliott és Hein (1991) publikáltak a kártevő populációdinamikájáról számítógépes modelleket. Ezek mindegyike az önmaga után vetett kukoricatáblák kártevő népességének előrejelzésére épült és céljuk a rutinszerűen alkalmazott talajinszekticidek használatának visszaszorítása lett volna a tábla szintű védekezési döntések optimalizálásával. A három említett modell mindegyike az imágók diszperzióját extra mortalitási faktorként építette be az algoritmusba. Az amerikai kukoricabogár kapcsán idáig csak két olyan populációdinamikai modellt publikáltak, ahol figyelembe vették a mezőgazdasági tájszerkezet mozaikosságát, változatosságát. O'Rourke és Jones (2011) modelljükben az amerikai kukoricabogár és a kukoricamoly (*Ostrinia nubilalis*) egyedszám változásait vizsgálva megállapították, hogy:

- (i) az amerikai kukoricabogár populációsűrűsége várhatóan alacsonyabb lesz diverzebb tájszerkezet esetén, ezzel szemben a kukoricamoly populációsűrűsége a tájszerkezet mozaikosságára kevésbé érzékenyen reagál,
- (ii) minél szűkebb egy kártevő tápnövény spektruma, annál érzékenyebben reagál a várható populációsűrűsége a tájszerkezet diverzifikálására,
- (iii) nem minden kártevő populációjának szabályozása lehetséges a tájszerkezet tudatos alakításával, de a mezőgazdasági tájszerkezet diverzifikálásával bizonyíthatóan alacsonyabb lesz a peszticid felhasználás.

Szalai és mtsai (2014) sejtautomata modellt alkottak az amerikai kukoricabogár imágó populációdinamikájának térség szintű előrejelzésére. Gyakorlatilag ez az egyetlen olyan modell, ahol kifejezetten az önmaga után vetett kukorica részarányának hatását elemezték. Arra keresték a választ, hogy létezik-e az önmaga után vetett kukoricának olyan javasolható felső határa, amely mellett még nem lépi át térség szinten a kártevő várható populációsűrűsége a gazdasági kárküszöbnek tartott határt (0,7-2 imágó/növény/nap). Ezzel tulajdonképpen a kukorica vetésváltási rendszerek fenntarthatóságát elemezték. Eredményeik rávilágítanak arra, hogy tartósan megtelepedett populáció esetén nincs szükség a kukorica 100 %-os vetésváltására ahhoz, hogy kárküszöb szint alatt lehessen tartani az imágó populációsűrűséget. Szalai és mtsai szerint 20-30 % között lehet önmaga után vetett kukorica a vetésváltási sémában úgy, hogy a kártevő egyedsűrűsége térség szinten és hosszútávon kezelhető marad. Megállapították továbbá, hogy a várható populációsűrűséget befolyásoló két legfontosabb tényező az önmaga után vetett kukorica részaránya, valamint az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodás ráta.

A populációgenetikai modellek csoportjába tartozó szimuláció segítségével Onstad és mtsai (2001 és 2003), megállapították, hogy ha egy rezisztenciáért felelős hipotetikus allél populáción

belüli gyakorisága eléri az 1 %-ot, akkor a rezisztencia populáción belüli gyors elterjedését már nagyon nehéz megakadályozni. Továbbá a vetésváltás rezisztencia kialakulására a monoton tájszerkezet és a vetésváltás 80 % feletti aránya erős szelekciós nyomást gyakorol.

Ma az amerikai kukoricabogár kapcsán a populációgenetikai modellek túlnyomó többsége a transzgénikus kukorica toxinjával szembeni rezisztencia kialakulását vizsgálja. Mivel egyes *Diabrotica*-rezisztens GM hibridekkel szemben rezisztens populáció már természetesen megjelent az USA-ban (Gassmann et al. 2011), így lehetőség nyílik a modelleket kvázi empirikus úton validálni.

A rezisztencia kialakulásának várható időtartamát meghatározó egyik legfontosabb tényező, hogy a rezisztenciáért felelős allél recesszív vagy domináns öröklésmenetű (Crowder és Onstad, 2005). Recesszív öröklésmenetet feltételezve Crowder és Onstad (2005) a rezisztencia kialakulásához legalább 15 évet tartottak szükségesnek. Tekintettel arra, hogy a rezisztencia ennél rövidebb idő alatt megjelent, feltételezik, hogy ennek oka, egyéb tényezők mellett, a rezisztencia allél nem recesszív öröklésmenete (Devos et al., 2013). Hatással van a rezisztencia kialakulásának gyorsaságára az is, hogy egy- vagy többkomponensű a toxin. Ha a transzgénikus kukorica hibridek két vagy több különböző toxint is termelnek (stack események vagy kimerikus proteinek, Kiss, pers comm.), akkor a rezisztencia kialakulása késleltethető. Ha azonban a két toxint termelő *Diabrotica*-rezisztens transzgénikus kukorica hibridek állományában megjelenő rezisztens imágók a puffer zónába telepített nem transzgénikus kukoricában kikelt imágókkal, vagy a csak egyetlen toxint termelő transzgénikus kukorica hibrid állományban kikelt imágókkal kopulálnak, akkor populáció szinten a rezisztencia kialakulása felgyorsul, így eltűnik - a két toxin termelése miatt egyébként várható - rezisztencia kialakulását lassító hatás (Onstad és Meinke, 2010).

A modellek harmadik csoportja a kártevő elterjedését hivatott előre jelezni. Számos modellt alkottak, melyben az amerikai kukoricabogár európai terjedését szimulálták (Baufeld és Enzian, 2001; Hemerik et al., 2004; Baufeld és Enzian, 2005; Dupin et al., 2011; Robinet et al., 2012). A legfrissebb publikált európai modellek azonban már inkább az eradikációs forgatókönyvek hatékonyságát tesztelik és a kártevő várható expanzióját ezek vonatkozásában értékelik. Carrasco és mtsai (2012) megállapítják, hogy a különböző karantén intézkedések gyakorlati megvalósulása és ezzel magának a kártevőnek az európai terjedése nagymértékben függ attól, hogy mennyire gyors a gazdálkodók tanulási folyamata és a karantén intézkedések elfogadásának készsége. A média és a pro-aktív kommunikáció nagymértékben befolyásolja



ezen programok sikerét. Az inváziós modellek egy másik csoportját jelentik azok a munkák, amelyekben az amerikai kukoricabogár kolonizációs potenciálját a globális klímaváltozás tükrében vizsgálják (Aragon et al., 2010; Aragon és Lobo, 2012). Ezen modellek lényeges üzenete, hogy a klímaváltozás eredményeképpen a kártevő elterjedési területének határa északabbra fog húzódni, mindeközben azonban a jelenlegi elterjedési területén is stabilan és hosszú távon fenn fog maradni. A kolonizációs folyamat modellezésének talán legnagyobb gyakorlati alkalmazási területe az, hogy segítenek azonosítani azokat a földrajzilag lehatárolható régiókat, ahol a kártevő inváziós betörésének valószínűsíthető gócpontjai vannak és ahova a karantén intézkedéseket koncentrálni kell.

### **2.7. Az amerikai kukoricabogár imágók jelölésére alkalmas módszerek áttekintése**

Szabadföldi körülmények között bármilyen állatfaj mozgását (diszperzióját, migrációját) tudományos alapossággal jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálattal (mark-release-recapture study) lehet tanulmányozni. Ízeltlábúak jelölésére a szakirodalom számos módszert ismertet:

- (i) *belső jelölés*: radioaktív izotópokkal, genetikai markerekkel, belső festékekkel, transzgénikus Bt-toxint termelő kukoricával (Lance és Elliott, 1990; Naranjo, 1990b; Nowatzki et al., 2003; Spencer et al., 2003),
- (ii) *külső jelölés*: zománclakkal vagy fluoreszcens festékekporokkal, stb. (Gangwere et al., 1964; Southwood, 2000; Hagler és Jackson, 2001; Spencer et al., 2003).

Ezen jelölési módszerek gyakorlati alkalmazhatóságának azonban több tényező is korlátot szabhat (Toepfer et al., 2005 és 2006a):

- drága és időigényes a kivitelezés (pl izotóppal történő jelölés és a jelölés detektálása),
- nem mindegyik módszer teszi lehetővé több csoport egymástól elkülöníthető párhuzamos jelölését (pl.: transzgénikus kukorica: van/nincs jelölés),
- esetenként az alkalmazhatóság jogszabályi akadályokba ütközik (pl.: transzgénikus kukorica),

- nem áll rendelkezésre adat arra vonatkozóan, hogy a jelölés hogyan hat a repülési viselkedésre és a mortalitásra (pl belső festékek, zománclakkok, transzgénikus kukorica),
- a jelölés rövid ideig detektálható (pl belső festékek ~5 nap, transzgénikus kukorica ~1 nap),
- imágók tömeges, gyors és olcsó jelölésére alkalmatlanok.

Jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérlet során figyelembe kell venni a várhatóan alacsony visszafogási arányt. Ízeltlábúakkal végzett jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálatokban az alacsony visszafogási arány megszokottnak mondható, különösen, ha a vizsgálat tárgyát képező állat nagy távolságokat képes repülni, vagy rendkívül apró a testmérete:

- (i) 3,88%-os visszafogási arányt jegyeztek fel makro-lepidopterákon végzett brit vizsgálatban (Dulieu et al., 2007);
- (ii) 0,72 % és 1,23 % között mozgott a visszafogási arány egy, a szúnyogfajok (*Anopheline* spp) repülési viselkedését tanulmányozó jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérletben (Tsuda et al., 2011).

Toepfer és mtsai (2005a) Dél-Magyarországon végzett izolátorhálós vizsgálatok alapján az amerikai kukoricabogár imágók festésére a külsőleg alkalmazható fluoreszcens festékeket ajánlják. A festési eljárás gyorsan kivitelezhető és egyszerre nagyszámú imágó festését teszi lehetővé. Az eljárás olcsó és a jelölés detektálása UV lámpa fényénél egyszerűen és gyorsan kivitelezhető. Több cég termékeit vizsgálva voltak olyan festékek, amik nem befolyásolták negatívan sem az imágók mortalitását, sem repülési aktivitását. A különböző színű festékek egymástól való megkülönböztetése nem minden esetben volt egyértelmű: több imágó csoport párhuzamos jelölésére a narancssárga/citromsárga vagy a rózsaszín/citromsárga kombinációkat javasolják.

### 3. Anyag és módszer\*

#### 3.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat

##### 3.1.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat – szabadföldi kísérlet módszerei

A jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérlethez az imágókat Csongrád megyében, önmaga után vetett kukoricatáblában gyűjtöttem 2003 és 2004 években. A gyűjtéshez izolátorháló-anyagból készült, tölcsérhez erősített kisebb zsákokat használtam. A gyűjtőt a kukoricabibe alá tartva, a bibe gyengéd ütögetésével az imágók a tölcséren át a zsákba csúsztak. A gyűjtés minden nap a reggeli órákban végeztem. Hőmérséklettől függően, de legkésőbb délelőtt 10 óra körül az imágók repülése olyan intenzívvé vált, hogy abba kellett hagyni a gyűjtést. A gyűjtött imágókat hűtőtáskában szállítottam a laboratóriumba (Csongrád Megyei Kormányhivatal Növény- és Talajvédelmi Igazgatóság, Hódmezővásárhely, Rárósi u. 110.). Az imágókat klimatizált helyiségben tartottam, 300x300x500mm nagyságú rovartenyésztő ketrecekben. Nappal 24-26 °C, éjszaka 22-24 °C hőmérsékletet biztosítva. Az imágók friss kukoricacsövet és vizet kaptak táplálékul. Az ivararányt ketrecenként feljegyeztem, ehhez 20-20 egyedet emeltem ki minden ketrecből, a rovarokat mikroszkóp alatt felboncoltam, így állapítottam meg az ivarukat és a minta alapján jegyeztem fel az adott csoport ivararányát. Egy ketrecben hozzávetőleg 3000 imágót tartottam.

Az imágók festése fluoreszcens porral történt (Orange T1-0Y6612, Yellow T1-CH6620 Magruder Colour, Elizabeth, NJ, USA; Pink R17/M3115 Radiant Colour, Houthalen, Belgium) (Toepfer et al., 2005a). Egy teáskanál (~5 g) festékporthoz szórtam minden ketrecbe, 3-5 órával a kibocsátás előtt. A kibocsátások minden esetben este 7 és 8 óra között történtek. Kilenc ismétlést végeztem, ismétlésenként 5500-6000 fluoreszcens por-festékkel jelölt amerikai kukoricabogár imágót bocsátottam szabadon. A befogások és kibocsátások között 5-7 nap telt el.

---

\*A fejezetben egyes szám első személyben írok, de a kísérleteket természetesen nem egyedül végeztem. A köszönetnyilvánításban név szerint felsorolom mindazok nevét, akik segítettek a munkámat.

Két kísérleti területet jelöltem ki:

- „A” kísérleti terület: 80 ha nagyságú gyepterület, melyet évente egyszer kaszáltak (június végén). A terület Csongrád megyében található. A gyep kedvezőtlen vízgazdálkodású területen feküdt, június végére kiszáradt, ez az oka annak, hogy évente csak egyszer lehetett szénát betakarítani a területről. Az „A” kísérleti területre azért esett a választás, mert jól jellemezte a táplálék- és peterakásra alkalmas hely tekintetében szűkös erőforrásokat. (A behurcolás lehetséges gócpontjai a repülőterek, ahol jellemzően kiterjedt gyepterületek vannak.) Az „A” kísérleti területen 2003-ban két kibocsátás, 2004-ben három kibocsátás történt.
- „B” kísérleti terület: az „A” kísérleti területtől ~25 km-re délre fekvő, 60 ha nagyságú lucerna (*Medicago sativa*) tábla. A lucerna egy része 4 hetente le lett kaszálva, míg a tábla körülbelül egyharmada magfogás céljából, a kísérlet ideje alatt nem volt kaszálva. A „B” kísérleti területre azért esett a választás, mert jól jellemezte az alternatív tápnövényekben gazdag, de peterakásra alkalmatlan élőhely típust. A „B” kísérleti területen 2003-ban és 2004-ben is két-két kibocsátás történt.

Mindkét kísérleti területre, a gyepterület illetve lucerna tábla közepére tájolt kibocsátási ponttól számított 300-300 méterre, két-két kukorica parcellát alakítottam ki. A parcellák egyenként 10x10 m nagyságúak voltak. Az elvetett kukorica hibrid: Borbála (Szegedi Gabonakutató Intézet által nemesített kukoricahibrid). Mind az általam telepített kukorica parcellák, mind a kibocsátási ponttól számított 2500 m sugarú körben lévő egyéb élőhely típusok (szántóföldi táblák, erdőfoltok, patak, folyó, gyepterület, tanya stb) kibocsátási ponttól számított irányait és távolságait feljegyeztem (GPS, Garmin, USA).

A jelölt imágók visszafogásához 2003-ban 416 db, 2004-ben pedig 528 db Pherocon AM<sup>®</sup> sárga ragacslap csapdát használtam (Pherocon AM, Trece Inc., USA). A csapdákat másfél méter magas fa karókra rögzítettem. A csapdák a kibocsátási pont körül, 4 koncentrikus körben (30 m, 105 m, 205 m, 305 m) lettek elhelyezve mindkét kísérleti területen (3. táblázat).

## 3. táblázat

Csapdák kibocsátási ponttól számított elhelyezésének paraméterei.

Év	Csapdakör sugara	Csapdák száma adott körön	Csapda/egy méter körkerület	Év	Csapdakör sugara	Csapdák száma adott körön	Csapda/egy méter körkerület
2003	30 m	32 db	0,17 / m	2004	30 m	48 db	0,25 / m
	105 m	63 db	0,1 / m		105 m	88 db	0,12 / m
	205 m	128 db	0,1 / m		205 m	160 db	0,12 / m
	305 m	192 db	0,1 / m		305 m	240 db	0,12 / m

Mint hogy a belső (30 m sugarú) körben mindkét évben nagyobb volt az imágók visszafogásának valószínűsége (egy méter körkerületre eső csapdák száma magasabb volt a 30m sugarú körön, mint a többi körön), a nagyobb csapda sűrűség miatt, a külső körökben lévő csapdák fogásai súlyozva lettek (Krebs, 1999). 2003-ban a súlyozáshoz használt faktor 1,7, míg 2004-ben 2,1 volt. Minden kibocsátás után háromszor ellenőriztem a csapdákat, először a kibocsátást követő 2. napon (1. ellenőrzés), majd 2-2 nap elteltével, összesen háromszor. Az amerikai kukoricabogár imágókat csipesszel eppendorf csövekbe helyeztem és laboratóriumba szállítottam további vizsgálat céljából. A fogott imágókat a laboratóriumban egy erre a célra kialakított sötétített helyiségben, UV lámpa fényénél ellenőriztem. A jelölt imágók esetében feljegyeztem, hogy mikor és melyik csapdán fogtam. A meteorológiai paramétereket (uralkodó szélirány és szélesség) egy automata mérőállomás 10 percenkénti időközökkel mérte és feljegyezte (Davis Instruments Corp., Hayward, CA, USA). A mérőállomás a Csongrád Megyei Kormányhivatal Növény- és Talajvédelmi Igazgatóság területén volt (Hódmezővásárhely, Rárósi út 110).

### 3.1.2. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat – adatok transzformációja, alkalmazott statisztikai eljárások

Az imágók visszafogási adatait kör-hisztogramok segítségével ábrázoltam. A vektor adatok statisztikai kiértékelése Batschelet (1981), Zar (1998) és Services (2004) által leírt eljárások alapján történt, melynek során a repülési irányok koncentráltóságát Rayleigh teszttel számítottam ki. Az átlag vektor hossza, magas Rayleigh Z értékkel párosulva, a repülési irány erős koncentráltóságát mutatta. Ellenkező esetben (rövid átlagvektor hossz és alacsony Rayleigh Z érték) nem volt statisztikailag szingifikáns ( $p < 0,05$ ) kitüntetett repülési irány. (Kitüntetett repülési irányról akkor beszélek, amikor az átlagvektor koncentráltósága szignifikáns.) Az egyes kibocsátások és azon belül az egyes csapda ellenőrzési időpontok repülési irányultság átlagvektorainak egymással való összehasonlítása parametrikus, többtényezős Watson–Williams

F teszttel történt (Fisher, 1993). Ennek a tesztnek előfeltétele, hogy a repülési irány átlagvektora legalább 5 adatpont alapján legyen számítva.

A statisztikai eljárásban a kibocsátások utáni harmadik csapda ellenőrzési időpontok adatait nem vettem figyelembe. A kibocsátástól számított 6. napon ugyanis már nem megalapozott az a feltételezés, miszerint a csapdával fogott, jelölt imágók közvetlenül a kibocsátási pontból repültek a csapdára. 6 nap elegendően hosszú idő ahhoz, hogy közbülső „állomások” érintésével, tehát nem közvetlenül a kibocsátási pontból érkező jelölt imágókat is találhatok a csapdában. A harmadik csapda ellenőrzési időpontok adatainak kiiktatásával, valamint figyelembe véve azt a tényt, hogy legalább 5 jelölt imágó visszafogása esetén lehetséges a fent leírt statisztikai eljárások alkalmazása, összesen 15 ismétlés felelt meg a feltételeknek.

A visszafogott jelölt imágók kitüntetett repülési iránya és az uralkodó szélirány közötti kapcsolat vizsgálatát Fisher és Lee (1983) által leírt eljárás alapján végeztem. Ez az eljárás funkcióját és statisztikai tartalmát tekintve, hasonló a Pearson korreláció-számításhoz. A korreláció szignifikancia vizsgálatát a jack-knife eljárással végeztem (Mardia és Jupp, 2000).

A visszafogott, jelölt imágók kitüntetett repülési iránya és az élőhely típusok közötti kapcsolat vizsgálatához az élőhely típusokat az alábbi módon parametrizáltam: a  $360^\circ$ -ot, tehát a lehetséges repülési irányok spektrumát 16 intervallumra osztottam (egyenként  $22,5^\circ$ ). A kibocsátási ponttól számított 300 m, 600 m, 900 m, 1200 m, 1500 m, 1700 m, 2000 m távolságokban feljegyeztem mind a 16 körcikkelyben az adott területen lévő élőhely típust. Ez kibocsátási pontonként  $16 \times 6 = 96$  adatpontot eredményezett. Az adott élőhely folt felé repülő jelölt, visszafogott imágók számát hasonlítottam össze az összes egyéb irányba repülő imágó számával (független kétmintás t próba, varianciák homogenitásának vizsgálata Levin teszttel) (Kinneer és Gray, 2000).

## **3.2. Diszperziós vizsgálat**

### **3.2.1. Diszperziós vizsgálat módszerei - a szabadföldi kísérlet beállítása**

A diszperziós vizsgálat beállításánál, magas erőforrás igénye miatt, elvettem a jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérlet lehetőségét. Azt vizsgáltam meg, milyen egyéb módon lehetne az amerikai kukoricabogár imágók szabadföldi, kukoricatáblák közötti mozgását megbízhatóan és a rendelkezésre álló erőforrások hatékony kihasználása mellett vizsgálni. Célként fogalmaztam meg, hogy számszerűsítsem egy adott populáción belül (adott táblában kikelt), a populációt

elhagyó, diszpergáló egyedek arányát. Nyilvánvaló volt, hogy amennyiben a jelölés, mint vizsgálati módszer nem járható út, akkor a diszperziós vizsgálatot csak izoláció biztosításával lehetséges kivitelezni. Másképp fogalmazva, ha sikeres az izoláció, akkor nagy valószínűséggel azonosítható, hogy egy első éves kukoricatáblában megjelenő betelepülő imágó melyik önmaga után vetett kukoricatáblából érkezhetett, pusztán azért, mert meghatározott távolságon belül nincs egyetlen más kukoricatábla sem a térségben. Ilyen, kvázi térség szintű izoláció megvalósítására a sajátos kárpát-medencei fragmentált mezőgazdasági tájszerkezet egyedülálló lehetőséget nyújt. A jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérletek munka-igényessége, valamint a kárpát-medenceitől jelentősen eltérő amerikai tájszerkezet az elsődleges oka annak, hogy az amerikai kukoricabogár gazdag szakirodalma ellenére jelenleg még nem áll rendelkezésre megfelelő adat a szabadföldi körülmények között diszpergáló egyedek arányáról.

A szabadföldi kísérlet beállításának lényege „kvázi-izolált” kukorica táblapárok keresése. Egy táblapár egy darab első éves- és egy darab önmaga után vetett kukoricatáblából állt, ahol az első éves kukoricatábla azon pontjától számítva, ahol a csapdák kihelyezésre kerültek, 3000 m sugarú körön belül az egyetlen kukoricatábla a táblapár másik eleme, tehát az önmaga után vetett kukoricatábla volt (2. ábra).



2. ábra

Táblapár, 2007, Tolna megye, Szálka, 600 m távolság az önmaga után vetett és az első éves kukoricatáblák között.

Összesen 20 táblapáron végeztem megfigyelést, két egymást követő évben, 2006-ban és 2007-ben, Csongrád és Tolna megyékben. Az imágók csapdázása csalétket vagy feromont nem tartalmazó, Pherocon AM<sup>®</sup> sárga ragacs lap-csapdával történt (Pherocon AM, Trécé Inc., USA). Minden táblába 3 csapdát kihelyeztem ki, az elsőt a tábla szegélytől 20 méterre a tábla közepe felé, a másodikat 40 méter távolságra az elsőtől, a harmadikat szintén 40 méter távolságra a másodiktól. A táblák mérete 0,5 ha és 122 ha között volt (átlag=23,7 ha, s.d.=35,6 ha). A csapdákat a kukoricacsövek magasságában rögzítettem a növényre és hetente cseréltem. A csapdák a táblák azon pontjaira lettek kihelyezve, amik egymáshoz a legközelebb estek (tehát ahol az első éves és az önmaga után vetett kukoricatáblák között a legkisebb volt a távolság). A távolságot lemértem (GPS, Garmin, USA) és feljegyeztem (4. táblázat).

#### 4. táblázat

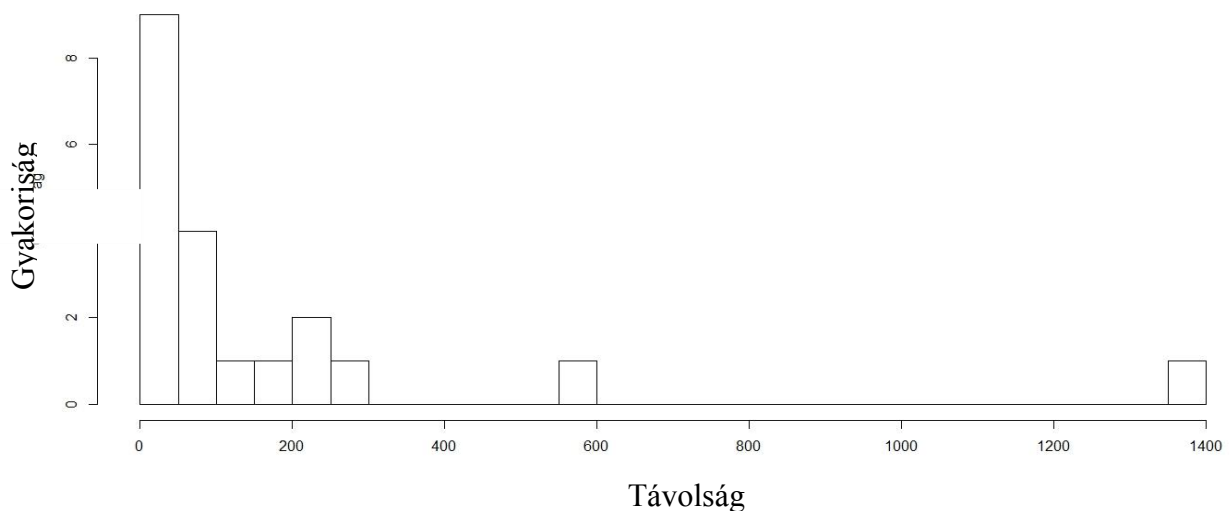
Táblapárok, az év, megye és a táblák közötti távolságok feltüntetésével. A távolságok mért értékeit kerekítve tüntettem fel; ahol 1 m szerepel távolságként, a két tábla egybe volt szántva).

Táblapár azonosítója	Év	Megye	Távolság az önmaga után vetett és első éves kukoricatáblák között
Söllei-Heidt	2006	Tolna	250 m
Csongi tó	2006	Csongrád	1 m
Fácános	2006	Csongrád	120 m
Gorzsa	2006	Csongrád	250 m
Hód-agro	2006	Csongrád	90 m
Fenyveshegytető	2006	Tolna	15 m
Kiskajdacs	2006	Tolna	40 m
Kajdmező	2006	Tolna	15 m
Gölöncsér-Rác	2006	Tolna	300 m
Szücs-Alsósziget	2006	Tolna	1 m
Gerzsei-Horváth	2006	Tolna	20 m
Hanák-Rác	2006	Tolna	200 m
Gorzsa	2007	Csongrád	100 m
Fehér	2007	Tolna	60 m
Gazdag	2007	Tolna	1 m
Mórág	2007	Tolna	1380 m
Samu	2007	Tolna	80 m
Simontanya	2007	Tolna	1 m
Szálka (2. ábrán látható)	2007	Tolna	600 m
Varga	2007	Tolna	40 m
<b>Átlag:</b>			<b>178 m (s.d. 319)</b>

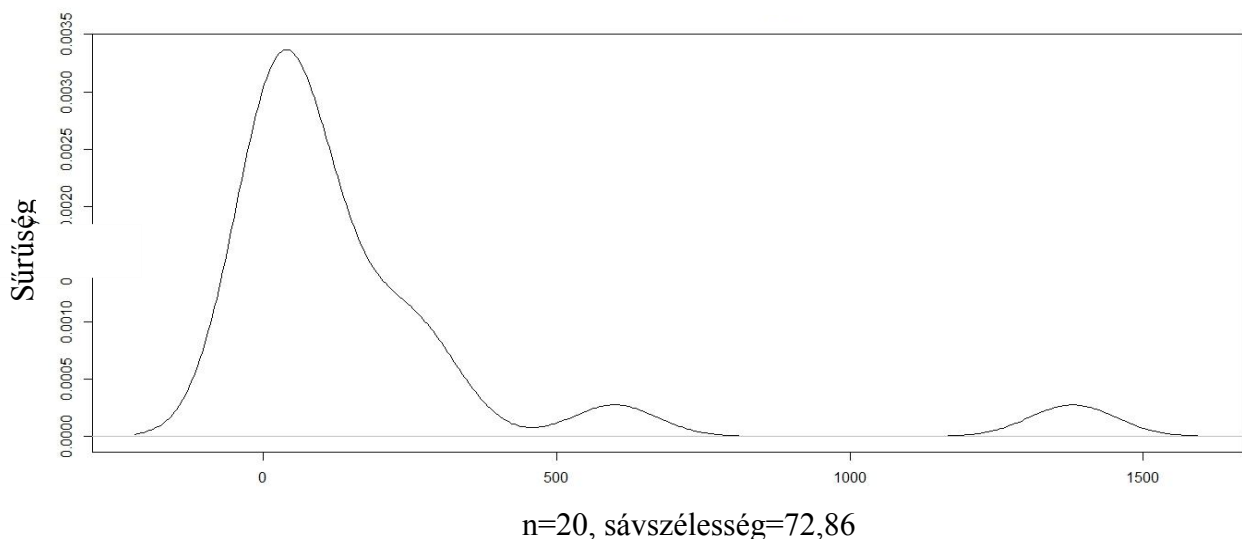


A táblák közötti távolságok 1 m (a két tábla egybe volt szántva) és 1380 m között mozogtak. A távolságok eloszlása azonban nem volt egyenletes, a kisebb távolságok gyakrabban szerepelnek. Ennek gyakorlati oka, hogy nehéz volt olyan táblapárokat találnom, ahol a „donor” (forrás, azaz önmaga után vetett kukorica) és a „fogadó” (első éves kukorica) táblák közötti nagyobb távolság és az izoláció kritériuma egyidejűleg teljesült. A nagyobb távolságokkal rendelkező táblapárok jellemzően a tolnai dombvidéki kukoricatermő területeken voltak (3. ábra, A, B).

A



B



3. ábra

Kukorica táblapárokból (n=20), az első éves- és önmaga után vetett táblák közötti távolságok eloszlása. A távolságok eloszlásának hisztogramja (A) és sűrűség függvénye (B).

A 20 táblapár összesen 40 kukoricatáblájából 38 táblán szemes kukoricát, 2 táblán vetőmag kukoricát termesztettek. Öntözés egyik táblában sem volt és a termesztés technológia megfelelt a dél-dunántúli illetve dél-alföldi régió tipikus kukoricatermesztési gyakorlatának. A 20 táblapárból négy táblapár (= 8 tábla) nagyobb mezőgazdasági gazdasági társaság tulajdonában volt (Hódagro Mezőgazdasági Zrt - Csongrád megye, Gorzsa Mezőgazdasági Zrt. - Csongrád megye, Kajdmező Kft. - Tolna megye.). A többi kukoricatábla (16 táblapár = 32 tábla) jellemzően néhány száz hektáron gazdálkodó gazdák tulajdonában és művelésében állt. A két év és 40 kukoricatábla vonatkozásában, négy esetben imágók ellen légi védekezést alkalmaztak (KARATE ZEON, lambda-cihalotrin, Syngenta). A védekezések időpontját rögzítettem és a védekezést követő hét felvételezett adatait a statisztikai értékelésből kizártam.

A csapdák cseréjének időpontjai, illetve a csapdázási időszak hossza kísérleti területenként és az évek között is változott. 2007-ben tavaszi és nyári aszály volt, a kukorica hamarabb betakarításra került, ami miatt 2007-ben rövidebb ideig tartott a csapdázási időszak a 2006-os évhez képest. Mind a 20 táblapár vonatkozásában, táblapáronként 4 hét adatainak felvételezése került be a statisztikai kiértékelésbe. Az adatok felvételezése július 1. és augusztus 19. közötti időszakban történt (táblapáronként és évjáratonként eltérő az adat felvételezések konkrét időpontja, de mindkét évben és minden helyszínen a fenti két dátum közé esett az adat felvételezés 4 hetes időszaka, az időpontokat „Julian Day” formában szerepeltettem a statisztikában). A négy hetes intervallum adatainak felhasználása mellett az alábbi érvek szóltak:

- (i) Július eleje és augusztus közepe közötti időszakban a 4 hetes felvételezési időtartam alatt az imágók egyedszáma még nem csökken le jelentősen; ezt követően a természetes mortalitás következtében, de térségenként jelentősen eltérő mértékben elkezd az imágó populációsűrűség csökkenni.
- (ii) A megfigyelések helyszínén különböző zavaró hatások léptek fel (aszály következtében a kukorica növények korai öregedése, a kukorica tervezettnél korábbi betakarítása, néhány esetben imágók elleni légi védekezés).

Hét táblapár esetében feljegyeztem a fenológiai adatokat is. Annak, hogy az összesen 20 táblapárból csak hét esetében áll rendelkezésre ez az adat, alapvetően két oka van: egyrészt az első év tapasztalatai alapján finomítottam a kísérlet beállításán, tehát 2006-ban egyáltalán nem felvételeztem még fenológiára vonatkozóan adatokat. 2007-ben pedig csak azokon a helyszíneken kerültek feljegyzésre a fenológiai adatok, ahol magam cseréltem a csapdákat. Ott,

ahol a gazdálkodók vállalták a csapdák heti rendszerességgel történő cseréjét (a cserék dátumát felírták a csapdák hátuljára), a fenológiai adat felvételezés hiányzik. A kukoricatáblák fenológiai stádiumát becsléssel állapítottam meg, hetente, a csapdák cseréje során az alábbi értékeket becsültem meg:

- (i) a pollent szóró kukoricanövények arányát a táblában,
- (ii) friss bibével rendelkező kukoricanövények arányát a táblában,
- (iii) zöld növényi levélfelület százalékos arányát a táblában.

A három becsült százalék egyszerű számtani átlaga adta egy adott kukoricatábla fenológiai stádiumának mutatószámát. Ha tehát „1” értéket kapott egy kukoricatábla, akkor a teljes táblában minden kukoricanövény a pollenszórás állapotában volt, friss bibe volt a csőkezdeményeken és a növények teljes levélfelülete zöld volt. Ezzel szemben „0” értéket kapott az a tábla, ahol már egyetlen növény sem szórt pollent, minden növényen beszáradt a bibe és a teljes levélfelület is előregedett, beszáradt. A gyakorlatban egyetlen tábla sem kapott nulla értéket, egyrészt mert az adat-felvételezés jóval azt megelőzően befejeződött, hogy a kukoricatábla elérte volna ezt a fenológiai stádiumot, másrészt a betakarítás e stádium elérése előtt általában már megtörtént. Mindkét tábla (tehát mind az első éves, mind az önmaga után vetett) fenológiai stádiumát hetente, a csapdák cseréjekor becsléssel határoztam meg. A „relatív fenológiai állapot” mutatószámot úgy képeztem, hogy az első éves kukoricatábla fenológiai mutatószámából kivontam az önmaga után vetett kukoricatábla fenológiai mutatószámát. Így tehát a „relatív fenológiai állapot” érték pozitív volt, ha az első éves kukoricatábla fenológiai stádiuma volt magasabb és negatív, ha az önmaga után vetett kukoricatábla mutatószáma volt magasabb. (A magasabb érték ebben az esetben az amerikai kukoricabogár imágók szempontjából jobb minőségű táplálékot jelenti.)

### **3.2.2. Diszperziós vizsgálat - adatok transzformációja, alkalmazott statisztikai eljárások**

A csapdákkal gyűjtött amerikai kukoricabogár imágókat vizuális jegyek alapján (csáp hosszúság és a szárnyfedők mintázata) ivarilag elkülönítettem és megszámláltam (Staetz et al., 1976; Kuhar és Youngman, 1995). A mintázási eredményeket imágó/csapda/nap mértékegységben adtam meg, mely eredmény minden esetben a táblánként és hetente kihelyezett 3 csapda egyszerű számtani átlaga volt.

Az esetek többségében a táblapárokon belül az első éves- és az önmaga után vetett kukoricatáblák mérete eltért egymástól, ezért az eredmények összevethetősége érdekében az első éves táblák elsődleges fogási eredményét korrigáltam. A további statisztikai elemzésekben a korrigált fogási eredménnyel számoltam. Ezen korrekció elvi szükségességét abban láttam, hogy

ugyanaz a populációsűrűség egy nagyobb táblában, nagyobb abszolút imágó számot takar, mint egy kisebb táblában. Másképp fogalmazva: egy adott méretű önmaga után vetett kukoricatáblából a helyben kikelt populáció egy bizonyos hányada diszpergál. Adott számú diszergáló egyed megérkezik egy adott távolságra lévő első éves táblába és benépesíti azt. Hatékony izolációt feltételezve, tehát kvázi zárt rendszerben, ahol másik kukoricatáblából nem érkezik egyed a vizsgálat tárgyát képező első éves táblába, ugyanaz az abszolút mennyiségű imágó nem mindegy, hogy mekkora első éves táblát népesít be. Ha az első éves tábla jóval kisebb, mint a „donor” (önmaga után vetett) kukoricatábla, akkor az eredmények alapján számított diszperziós ráta, korrekció nélkül, várhatóan túlbecsült lesz. Ezzel szemben, ha a „fogadó” (első éves) tábla jóval nagyobb, mint a „donor” (önmaga után vetett) tábla, akkor az eredmények alapján számított diszperziós ráta, korrekció nélkül, várhatóan alulbecsült lesz. Természetesen vannak vitatható pontjai a kísérlet beállításnak és ehhez kapcsolódóan a nyers adatok transzformációjának, úgy, mint:

- (i) *Izoláció hatékonyságának kérdése.* Nyilvánvalóan nem lehet teljesen kizárni annak a lehetőségét, hogy az izolációs zónán kívül eső kukoricatáblából is érkeztek imágók az adott első éves kukoricatáblába. Az amerikai kukoricabogár imágók kitűnően repülnek, valamint viharok idején, passzív módon is nagy távolságokra képesek eljutni. Ennek ellenére, a táblák közötti rövid távú mozgások révén, az első éves táblákat elsősorban a közeli, önmaga után vetett táblákból kivándorolt imágók népesítik be (Beckler et al., 2004; Keszthelyi, 2005; Szalai et al., 2001b). Ebből adódóan feltételeztem, hogy a 3 km-es izolációs távolság elegendő ahhoz, hogy megbízható eredményeket kapjak egy adott populáción belül diszpergáló egyedek arányáról. Az izolációs zónán kívülről érkező imágók arányát elhanyagolhatónak tekintettem.
- (ii) *Nem minden diszpergáló egyed érkezik meg az első éves kukoricatáblába.* Az amerikai kukoricabogár imágók a kukorica, mint fő tápnövény mellett alternatív tápnövényeken is folytatnak érési táplálkozást (termesztett haszonnövényeink közül a virágzó napraforgón (*Helianthus annuus*) és lucernán (*Medicago sativa*)) (Moeser és Vidal, 2001; Hatvani és Horváth, 2002). Az elsődleges tápnövény azonban a kukorica (Elliott et al., 1990). Ellentétben a rokon faj, *Diabrotica virgifera zea*-vel, amely számára a kukorica elvirágzása és a bibe beszáradása után az elsődleges táplálékforrást az alternatív tápnövények jelentik, addig az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera*) inkább a kukorica vegetatív részeit hámozgatja (Naranjo, 1991). Feltételeztem, tehát, hogy a diszpergáló egyedek idővel eljutnak a

vizsgálat tárgyát képező első éves kukoricatáblába, amire a vizsgálat 4 hetes időtartama elég széles időablakot hagyott.

- (iii) *A fogási eredmények korrekciója valóban szükséges-e?* A Pherocon AM<sup>®</sup> sárga ragacs lap csapdával való populációmintázás relatív mintavételezési technika és kérdéses, hogy egy adott táblában jelen lévő imágó populációt abszolút számban mennyire tükröz hitelesen. Ebből adódóan felmerülhet a kérdés, hogy valóban szükséges-e az elsődleges fogási adatok korrekciója. Meglátásom szerint a válasz igen, ugyanis ha egy relatív mintavételezési technika nem alkalmaz semmilyen csalogató eljárást, akkor alkalmas arra, hogy abszolút populációbecslésre használják, és terület egységre átszámítsák a fogási eredményeket. A Pherocon AM<sup>®</sup> sárga ragacs lap csapdára a fenti állítás igaz, amennyiben a csapda nem tartalmaz sem csalétket, sem feromont és a sárga szín imágókra gyakorolt vonzó hatása a szakirodalom szerint legfeljebb egy méteren belül vonzhatja az imágókat (Toepfer et al. 2006a). Ebből adódóan fennáll a korábban ismertetett probléma, jelesül, korrekció nélkül az elsődleges fogási adatokból számított diszperziós ráta vagy alul-, vagy túlbecsült lesz, amennyiben a „donor” (önmaga után vetett) és „fogadó” (első éves) táblák mérete nem egyezik.

Az első éves kukoricatáblák elsődleges fogási adatait az alábbi módon korrigáltam:

*(fogási adat [imágó/csapda/nap]) / korrekciós faktor, ahol:*

korrekciós faktor=önmaga után vetett kukoricatábla mérete [ha]/első éves kukoricatábla mérete [ha]

A táblapár korrigált fogási eredményeiből származtattam a „*diszperziós ráta*” elnevezésű függő változót az alábbi módon: az önmaga után vetett- és az első éves kukoricatáblák együttes fogási eredményét tekintetem a populáció 100 %-ának, abból a feltételezésből kiindulva, hogy az összes egyed ugyanabban az önmaga után vetett kukoricatáblában kelt ki. A teljes populációból (tehát az önmaga után vetett- és az első éves kukoricatáblák együttes fogási eredményéből) fejeztem ki az első éves táblában fogott imágók (azaz a diszpergáló egyedek) százalékos arányát.

Az ivararányt [hím/nőstény] dimenzióban fejeztem ki minden olyan esetben, amikor mindkét ivarból volt fogási eredmény adott táblapáron belül mind az önmaga után vetett-, mind az első éves kukoricatáblában.

Az alábbi statisztikai eljárásokat alkalmaztam: Pearson korreláció analízis null hipotézis szignifikancia vizsgálatával, egy- és többtényezős lineáris regresszió analízis konfidencia intervallumok számításával, Levene teszt a varianciák homogenitásának vizsgálatára, Tukey teszt csoportátlagok páronkénti összehasonlítására, kétmintás független t próba két csoport átlagának összehasonlítására. A statisztikai elemzéseket R nyelvi környezetben végeztem (R Development Core Team, 2011).

### 3.3. Populációdinamikai modell módszere

Munkám során klasszikus-dinamikus (Czárán, 2006) populációdinamikai modellt alkottam: az amerikai kukoricabogár imágók egyedszám változását szimuláltam önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblában.

A modell alkotása során az alábbi feltételezésekkel éltem:

- (i) az amerikai kukoricabogár imágók csak kukoricatábla talajába helyezik petéiket,
- (ii) amerikai kukoricabogár imágók csak önmaga után vetett kukorica talajából jönnek elő, azaz a lárvák csak kukorica gyökérzetén képesek fejlődésüket sikeresen befejezni,
- (iii) a kukoricatáblák között mozgó imágók predációjával nem számol a modell, abból a feltételezésből kiindulva, hogy invazív fajok esetében a természetes ellenségek populációszabályozó szerepe elhanyagolható; ez megfigyelés az amerikai kukoricabogár európai populációira bizonyított (Toepfer és Kuhlmann, 2004; Toepfer et al., 2009),
- (iv) a diszpergáló imágók azonos valószínűséggel érkehetnek meg önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblába,
- (v) a kukoricatáblák között mozgó imágóknak nincs (kukorica) hibrid preferenciájuk.

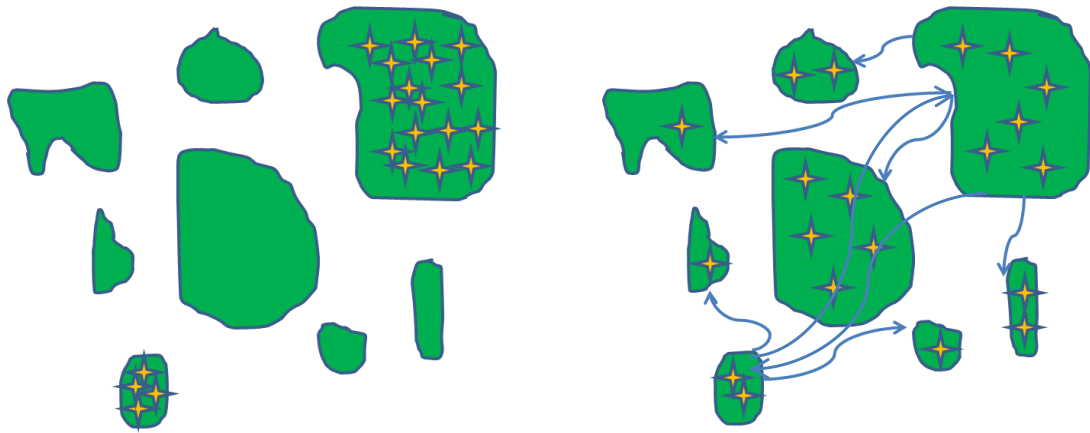
A modell szerkezeti felépítését tekintve egyetlen évet szimulál, tehát egyetlen generáció életciklusát követi és ezen egyetlen generáció életciklusának szimulációját ismétli nagy számban (Monte Carlo eljárás). Pokorádi és Molnár (2010) definíciója szerint a Monte Carlo szimuláció olyan numerikus eljárás, mellyel „véletlen számok gyors és hatékony generálásával válaszolhatók meg a feltett kérdések”. A Monte Carlo szimuláció egy valószínűségi mintavételezési (becslési) eljárás, ahol a nagyszámú kvázi random módon generált érték statisztikai elemzése révén fogalmazhatók meg következtetések. A mezőgazdasági kutatás számára ez abból a szempontból hasznos, hogy a modell bemeneti paramétereinek különböző kombinációi révén nagyszámú évjárat-hatást szimulálhatunk.

A modell paramétereit úgy programoztam, hogy a szakirodalmi adatok alapján lehetséges határok között, de véletlenszerűen legyenek sorsolva az egyes szimulációs lépések során. A modell futtatási eredményeit a leíró statisztika eszköztárával elemeztem (átlag, percentilisek). A modell lényege a térség szintű szemléletben rejlik. Az amerikai kukoricabogár imágók ugyanis (definícióból adódóan) csak önmaga után vetett kukoricatáblából tudnak előjönni és innen fognak nem fertőzött első éves kukoricatáblákat benépesíteni. Ez a folyamat a populáció térség szintű „hígulását” fogja eredményezni (4. ábra). A kérdés az, hogy ez a - kártevő természetes viselkedéséből adódó - jelenség (ami akarunktól függetlenül minden olyan helyzetben bekövetkezik, amikor egy térségen belül van önmaga után vetett fertőzött és első éves nem fertőzött kukoricatábla), irányítható-e? Lehetséges-e az önmaga után vetett és első éves kukoricatábla térség szintű mozaikosságának manipulálásával a kártevő populációját tudatosan befolyásolni?

**Diszperzió előtti állapot:** összesen 20 csillag jelképezi a kikelt imágókat, ez a 20 csillag két visszavetett kukoricatáblában koncentrálódik.



**Diszperzió utáni állapot:** változatlanul 20 csillag jelképezi a kikelt imágókat, de a populáció most 8 kukoricatáblán oszlik el.



4. ábra

Diszperzió előtti és utáni állapot sematikus ábrája, azaz a populációhígulás folyamata. Mindkét állapotban az imágók mennyiségét jelképező csillagok száma azonos, csak a populáció térség szintű aggregációja változik.

Populációdinamikai modellem kimeneti paraméterei: diszperziót követően az átlagos populációsűrűség önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblában (5. ábra).



5. ábra

A populációdinamikai modell szerkezeti felépítésének egyszerűsített sémája.

A populációdinamikai modell négy fő szerkezeti elemből áll:

- (i) **Előző nemzedék átlagos populációsűrűsége:** egyfajta „nulladik” lépés. Definiálnom kell azt, hogy mekkora volt a vizsgálat tárgyát képező generációt megelőző generációban a populációsűrűség, hiszen ebből tudom majd kiszámítani, hogy várhatóan mekkora imágó tömeg kel ki a vizsgálat tárgyát képező generációban.

*Modell paraméter: sorsolás normál eloszlással, átlag=4,5 imágó/csapda/nap, szórás=0,5 minimum: 1 imágó/csapda/nap, maximum: 10 imágó/csapda/nap. Kiindulási alapnak tekintetem Szalai és mtsainak modelljét (2014), ahol a nulladik generáció populációsűrűségének átlagát a gazdasági kárküszöbnek tartott szint alattinak definiálták. Ez a Pherocon AM sárga ragacs lap csapdák esetében, öntözés nélküli termesztéstechnológiánál 5 imágó/csapda/nap (Boriani, 2006).*

- (ii) **Populációsűrűség diszperzió előtt:** az (i) pontban definiált „előző nemzedék átlagos populációsűrűsége” értéket kell megszorozni a szaporodási rátával. Ez a szorzat adja meg a vizsgálat tárgyát képező generáció populációsűrűségét, tehát azt, hogy az önmaga után vetett kukoricatáblákban mekkora imágó tömeg kel ki.



*Modell paraméter: szaporodási ráta - sorsolás normál eloszlással, átlag=3,85; szórás=1,94; minimum=0,69; maximum=13,08. Szakirodalmi forrás: Szalai és mtsainak (2011a) az amerikai kukoricabogár szaporodási rátáját vizsgáló tanulmánya. A „populációsűrűség diszperzió előtt” paraméter a szaporodási ráta és az „előző nemzedék átlagos populációsűrűsége” paraméterek szorzata.*

- (iii) **Diszperzió:** a (ii) pontban kiszámított populációsűrűség a diszperzió kiindulási alapja. Ez az az imágó tömeg, amelynek egy része el fogja hagyni a kikelése helyét és vándorolni fog a kukoricatáblák között. A diszperziós vizsgálat eredményei lesznek beépítve a modellnek ebbe a szerkezeti elemébe.

*Modell paraméter: a szabadföldi vizsgálat eredményei kerülnek beépítésre.*

- (iv) **Populációsűrűség diszperzió után:** ez a modell célparamétere. Két változó tartozik ide: az önmaga után vetett- és az első éves kukoricatáblák populációsűrűsége diszperziót követően. Ez a populációsűrűség jelzi azt az imágó tömeget, amely petét fog rakni a kukoricatáblák talajába, tehát ez a populációsűrűség lesz a következő évi generációnak a kiindulási pontja. Természetesen lesznek olyan kukoricatáblák, ahol visszavetik majd a kukoricát (itt elő fognak jönni következő évben az imágók) és lesznek olyan kukoricatáblák, ahol vetésváltást alkalmaznak (itt nem fognak előjönni imágók, mivel a tavasszal kikelt lárvák nem találnak kukoricagyökeret és ennek hiányában elpusztulnak).

*Modell paraméter:*

*önmaga után vetett kukoricatábla populációsűrűsége:*

*(kikelt imágók mennyisége)-(diszpergáló imágók mennyisége)+(diszpergáló imágók mennyisége\*önmaga után vetett kukoricába érkezés valószínűsége)*

*első éves kukoricatábla populációsűrűsége:*

*(diszpergáló imágók mennyisége \*első éves kukoricába érkezés valószínűsége)*

A modell szerkezeti felépítésének legfontosabb eleme a vetésváltás arányának változtatása. A populációsűrűség térség szintű hígulását ugyanis elsősorban az befolyásolja, hogy mennyi az adott térségen belül az önmaga után vetett kukorica aránya, azaz mekkora az a rezervoár terület, ahonnan imágók jöhetnek elő (Szalai et al. 2014). Az amerikai kukoricabogár elleni térség szemléletű védekezés szempontjából kulcskérdés, hogy az önmaga után vetett kukorica

arányának változtatásával a diszperzió mekkora hányadot képes „pufferelni” ebből az imágó tömegeből? Ez a populációhígulásból adódó „puffer hatás” hogyan változik az első éves- versus önmaga után vetett kukorica egymáshoz viszonyított arányának változtatásával? Mekkora az a vetésváltási arány, másképpen fogalmazva az önmaga után vetett kukoricának az a hányada, amely mellett a diszperzió után beállt populációsűrűség még a gazdasági kárküszöbnek tartott szint alatt van? Szalai és mtsai (2014) ezt a szintet 20 és 30 % közöttinek találták. Munkám során a kérdés az, hogy a táblák közötti diszperziós egyenletek pontosítása változtatja-e és ha igen milyen mértékben ezt az arányt?

A fentiekben megfogalmazottaknak megfelelően a teljes populációdinamikai modellt adott vetésváltási arányok mellett futtattam. Az önmaga után vetett kukorica részarányát 1 %-ról indítottam, majd százalékpontos lépésközzel emeltem 99 %-ig. A modell futtatása során egy adott sorsolással nyert értékekkel („előző nemzedék átlagos populációsűrűsége”, „szaporodási ráta”) 100-szor lefut az algoritmus egymás után. Az egyes futtatások között egyetlen különbség az önmaga után vetett kukorica részaránya (1 %-ról indulunk és haladunk 99 %-ig). Egy ilyen „százás” kör megfutása jelent egyetlen ciklust. Ezt a ciklus ismételttem a kívánt számban.

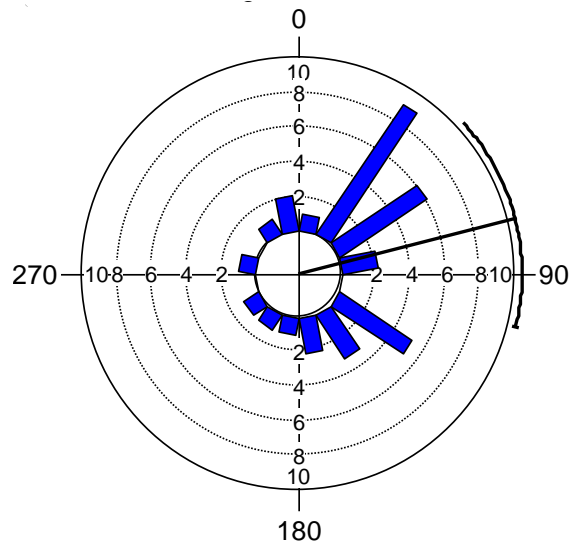
### 3. Eredmények

#### 4.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat eredményei

(A bemutatásra kerülő eredményekről megjelent publikáció: Toepfer, S., Levay, N., Kiss, J. (2006) *Adult movements of newly introduced alien Diabrotica virgifera virgifera (Coleoptera: Chrysomelidae) from non-host habitats. Bulletin of Entomological Research, 96:327–335*)

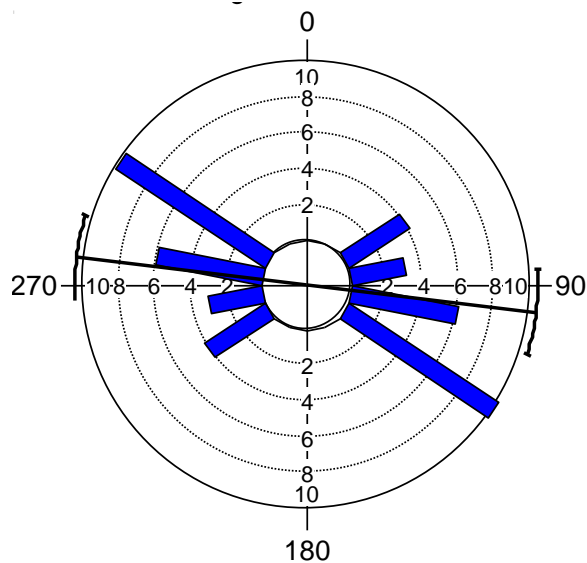
A jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat két évében, kilenc ismétlés vonatkozásában, összesen 289 jelölt imágót csapdáztam. A szükséges súlyozások elvégzése után a visszafogott imágók korrigált száma 398 volt. Ez 0,9 %-os visszafogási arányt jelent. A kibocsátott imágók ivararánya 63 % hím, 37 % nőstény volt (s.d.=16 %; n=9), míg a visszafogott, jelölt imágók esetében 41 % hím és 59 % nőstény (s.d.=39 %; n=9).

Az összesen 15 statisztikai értékelésbe vont ismétlésből 5 esetben (38 %) az imágóknak egy kitüntetett repülési iránya volt, 3 esetben (20 %) két kitüntetett repülési irányt figyeltem meg, 7 esetben (46 %) pedig nem volt szignifikáns átlagvektor, azaz nem volt kitüntetett repülési irány. Ha az egyes kibocsátásokhoz tartozó csapda ellenőrzések adatait összevontam, akkor a kilenc kibocsátásból 5 esetben egy kitüntetett repülési irányt találtam, 3 esetben két kitüntetett repülési irányt és csak egyetlen kibocsátásnál nem volt kitüntetett repülési irány (6, 7 és 8. ábrák). Ha az egyes ismétléseket kísérleti területenként és évenként összevontam, akkor a gyepterületen („A” terület) végzett kibocsátás mindkét évben egyetlen kitüntetett repülési irányt mutatott, de a két év átlagvektorainak iránya szignifikánsan különbözött egymástól. Ezzel szemben a lucernában végzett kibocsátásoknál („B” terület) 2003-ban két kitüntetett repülési irányt jegyeztem fel, míg 2004-ben nem volt szignifikáns átlagvektor (5. táblázat). A hím és nőstény imágók repülési irányultságának vizsgálata során nyolc esetből háromszor volt kitüntetett repülési irány hímek esetében, míg ugyanez az adat nőstényeknél négy esetből három. (A két ivart abban az esetben tudtam statisztikailag összehasonlítani, ha adott ismétlésben mindkét ivarból volt legalább 5 visszafogott jelölt egyed.) A hímek és nőstények kitüntetett repülési iránnyal rendelkező illetve nem rendelkező ismétléseit összevetve nem találtam szignifikáns különbséget a két nem adatai között ( $P > 0,5$ , Watson-Williams F teszt).



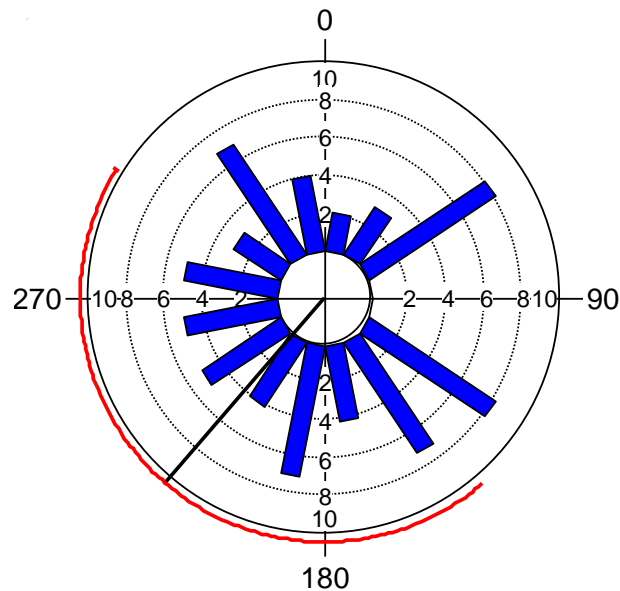
6. ábra

Egy kitüntetett repülési irányt mutató ismétlés. „A” kísérleti terület (gyepterület), 2004 (átlagvektor  $76^\circ$ ; s.d.= $72^\circ$ ;  $p=0,0005$ ; Rayleigh teszt). A legnagyobb sugarú kör mellett futó, az átlagvektorral érintkező, vastag vonaltípussal kiemelt görbe szakasz az átlagvektor szórását ábrázolja.



7. ábra

Két kitüntetett repülési irányt mutató ismétlés. „B” kísérleti terület (lucerna), 2003 (átlagvektorok  $133^\circ$ ; s.d.= $30^\circ$  és  $313^\circ$ ; s.d.= $30^\circ$ ;  $p=0,005$ ; Rayleigh teszt). A legnagyobb sugarú kör mellett futó, az átlagvektorral érintkező, vastag vonaltípussal kiemelt görbe szakaszok az átlagvektorok szórását ábrázolják.



8. ábra

A repülési irányok eloszlása egyenletes, nincs kitüntetett repülési irány. „A” kísérleti terület (gyepterület), 2003 (átlagvektor  $220^\circ$ ; s.d.= $119^\circ$ ;  $p=0,38$ ; Rayleigh teszt). A legnagyobb sugarú kör mellett futó, az átlagvektorral érintkező, piros színnel kiemelt görbe szakasz az átlagvektor szórását ábrázolja.

5. táblázat

Kilenc kibocsátás repülési irányainak összefoglaló táblázata („A” és „B” kísérleti területek, 2003 és 2004, Csongrád megye, „n”: visszafogott jelölt imágók száma). Magas Z érték és 1-hez közeli r érték az átlagvektor erős koncentrátságát mutatja.

Kibocsátás	Kísérleti terület	Év	n	Repülési irányultság	Átlagvektor $\mu$ ( $^\circ$ )	s.d.	Koncentrátság (r)	p	Z	Dif f.
1	A	2003	72	nincs	220	119	0,12	0,38	0,9	-
2	A	2003	13	egy	216	50	0,68	0,001	6,1	d
3	B	2003	15	kettő	133; 313	30	0,58	0,005	4,9	a
4	B	2003	23	kettő	97; 277	26	0,66	0,0001	10	b
5	A	2004	35	egy	76	72	0,45	0,0005	7,2	e
6	A	2004	31	kettő	60; 240	110	0,34	0,027	3,6	c
7	A	2004	94	egy	357	102	0,20	0,02	3,9	f
8	B	2004	47	egy	87	86	0,33	0,006	5,0	g
9	B	2004	44	egy	240	86	0,33	0,009	4,7	h

Diff.: átlagvektorok közötti szignifikáns eltérés

A vizsgálat két éve alatt az átlagos szélesség 0,54 m/s (s.d.=0,36 m/s), a jellemző szélirány pedig északnyugati irányú (303°; s.d.=44°) volt. 2003-ban az átlagos szélesség 0,73 m/s (s.d.=0,4 m/s), 2004-ben 0,41 m/s (s.d.=0,2 m/s) volt. A 15 ismétlésből 10 esetben (67 %) az imágók kitüntetett repülési iránya és az uralkodó szélirány közötti korreláció szignifikáns volt. *(A kilenc kibocsátás két csapda ellenőrzési időpontja összesen tizennyolc ismétlést tett lehetővé, de ebből három ismétlést ki kellett zárni a statisztikai értékelésből, így maradt tizenöt.)* Ugyanakkor a kitüntetett repülési irány koncentráltága (tehát az átlagvektor hossza) és a szélirány koncentráltága között nem volt szignifikáns összefüggés (Pearson korreláció,  $p > 0,05$ ). Hasonlóképpen az imágók repülési irányának koncentráltága és a szélesség között sem volt szignifikáns korreláció (Pearson korreláció,  $p > 0,05$ ).

A vizsgálat két éve alatt a jelölt, visszafogott imágók nem repültek nagyobb arányban a telepített 10x10 m nagyságú kukoricaparcellák irányába, mint a többi élőhely folt felé. Ez akkor sem változott, ha ivar szerint, majd kísérleti területek szerint elkülönítve vizsgáltam az adatokat. Hasonlóképpen nem volt szignifikáns összefüggés a kitüntetett repülési irány és a 300 m, 600 m, 900 m, 1200 m távolságra lévő kukoricatáblák vonatkozásában. 1500 m távolság esetén azonban a kitüntetett repülési irány és a kukoricatáblák elhelyezkedése között szignifikáns összefüggést találtam ( $t=2,4$ ;  $df=138$ ;  $p=0,015$ ). Ivar szerint szétválasztva az adatokat, az összefüggés hímek esetében szignifikáns volt ( $t=2,1$ ;  $df=138$ ;  $p=0,032$ ), nőstények esetében azonban nem ( $t=0,7$ ;  $df=138$ ;  $p=0,5$ ). Nagyobb távolságoknál (1700 m, 2000 m) nem volt kimutatható szignifikáns összefüggés az imágók kitüntetett repülési iránya és a kukoricatáblák helyezkedése között. Kísérleti területek szerint külön választva az adatokat, az 1500 m távolságban lévő kukoricatáblák vonzó hatása az „A” (gyep) kísérleti területen a kísérlet teljes időtartama alatt, mindkét évben kimutatható volt. Ezzel szemben a „B” kísérleti területen (lucerna) a kukoricatáblák vonzó hatását befolyásolta a tény, hogy virágzó lucerna volt a kibocsátási ponttól számított 600 m távolságon belül. A jelölt, kibocsátott imágók szignifikánsan előnyben részesítették a lucernatáblának azt a részét, ami magfogási céllal nem volt kaszálva a lucerna és virágzott (300 m távolság;  $t=3,3$ ;  $df=62$ ;  $p=0,02$ ). Az adatokat ivar szerint szétbontva, hímek esetében az összefüggés szignifikáns ( $t=3,6$ ;  $df=62$ ;  $p=0,02$ ), nőstények esetében azonban nem ( $t=0,8$ ;  $df=46$ ;  $p=0,41$ ). A virágzó lucerna imágókra gyakorolt vonzó hatása mindkét évben kimutatható volt. Napraforgó esetében nem tudtam szignifikáns vonzó hatást kimutatni egyik vizsgált távolságtartományban sem. A napraforgó esetleges vonzó hatását akkor sem tudtam bizonyítani, ha ivar szerint szétbontva vizsgáltam az adatokat, valamint ha az eredeti adatsor leszűkítettem és csak a napraforgó virágzási intervallumáig (július végéig 2003-ban és augusztus elejéig 2004-ben) vettem figyelembe az adatokat. A kisebb facsoportok, erdősávok helyezkedése

és az imágók kitüntetett repülési iránya között szignifikáns összefüggést találtam 900 m, 1200 m (csak hímek esetében) és 1500 m távolságtartományokban (900 m:  $t=2,3$ ;  $df=142$ ;  $p=0,02$ ; 1200 m (hímek):  $t=2,0$ ;  $df=97$ ;  $p=0,048$ ; 1500 m:  $t=2,1$ ;  $df=142$ ;  $p=0,036$ ).

Az összes ismétlést tekintetében a kibocsátott jelölt imágók 0,03 %-a (s.d.=0,03) érkezett meg a telepített 10x10 m nagyságú kukorica parcellákba, ami az összes visszafogott imágó 2,8 %-át jelentette. Az „A” kísérleti területen (gyep) a kukorica parcellába érkezés valószínűsége valamelyest magasabb volt (3,8 %; s.d.=3,8 %), míg a „B” kísérleti területen (lucerna) alacsonyabb (1,5 %; s.d.=1,9).

#### **4.2. Diszperziós vizsgálat eredményei**

A vizsgált 20 táblapár mindegyikében, mind az önmaga után vetett-, mind az első éves kukoricatáblákban csapdáztam imágókat a vizsgálat négy hetes időtartama alatt, azaz mind a húsz első éves kukoricatáblába történt betelepülés. A diszperziós ráta átlaga  $38,7 \pm 29,4$  volt (20 táblapár adata négy hetes vizsgálati időtartam alatt,  $n=80$ ). Ez a szám jelzi, hogy adott populáció mekkora hányada hagyja el a kikelés helyszínét jelentő önmaga után vetett kukoricatáblát és érkezik meg (esetemben a kísérlet beállításából adódóan, mivel más kukoricatábla nem volt a közelben), első éves kukoricatáblába. A megfigyelt diszperziós ráták tág határok között mozogtak, a legalacsonyabb érték 0,4 %, míg a legmagasabb 93,3 % volt (7. táblázat). A diszperziós ráta átlaga 2007-ben szignifikánsan magasabb volt ( $49,6 \pm 28,9$ ), mint 2006-ban ( $31,3 \pm 27,6$ ) (független kétmintás t próba,  $p<0,05$ ).

A változók normáleloszlásának vizsgálata Kolmogorov-Smirnov teszttel történt (6. táblázat).

Az átlagos populációsűrűség a két év és 20 táblapár vonatkozásában (azaz mind az önmaga után vetett-, mind az első éves kukoricatáblák adatait tekintve)  $7,0 \pm 9,4$  imágó/csapda/nap volt. A populációsűrűség vonatkozásában nem volt szignifikáns a különbség a két év között (2006= $6,3 \pm 8,5$ ; 2007= $8,0 \pm 10,5$ ; független kétmintás t próba,  $p=0,43$ ). Az önmaga után vetett kukoricatáblákban az átlagos populációsűrűség legalacsonyabb értéke 0,1 imágó/csapda/nap, a legmagasabb pedig 15,1 imágó/csapda/nap volt. Az első éves kukoricatáblákban ugyenezen szélsőértékek 0,1 és 11,4 imágó/csapda/nap voltak. Mérsékelt pozitív korrelációt találtam a diszperziós ráta és a teljes populációsűrűség között ( $r=0,43$ ;  $p<0,05$ ), de a vizsgált egyéb változók közül egyetlen további paraméter sem korrelált szignifikánsan a diszperziós rátával (7. táblázat).

## 6. táblázat

Változók normalitás vizsgálata Kolmogorov-Smirnov teszttel. Az adatfelvételezés Csongrád és Tolna megyékben, 2006-2007 években történt.

	Összevont adatok		Alacsony populációsűrűség (<8 imágó/csapda/nap)		Magas populációsűrűség (>8 imágó/csapda/nap)	
	D	p	D	p	D	p
Diszperziós ráta	0,12	<0,05	0,13	0,02	0,14	0,29
Teljes populáció sűrűség	0,24	<0,05	0,10	0,10	0,27	<0,05
Kukoricatáblák közötti távolság	0,28	<0,05	0,29	<0,05	0,23	<0,05
Naptári napok száma (JD)	0,07	0,53	0,09	0,29	0,09	0,92
Önmaga után vetett kukorica fenológiai állapota	0,16	0,05	0,21	0,03	0,22	0,25
Első éves kukorica fenológiai állapota	0,20	<0,05	0,24	<0,05	0,19	0,45
Relatív fenológiai állapot	0,15	0,12	0,18	0,13	0,21	0,33

## 7. táblázat

Pearson korrelációanalízis (r), szignifikancia vizsgálat (p) és Spearman rho értékekkel. Független változó: diszperziós ráta [%], 2006-2007 években, Csongrád és Tolna megyékben végzett megfigyelés alapján.

Változók	Diszperziós ráta		
	rho	r	df
<b>Összevont adatok (n=80)</b>			
Teljes populációsűrűség [imágó/csapda/nap]	<b>0,17</b>	<b>+0,43(p&lt;0.05)</b>	78
Kukoricatáblák közötti távolság	0,06	-0,09(p=0.24)	78
Naptári napok száma (JD)	0,08	+0,09(p=0.41)	78
Önmaga után vetett kukoricatábla fenológiai állapota	-0,12	-0,09(p=0.64)	26
Első éves kukoricatábla fenológiai állapota	0,01	-0,08(p=0.69)	26
Relatív fenológiai állapot	0,37	+0,30(p=0.12)	26



## 8. táblázat

Amerikai kukoricabogár imágók diszperziós rátája és populációsűrűsége, a vizsgálat két évének (2006, 2007) eredményei alapján.

év	Összevont adatok +						Alacsony populációsűrűség (<8 [imágó/csapda/nap])						Magas populációsűrűség (>8 [imágó/csapda/nap])							
	Diszperziós ráta [%]			Átlagos pop.sűrűség [imágó/csapda/nap] ◇			Diszperziós ráta [%]			Átlagos pop. sűrűség [imágó/csapda/nap] ◇			Diszperziós ráta [%]			Átlagos pop. sűrűség [imágó/csapda/nap] ◇				
	min	max	átlag	medián	n	vv	eé	teljes	átlag	medián	n	vv	eé	teljes	átlag	medián	n	vv	eé	teljes
2006	0,4	92,4	31,3± 27,6 *	22,7	48	3,3± 3,1	3,0± 7,2	6,3± 8,5 †	28,7± 25,5 *	21,9	37	2,1± 1,7	0,9± 1,1	3,0±2,2 †	40,0± 33,7 *	41,6	11	7,4± 3,3	10,1± 12,9	17,6±12,1 †
2007	5,1	93,3	49,6± 28,9 *	47,7	32	2,9± 3,1	5,2± 9,8	8,0± 10,5 †	45,5± 28,1 *	43,2	23	1,7± 1,7	1,1± 1,1	2,8±2,1 †	60,2± 29,9 *	47,9	9	5,8± 3,9	15,5± 14,2	21,3±11,9 †
SUM	0,4	93,3	38,7± 29,4 *	32,8	80	3,1± 3,1	3,9± 8,3	7,0± 9,4 †	35,2± 27,5 *	28,0	60	1,9± 1,7	1,0± 1,1	2,9±2,1 †	49,1± 32,9 *	47,7	20	6,7± 3,6	12,5± 13,4	19,2±11,8 †

+Négy hetes időtartam és húsz táblapár összevont adatai (n=4\*20=80)

\*Tukey teszt, diszperziós ráta (2006, 2007, SUM, minden kombináció esetében):

ÖSSZEVONT-ALACSONY POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p=0,90, p=0,86, p=0,76;

ÖSSZEVONT-MAGAS POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p=0,62, p=0,60, p=0,33;

MAGAS POPULÁCIÓSŰRŰSÉG-ALACSONY POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p=0,46, p=0,40, p=0,16

†Tukey teszt, átlagos populációsűrűség (2006, 2007, SUM, minden kombináció esetében):

ÖSSZEVONT-ALACSONY POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p=0,10, p=0,08, p<0,05;

ÖSSZEVONT-MAGAS POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p<0,05, p<0,05, p<0,05;

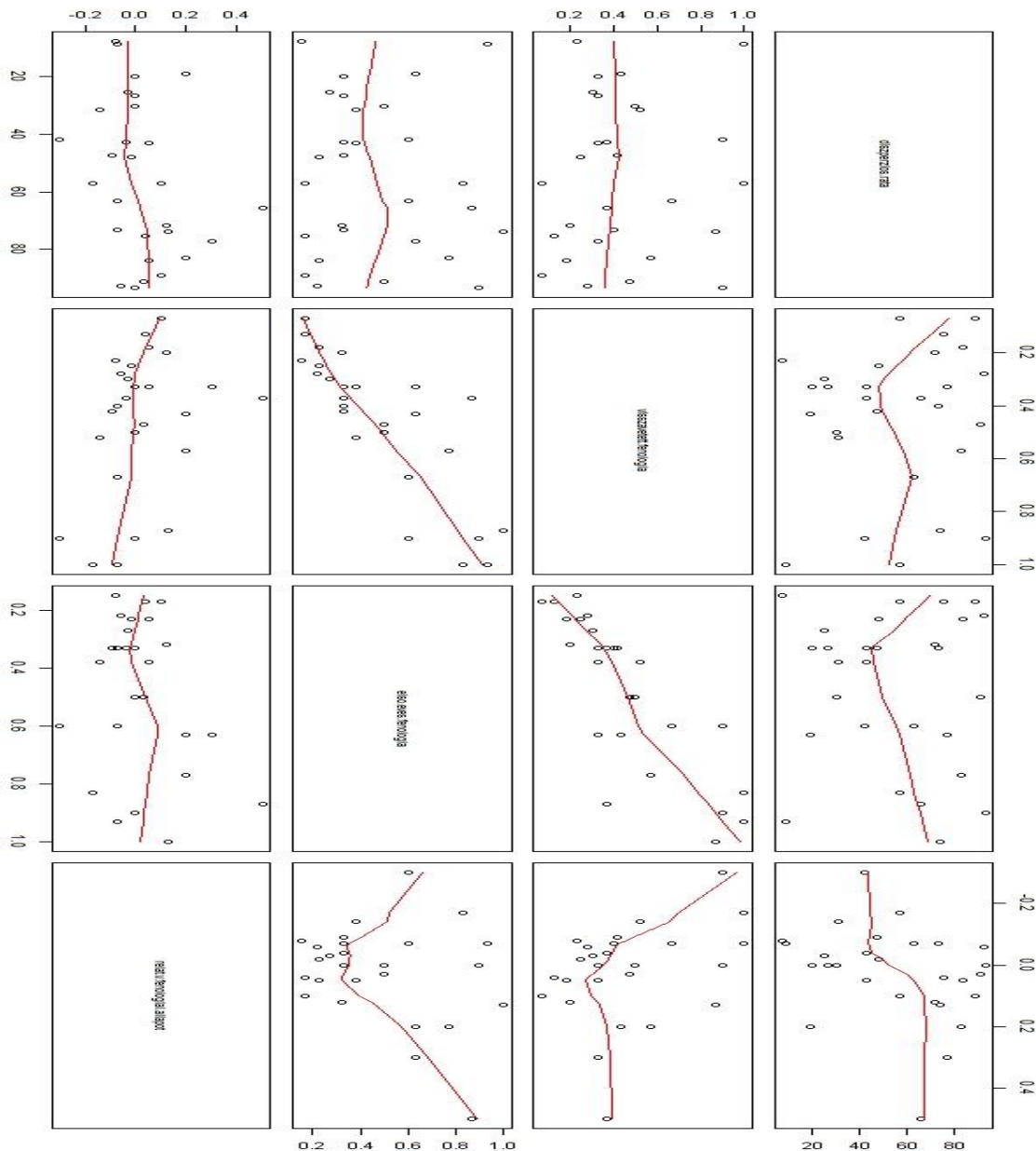
MAGAS POPULÁCIÓSŰRŰSÉG-ALACSONY POPULÁCIÓSŰRŰSÉG p<0,05, p<0,05, p<0,05

◇vv=önmaga után vetett kukoricatábla, eé=első éves kukoricatábla, teljes=önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblák fogása együtt, Pherocon AM sárga ragacs lap csapda.

A diszperziós ráta lehetséges magyarázó változói mátrixba foglalva láthatók az 9. és 10. ábrákon. (A továbbiakban a független változókra, mint „magyarázó változókra” hivatkozom, de természetesen sem a korreláció analízis, sem a későbbiekben bemutatásra kerülő regresszió analízis nem igazol ok-okozati összefüggést abban az esetben sem, ha egyébként szignifikáns összefüggés van adott magyarázó változó és a függő változó, esetünkben a diszperziós ráta között.)



9. ábra Adatpontok (n=80) a változók páronkénti csoportosításával ábrázolva, a pontokra illesztett nem parametrikus regressziós görbével. A fenológiai adatok csak 7 táblapár esetében állnak rendelkezésre, így azok ebben a felosztásban nem szerepelnek. (Az ábrát nagyobb méretben a nyomtatott anyaghoz csatolom.)

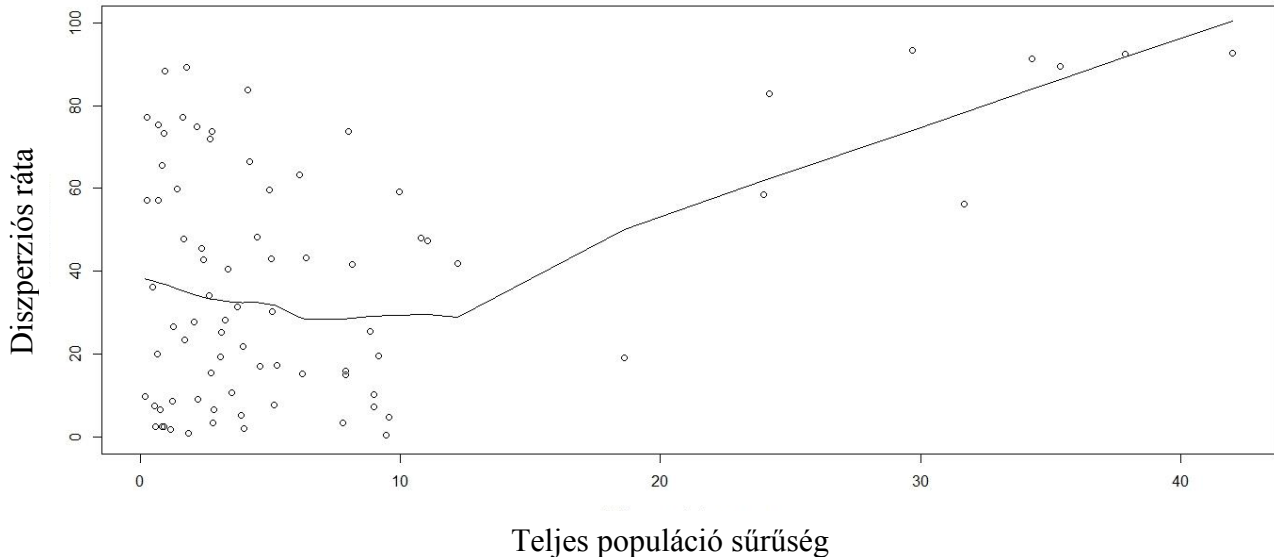


10. ábra

Adatpontok ( $n=28$ ) a fenológiai változók páronkénti csoportosításával ábrázolva, nem parametrikus regressziós görbével. A fenológiai adatok csak 7 táblapár esetében állnak rendelkezésre. (Az ábrát nagyobb méretben a nyomtatott anyaghoz csatolom.)

A változók páronkénti csoportosításával végzett adatábrázolásban természetesen vannak olyan kombinációk, amelyeknek nincs biológiai jelentés tartalma, illetve olyan is előfordul, ahol az összefüggés evidencia. Ez a fajta adatábrázolás azonban kiváló lehetőséget nyújt arra, hogy a potenciálisan biológiai jelentéstartalommal bíró eseteket áttekintsem. A fenti két ábra tanulmányozásával arra következtettem, hogy a diszperziós ráta és a teljes populációsűrűség

közötti összefüggést (bekarikázva a 9. ábrán) érdemes „közelebbről” megnézni, mivel az illesztett simító görbe egy szakaszon pozitív meredekségű, lineáris jellegű kapcsolatra utal (11. ábra).



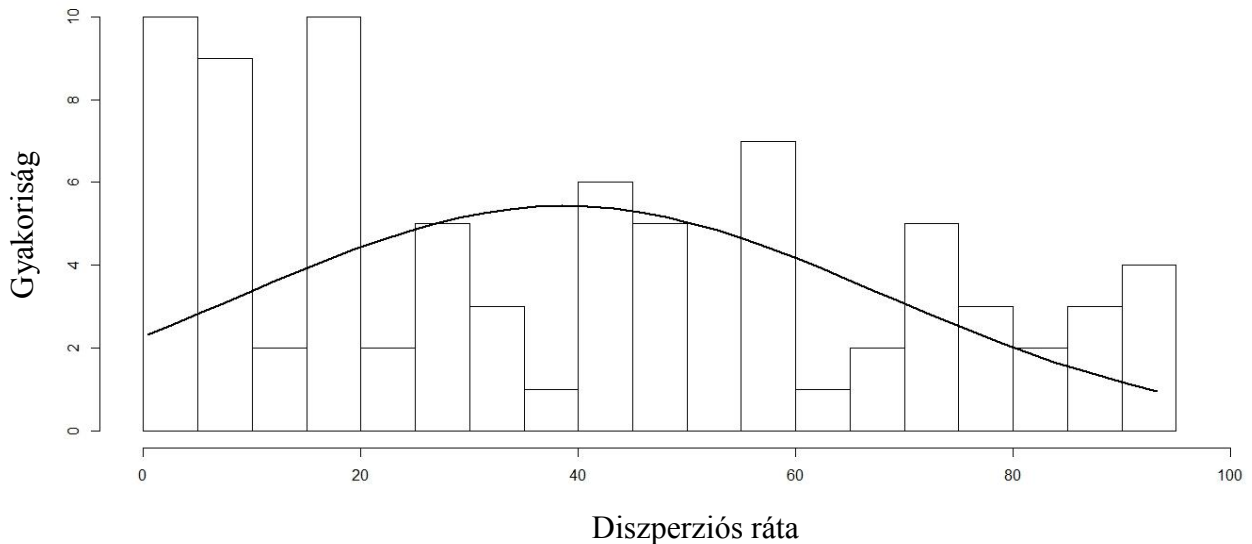
11. ábra

Diszperziós ráta a teljes populációsűrűség függvényében. Az adatpontokra nem parametrikus regressziós görbe (lowess=locally weighted scatterplot smoothing) lett illesztve.

Az 11. ábrán látható nem parametrikus regressziós, ún. „simító” görbe alapján érzékelhető, hogy az adatpontok két jól elkülönülő csoportba rendeződtek. Alacsony ( $\sim < 8$  imágó/csapda/nap) populációsűrűségnél a megfigyelt diszperziós ráták látszólag rendezetlenül fluktuálnak, a diszperziós rátát a teljes populációsűrűség függvényében ábrázolva semmilyen matematikailag leírható kapcsolat nem rajzolódik ki. Ezzel szemben magas populációsűrűségnél ( $\sim > 8$  imágó/csapda/nap) lineáris kapcsolat feltételezhető a diszperziós ráta és a teljes populációsűrűség között. Ebből a megfigyelésből kiindulva az összevont adathalmazt ( $n=80$ ) két csoportra bontottam, az alacsony populációsűrűség ( $< 8$  imágó/csapda/nap) csoportra ( $n=60$ ) és magas populációsűrűség ( $> 8$  imágó/csapda/nap) csoportra ( $n=20$ ).

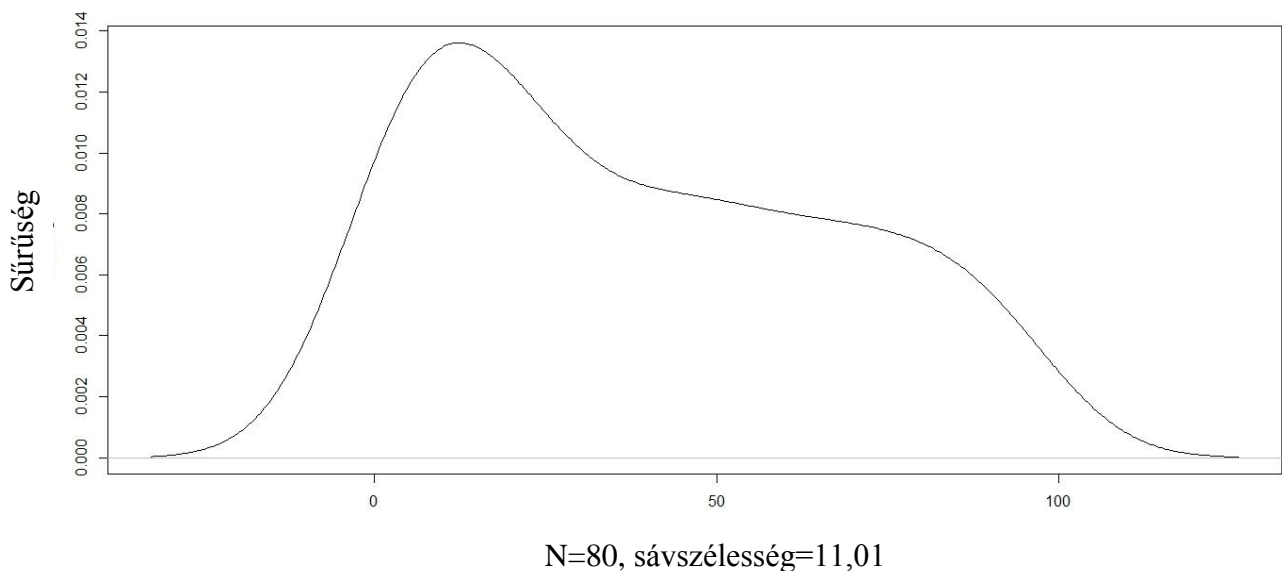
Az alacsony populációsűrűséghez ( $< 8$  imágó/csapda/nap) tartozó diszperziós ráták átlaga az összevont adatok átlagánál valamelyest alacsonyabb volt ( $35,2 \% \pm 27,5$ ). Ezzel szemben a magas populációsűrűséghez ( $> 8$  imágó/csapda/nap) tartozó diszperziós ráták átlaga az összevont adatok átlagánál magasabbnak bizonyult ( $49,1 \% \pm 32,9$ ). A három csoport átlaga közötti különbség azonban nem volt szignifikáns (8. táblázat, 48. oldal). *(Ha az adatok normalitásának feltétele nem teljesül többféle megoldás létezik a csoportátlagok összehasonlítására, pl: adatok logaritmikus skálára váltása, Mann-Whitney teszt, Tukey teszt. Értekezésemben a Tukey teszt*

használata mellett döntöttem: 8. táblázat, 48. oldal). Az adatpontoknak ez a „kettőssége” tükröződik abban is, hogy a diszperziós ráták (összevont adatok,  $n=80$ ) nem követnek normál eloszlást (12. és 13. ábrák).



12. ábra

Diszperziós ráták hisztogramja, az adatokra illesztett normál eloszlás görbével (átlag, szórás, min. és max. értékek alapján).



13. ábra

Diszperziós ráta eloszlásának becsült sűrűségfüggvénye (kernel density estimation,  $b.w.=11,01$ ;  $n=80$ ).

Az adatok két csoportra bontása után (alacsony versus magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráták), ismételten elvégeztem a korreláció analízist (9. táblázat). Az alacsony populációsűrűség csoportban egyetlen vizsgált tényezővel sem korrelál szignifikánsan a diszperziós ráta. Ezzel szemben a magas populációsűrűség csoportban erős pozitív, szignifikáns kapcsolat ( $r=0,84$ ;  $p<0,05$ ;  $df=18$ ) mutatkozott.

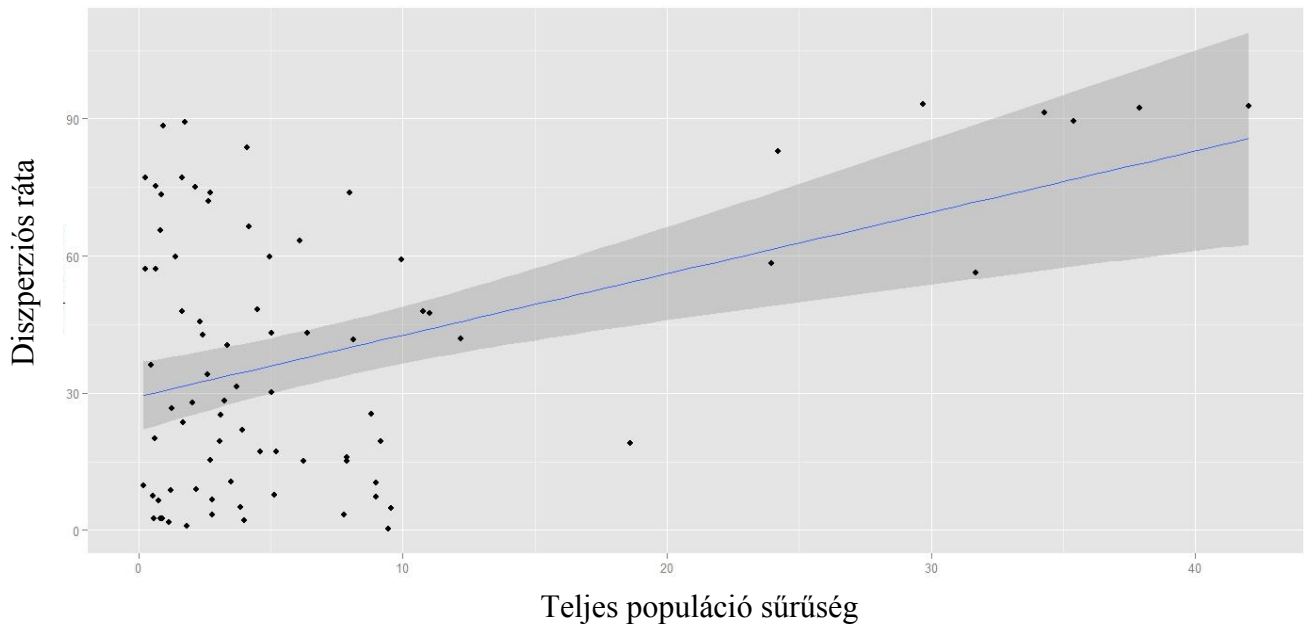
#### 9. táblázat

Pearson korrelációanalízis ( $r$ ), szignifikancia vizsgálattal ( $p$ ) és Spearman rho értékekkel, az adatok két csoportra bontása után (alacsony populációsűrűség:  $<8$  imágó/csapda/nap; magas populációsűrűség:  $>8$  imágó/csapda/nap). A diszperziós vizsgálat Csongrád és Tolna megyékben, 2006-2007-ben történt.

	Diszperziós ráta		
	rho	r	df
<b>Alacsony populációsűrűség (&lt;8 [imágó/csapda/nap])</b>			
Teljes populációsűrűség [imágó/csapda/nap]	-0,04	-0,09 (p=0.51)	58
Kukoricatáblák közötti távolság	0,25	+0,25 (p=0.05)	58
Naptári napok száma (Julian Days)	0,07	+0,11 (p=0.40)	58
Önmaga után vetett kukoricatábla fenológiai státusza	-0,33	-0,27 (p=0.27)	17
Első éves kukoricatábla fenológiai státusza	-0,84	-0,02 (p=0.91)	17
Relatív fenológiai állapot	0,58	+0,44 (p=0.06)	17
<b>Magas populációsűrűség (&gt;8 [imágó/csapda/nap])</b>		r	df
Teljes populációsűrűség [imágó/csapda/nap]	<b>0,80</b>	<b>+0,84 (p&lt;0.05)</b>	18
Kukoricatáblák közötti távolság	-0,37	-0,31 (p=0.18)	18
Naptári napok száma (Julian Days)	0,07	0,00 (p=0.99)	18
Önmaga után vetett kukoricatábla fenológiai státusza	0,15	+0,22 (p=0.56)	7
Első éves kukoricatábla fenológiai státusza	0,07	+0,28 (p=0.48)	7
Relatív fenológiai állapot	0,09	+0,08 (p=0.84)	7

A statisztikai elemzés következő lépéseként regresszió analízist végeztem, előbb egytényezős lineáris, majd többtényezős lineáris regressziót mind a három adathalmazon: *összevont adatok*, *alacsony populációsűrűség* és *magas populációsűrűség*.

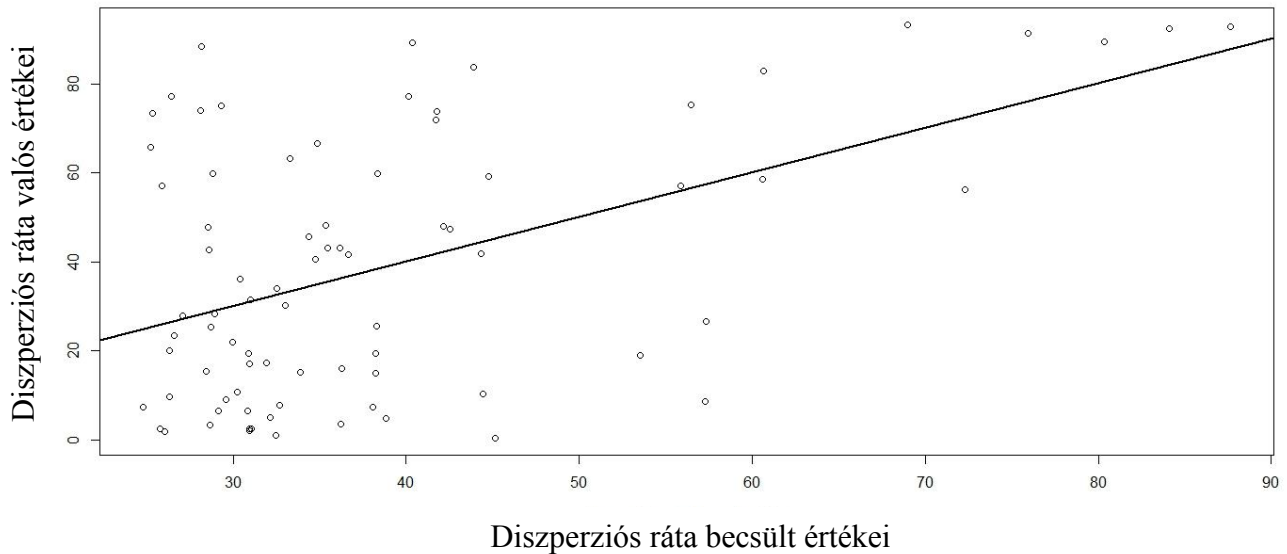
Az összevont adatokra illesztett egytényezős regressziós modell (független változó: teljes populáció sűrűség (X), függő változó: diszperziós ráta (Y)) szignifikáns illeszkedést mutatott. A modell a diszperziós ráta varianciájának 18 %-át magyarázta (14. ábra).



14. ábra

Összevont adatokra illesztett egytényezős regressziós modell, a sötétén satírozott terület a konfidencia intervallumot jelzi. Független változó: teljes populációsűrűség (X), függő változó: diszperziós ráta (Y). Modell egyenlete:  $Y=29,25+1,34X$ .  $R^2=0,1835$ ;  $p<0,05$ ;  $df=78$ .  $conf_{95}$ : 0,70-1,98 (regressziós koefficiens); 21,81-36,69 (konstans).

Az összevont adatokra illesztett kéttényezős regressziós modell (független változók: teljes populációsűrűség ( $X_1$ ) és kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ), függő változó: diszperziós ráta (Y)) a diszperziós ráta varianciájának 24 %-át magyarázta. A modell illeszkedése szignifikáns és varianciaanalízissel a kéttényezős modell jobb illeszkedését igazoltam ( $F=0,02$ ) (15. ábra).



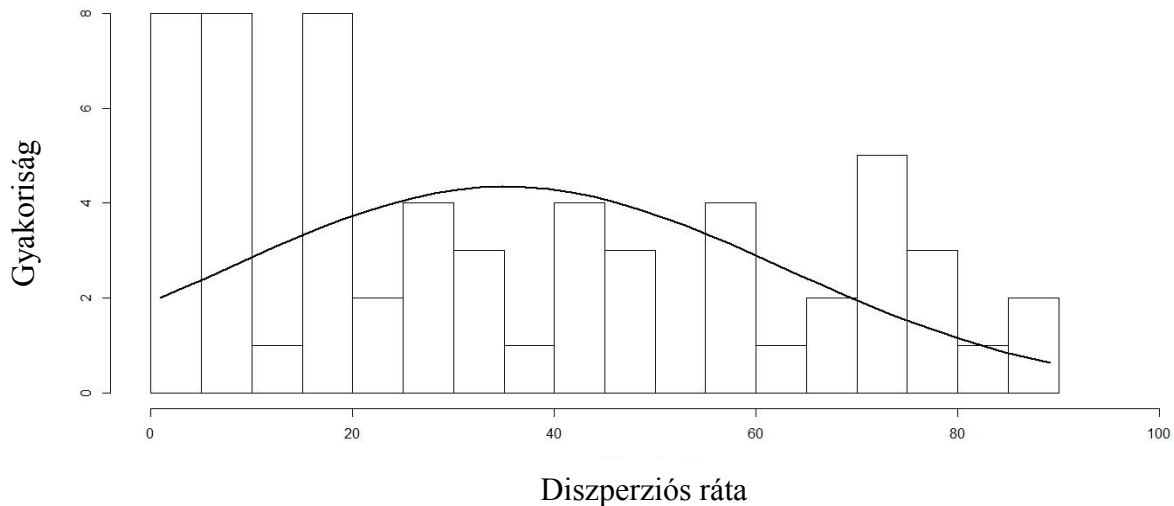
15. ábra

Összevont adatokra illesztett kéttényezős regressziós modell, a tengelyeken a ténylegesen megfigyelt diszperziós ráta (Y), a modell által becsült diszperziós ráta függvényében (X) van ábrázolva. Független változók: teljes populációsűrűség ( $X_1$ ), kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ), függő változó: diszperziós ráta (Y). Modell egyenlete:  $Y=23,98+1,51X_1+0,02X_2$ .  $R^2=0,2394$ ;  $p<0,05$ ;  $df=77$ .

Az összevont adatokra illesztett további lineáris regressziós modellek közül egyik sem bizonyult szignifikánsnak, azaz a többi lehetséges magyarázó változó (fenológiai mutatók, JD) közül sem egytényezős lineáris regressziós modellben, sem egymással kombinációban, többtényezős lineáris regressziós modellbe építve nem kaptam olyan eredményt, ami szignifikáns illeszkedést mutatott volna.

Az alacsony populációsűrűség csoportba tartozó diszperziós rátákat lineáris regressziós modellbe foglalva azt tapasztaltam, hogy sem a lehetséges magyarázó változókat egyesével egytényezős lineáris modellbe építve, sem egymással kombinációban, többtényezős regressziós modellben nem eredményeztek szignifikáns illeszkedést. Nem sikerült tehát egyetlen olyan lineáris regressziós modellt sem találni, ami az alacsony populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráta fluktuálását képes lenne statisztikai értelemben megbízhatóan (=szignifikáns illeszkedés) becsülni. Az alacsony populációsűrűség csoport diszperziós rátájának histogramja a 16. ábrán látható.

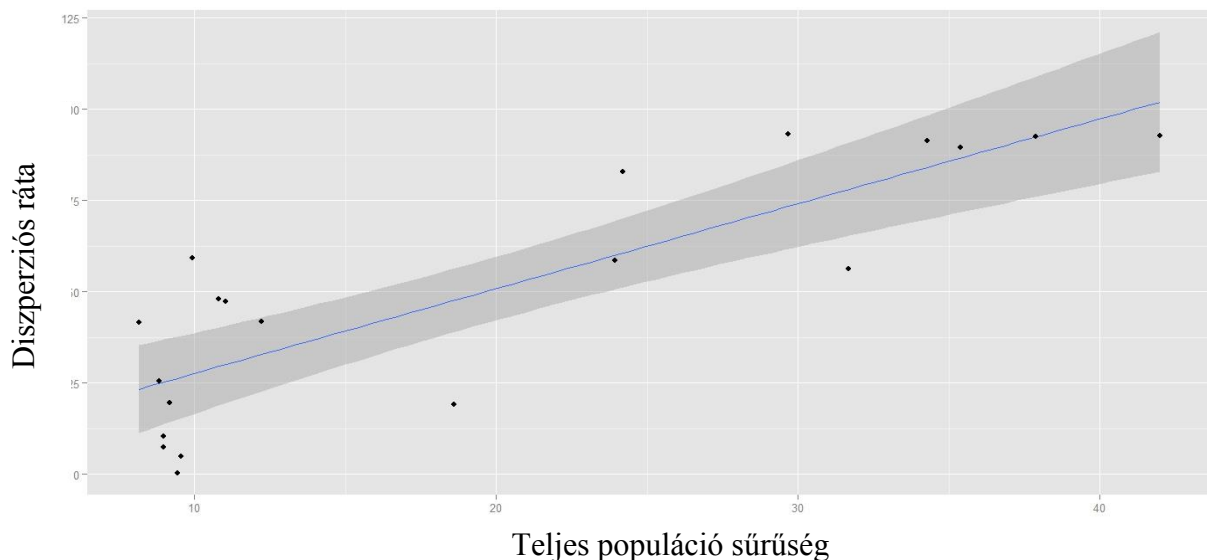




16. ábra

Alacsony populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráták hisztogramja, az adatokra illesztett normál eloszlás görbével (átlag, szórás, min. és max. értékek alapján).

A magas populációsűrűség csoportba tartozó diszperziós rátákat egytényezős lineáris regressziós modellben a teljes populációsűrűség magyarázó változó önmagában megbízhatóan becsülni tudja, a modell a diszperziós ráta varianciájának 70 %-át magyarázza (17. ábra).



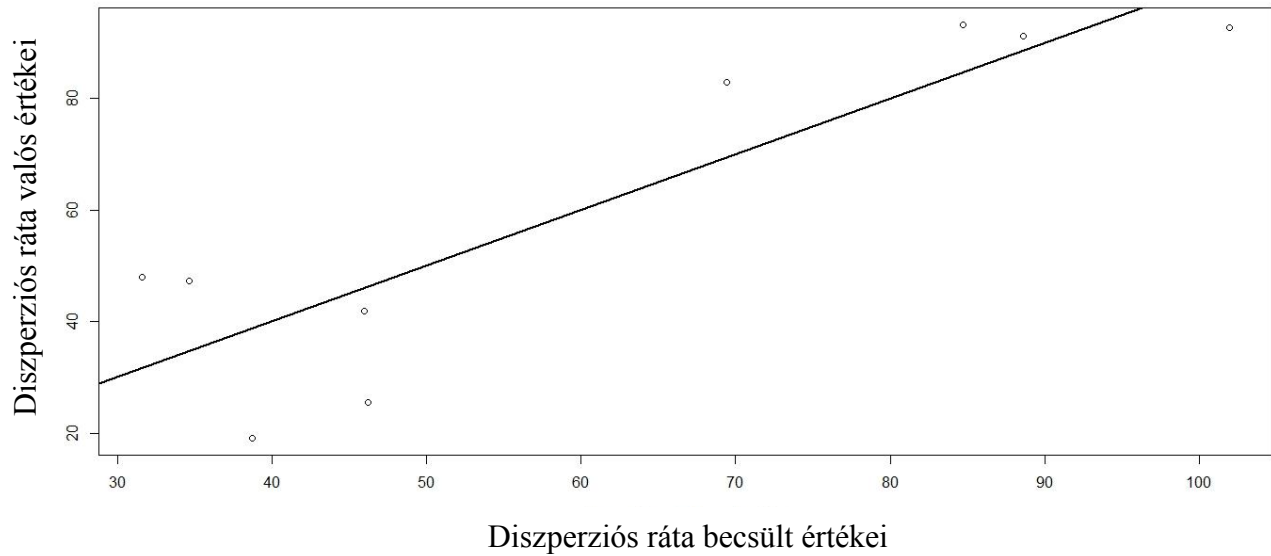
17. ábra

Magas populációsűrűség csoport (>8 imágó/csapda/nap) adataira illesztett egytényezős lineáris regressziós modell, a sötétén satírozott rész a konfidencia intervallumot jelzi. Független változó: teljes populációsűrűség (X), függő változó: diszperziós ráta (Y). Modell egyenlete:  $Y=4,38+2,32X$ ;  $R^2=0,7019$ ;  $p<0,05$ ;  $df=18$ ;  $conf_{95}$ : 1,57-3,07 (regressziós koefficiens); -12,45-21,21 (konstans).

A magas populációsűrűség csoport adataira illesztett kéttényezős lineáris regressziós modell, melyben a két független változó a teljes populációsűrűség ( $X_1$ ) és a kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ), nem eredményezett jelentős növekedést az  $R^2$  értékben az előbb ismertetett egytényezős modellhez képest mindössze 2 tizedpontos emelkedést, 70,2-ről 70,4-re. A modell illeszkedése nem volt szignifikáns és a varianciaanalízis sem támasztotta alá a kéttényezős modell jobb illeszkedését ( $F=0,71$ ). A kukoricatáblák közötti távolság bevonása, mint lehetséges magyarázó változó tehát nem javította a regressziós modellt a magas populációsűrűség csoportban.

Megvizsgáltam a fenológiai mutatók, mint lehetséges magyarázó változók bevonását a regressziós modellbe, azonban fel kell hívni a figyelmet arra, hogy az ismétlések száma alacsony volt. Emlékeztetőül: 7 táblapár esetében állt rendelkezésre fenológiai adat, ami a négy hetes vizsgálati időtartam alatt  $n=7*4=28$  adatpontot eredményezett, ezekből mindössze 9 adatpont tartozott a magas populációsűrűség csoportba. A továbbiakban ismertetésre kerülő regressziós modell ennek a 9 ismétlésnek az adataira épült. Ez a teljes ( $n=80$ ) adathalmaznak mindössze 11,25 %-a.

Az adatok ezen szűkített halmazára illesztett egytényezős- és többtényezős lineáris regressziós modellek közül számos kombináció szignifikánsnak bizonyult (10. táblázat), a legmagasabb  $R^2$  értéket (78 %) az a változat eredményezte, amiben a diszperziós rátát három tényező segítségével becsültem: teljes populációsűrűség ( $X_1$ ), kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ) és relatív fenológiai állapot ( $X_3$ ) (18. ábra).



18. ábra

Magas populációsűrűség csoport adataira illesztett háromtényezős regressziós modell, a tengelyeken a ténylegesen megfigyelt diszperziós ráta (Y), a modell által becsült diszperziós ráta függvényében (X) van ábrázolva. Független változók: teljes populációsűrűség ( $X_1$ ), kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ), relatív fenológiai állapot ( $X_3$ ), függő változó: diszperziós ráta (Y). Modell egyenlete:  $Y=51,21+1,14X_1-0,41X_2-45,37X_3$ ;  $R^2=0,7756$ ;  $p<0,05$ ;  $df=5$ .

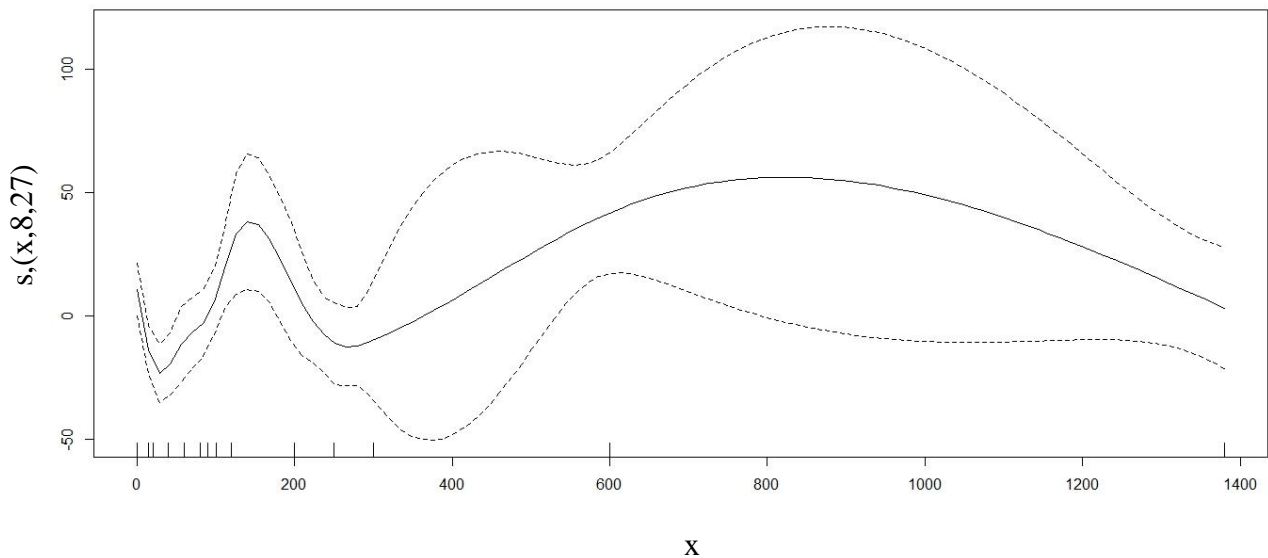
## 10. táblázat

Lineáris regressziós modellek összefoglaló táblázata, a szignifikáns illeszkedésű modellek dőlt betűvel kiemelve. Mindegyik modell a magas populációsűrűség csoport azon adatpontjaira lett illesztve, ahol rendelkezésre állt a fenológiai mutató (9 ismétlés).

Független változók	Függő változó diszperziós ráta	
	$R^2$	p
<b>Egytényezős lineáris regressziós modellek</b>		
<i>Teljes populációsűrűség</i> modell egyenlete: $y=15,4+2,1x$	70,0 %	<0,01
Önmaga után vetett kukoricatábla fenológiai állapota modell egyenlete: $y=46,5+27,3x$	5,1 %	0,56
Első éves kukoricatábla fenológiai állapota modell egyenlete: $y=43,6+33,6x$	7,8 %	0,47
Relatív fenológiai állapot modell egyenlete: $y=60,3+15,3x$	0,6 %	0,84
<i>Kukoricatáblák közötti távolság</i> modell egyenlete: $y=84,5-0,64x$	64,5 %	0,01
<b>Többtényezős lineáris regressziós modellek</b>	$R^2$	p
<i>Teljes populációsűrűség (<math>X_1</math>)</i> <i>Kukoricatáblák közötti távolság (<math>X_2</math>)</i> modell egyenlete: $y=41,2+1,38x_1-0,27x_2$	73,46 %	0,02
<i>Teljes populációsűrűség (<math>X_1</math>)</i> <i>Relatív fenológiai állapot (<math>X_2</math>)</i> modell egyenlete: $y=14,0+2,2x_1-21,5x_2$	71,1 %	0,02
<i>Kukoricatáblák közötti távolság (<math>X_1</math>)</i> <i>Relatív fenológiai állapot (<math>X_2</math>)</i> modell egyenlete: $y=87,7-0,73x_1-58,6x_2$	71,9 %	0,02
<i>Teljes populációsűrűség (<math>X_1</math>)</i> <i>Kukoricatáblák közötti távolság (<math>X_2</math>)</i> <i>Relatív fenológiai állapot (<math>X_3</math>)</i> modell egyenlete: $y=51,2+1,1x_1-0,4x_2-45,4x_3$	77,6 %	0,04

Az eddigiek alapján kijelenthető, hogy a populációsűrűség és a diszperziós ráta kapcsolatát a magas populációsűrűség csoportban a lineáris regressziós modell megbízhatóan becsüli. A diszperziós ráta és a kukoricatáblák közötti távolság tekintetében azonban a kapcsolat lineáris jellege bizonytalan. Ebből kiindulva illesztettem nem parametrikus regressziós modellt a

kukoricatáblák közötti távolság hatásának cizelláltabb vizsgálatára (19. ábra). A két nagyobb távolsághoz (600 m és 1380 m) tartozó adatpontokra illesztett görbe-szakasz elkülönül a kisebb távolságokhoz tartozó adatpontokra illesztett görbe-szakasztól. Minthogy a két nagyobb távolsághoz tartozó adatpontok (2 táblapár,  $n=2*4=8$ ) kiiktatása az elemzésből nem jár túlságosan nagy adatvesztéssel, mindenképpen érdemes ezen 8 adatpont eliminálásával újra vizsgálni a távolság esetleges összefüggését a diszperziós rátával. A görbe jellegéből adódóan másodfokú polinom regressziós modell illesztése tűnt indokoltnak.



19. ábra

Nem parametrikus regressziós modell (GAM) illesztése a diszperziós rátára. A szaggatott vonalak a konfidencia intervallumot jelzik. Becsült konstans=35,65; edf=8,27;  $p<0,05$ ,  $R^2=26,9\%$ .

A két nagyobb távolsághoz (600 m és 1380 m) tartozó összesen 8 adatpont kizárásával illesztett másodfokú polinom kéttényezős regressziós modell szignifikáns illeszkedést mutatott, de az  $R^2$  érték csekély mértékben, a kiszoró adatok eliminálása előtti 23,94 %-ról 27,47 %-ra emelkedett ( $Y=0,24+1,55X_1+3,05^{-5}X_2^2$ ,  $df=69$ ,  $p<0,05$ ). A két nagyobb távolság, mint kiszoró adatok kiiktatása, illetve a másodfokú polinom regressziós modell alkalmazása tehát érdemben nem javított az összevont adatokra illesztett regressziós modellen. Hasonló logika mentén elvégeztem az alacsony (40 méter alatti) és a nagy (600 méter és 1380 méter) távolságokhoz tartozó adatpontok kizárásával ( $df=40$ ) a regresszió analízist. A változók többféle kombinációjából két szignifikáns illeszkedésű modellt kell kiemelni: a távolság egyedüli változóként a diszperziós ráták varianciájának 16 %-kát magyarázta amennyiben lineáris és másodfokú polinom tag formájában is szerepelt a modellben ( $Y=-1,83+0,66X-0,002X^2$ ;  $R^2=0,164$ ;  $p=0,026$ ). A legjobb

illeszkedést ( $R^2=0,278$ ;  $p=0,004$ ) az a változat eredményezte, amelyben a teljes populációsűrűség ( $X_1$ ) lineáris tagként, a kukoricatáblák közötti távolság ( $X_2$ ) pedig lineáris és másodfokú polinom tagként is szerepelt ( $Y=-4,66+1,19X_1+0,57X_2-0,002X_2^2$ ).

A diszperziós ráta távolságfüggésének további elemzési lehetősége, miszerint a vizsgálat 4 hetes időtartamát egyetlen adatponttá sűrűsítem. Mind a 20 táblapár esetében tehát egyetlen diszperziós ráta kerül kiszámításra (a 4 adat egyszerű számtani átlaga) és ezekhez egyetlen távolság érték kapcsolódik. Ezáltal egy hosszabb időszak átlagos diszperziója jelenik meg egyetlen adatba sűrítve. Az adatokat ilyen módon elemezve, sem a 20 táblapár vonatkozásában ( $p=0,53$ ), sem a két nagyobb távolság, mint kiszóró adat kizárásával, 18 táblapár esetében ( $p=0,90$ ) nem volt szignifikáns lineáris kapcsolat a diszperziós ráta és a kukoricatáblák közötti távolság vonatkozásában.

A regresszió analízis eredményeként négy olyan modell emelhető ki, amely a későbbiekben, a populációdinamikai modellben, felhasználásra kerül, ezek:

- (i) egytényezős lineáris regressziós modell magas populációsűrűség esetén, független változó: teljes populációsűrűség ( $R^2=70$  %)
- (ii) kéttényezős lineáris regressziós modell magas populációsűrűség esetén, független változók: teljes populációsűrűség, kukoricatáblák közötti távolság ( $R^2=73$  %)
- (iii) kéttényezős lineáris regressziós modell magas populációsűrűség esetén, független változók: teljes populációsűrűség, relatív fenológiai állapot ( $R^2=71$  %)
- (iv) háromtényezős lineáris regressziós modell magas populációsűrűség esetén, független változók: teljes populációsűrűség, kukoricatáblák közötti távolság, relatív fenológiai állapot ( $R^2=78$  %)

A négy modell diagnosztikai ábrái (residuals vs. fitted, normal Q-Q, scale-location, Cook's distance) a 2. számú mellékletben található.

Ivararány tekintetében az önmaga után vetett kukoricatáblák és az első éves kukoricatáblák adatai nem különböztek szignifikánsan egymástól (önmaga után vetett kukoricatábla: 10,28 [hím/nőstény]; s.d.= 14,13; n=55; első éves kukoricatábla: 7,34 [hím/nőstény]; s.d.=12,30; n=55). A különbség akkor sem volt szignifikáns, ha évek szerint bontásban hasonlítottam össze az önmaga után vetett-és első éves táblák ivararányait (független kétmintás t próba:  $p=0,247$ ,  $p=0,227$  és  $p=0,587$  az összevont adatokra, 2006 és 2007 évekre). Annak ellenére, hogy az első éves kukoricatáblákban a nőstények aránya magasabb volt az önmaga után vetett kukoricatáblákban csapdázott imágók ivararányához képest, a csapdák fogásai a hímek felé

voltak eltolódva mindkét évben, mind az önmaga után vetett, mind az első éves kukoricatáblákban. Az évek között azonban szignifikáns volt a különbség. Önmaga után vetett kukoricatáblákban 17,5 [hím/nőstény]; s.d.=17,4; n=27; 2006 évben, 3,3 [hím/nőstény]; s.d.=2,2; n=28; 2007 évben,  $p<0,05$ ; első éves kukoricatáblákban: 11,9 [hím/nőstény]; s.d.=16,2; n=27; 2006 évben, 2,9 [hím/nőstény]; s.d.=2,8; n=28 2007 évben,  $p<0,05$ .

### 4.3. Populációdinamikai modell eredményei

#### 4.3.1. Futtatási kód

A következőkben a modell futtatási kódját ismertetem lépésről lépésre. A futtatási kód dőlt betűvel van kiemelve. A négy változat futtatási kódjai a 3. számú mellékletben található.

```
sorszam=1
```

```
ciklusokszama=100000
```

```
x=matrix(data=NA, nrow=ciklusokszama*99, ncol=4)
```

```
for(j in 1:99){
```

A ciklusok száma azt határozza meg, hogy a teljes algoritmus hányszor fusson le. A mátrix definiálásának az eredmények kiírásában lesz szerepe. A *j* változó ciklusba foglalása révén futtattam le az algoritmust különböző vetésváltási arányok megadásával. Az önmaga után vetett kukorica aránya 1 %-ról indul és 99 %-ig 1 %-os lépésközzel halad.

```
for(vetesvaltas in 1:ciklusokszama){
```

```
highdispersal=0
```

```
while(highdispersal<=0.004||highdispersal>=0.933){
```

Ciklust nyitottam a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráta kiszámításához. E nélkül a ciklus nélkül végtelenített loop-ba lépne az algoritmus. A minimum és maximum értékek a szabadföldi kísérletben mért legalacsonyabb és legmagasabb diszperziós ráták (0,4 % és 93,3 %).

```
growthrate=0
```

```
while(growthrate<=0.69||growthrate>=13.08){
```

Elöl vezérelt ciklus a határértékek megadására, tehát addig ismétli a sorsolást a program, amíg a megadott minimum és maximum értékek közötti szám az eredmény.

```
growthrate=rnorm(1,3.85,1.94)
```

Egyetlen érték sorsolását kérem a programtól, a sorsolás normál eloszlás szerinti legyen, melynek átlaga 3,85, szórása 1,94.

```
}
```

Szaporodási ráta sorsolása, szakirodalmi adatok alapján (Szalai et al., 2011a).

```
initialpopulation=0
while(initialpopulation<=1||initialpopulation>=10.0){
initialpopulation=rnorm(1,4.5,0.5)
}
```

Az előző nemzedék átlagos populációsűrűségét sorsoltatom ki ebben a lépésben. A sorsolás technikailag ugyanúgy zajlik, mint a szaporodási ráta esetében.

```
population=initialpopulation*growthrate
```

Adott évi imágó nemzedék populációsűrűségét számoltatom ki ezzel az egyenlettel: a szaporodási ráta és az előző nemzedék átlagos populációsűrűségének egyszerű szorzata.

```
highdispersal=(15.4+2.1*population)/100
}
```

A magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráta kiszámolása történik ebben a lépésben, az egyenlet a szabadföldi vizsgálat egyik regressziós egyenlete (9. táblázat).

```
lowdispersal=0
while(lowdispersal<=0.004||lowdispersal>=0.933){
lowmigration=rnorm(1,0.28,0.275)
}
```

Ebben a lépésben az alacsony populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráták sorsoltatása zajlik. Sem az alacsony populációsűrűség csoportban, sem az összevont adatok tekintetében, a diszperziós ráták nem követtek normál eloszlást. Ezt a problémát azzal igyekeztem ellensúlyozni, hogy a valós, mért adathalmaz medián értékét adtam meg átlagnak a normál eloszlást generáló parancs formulájában (tehát 35,2 % helyett 28,0 %).

```
if(population<8){
dispersal=lowdispersal
}
else{
```



*dispersal=highdispersal*

}

Feltételt fogalmaztam meg: ha a számított populációsűrűség 8 alatt van, az alacsony populációsűrűséghez tartozó algoritmus szerint kell kiszámolni a diszperziós rátát. Amennyiben a számított populációsűrűség 8 feletti, a magas populációsűrűséghez tartozó utat kell bejárni.

$$\text{continuous} = (\text{population} * (j/100)) - (\text{population} * (j/100) * \text{migration}) + (\text{population} * (j/100) * \text{migration} * (j/100))$$

Az önmaga után vetett kukoricatáblák populációsűrűségének kiszámítása.

Első tag:  $(\text{population} * (j/100))$

Az adott évben kikelt imágók szorozva annak a valószínűségével, hogy az adott tábla önmaga után vetett (mivel csak önmaga után vetett táblában kelhet ki imágó).

A modellnek ezen lépése  $(j/100)$  kapcsán felmerült, hogy valóban szükséges-e megszorozni az adott évi kikelt populációsűrűséget a vetésváltási aránnyal. Meglátásom szerint erre szükség van azért, mert a modellem nem definiálja a térséget, ebből adódóan egy tábla minden évben valamilyen valószínűséggel lehet önmaga után vetett vagy első éves. A témában Szalai és mtsai (2014) által publikált populációdinamikai modell ún. sejtautomata, melynek egyik ismérve a térbeliség szofisztikált matematikai kezelése. A sejtautomata modellben minden sejt egy-egy kukoricatáblát definiál, a térség meghatározását pedig a sejtek tóruszba zárásával oldották meg. A sejtautomata modellben tehát valóban indokolatlan a kimeneti paramétereket leíró egyenletben az adott évi populáció sűrűséget megszorozni a vetésváltási aránnyal, hiszen minden sejt profilja („élettörténete”) individuálisan követhető, egy adott sejtről pontosan tudható, hogy első éves vagy önmaga után vetett kukoricatábla-e. Az értekezésemben bemutatott modell azonban sematikusán kezeli a térbeliséget, ahol csak átlagos kukoricatáblákról beszélhetünk, amikről annyit lehet tudni, hogy valamilyen valószínűséggel első évesek vagy önmaga után vetettek (ezt a valószínűségi értéket a vetésváltási arányból lehet származtatni). Ebből adódóan - véleményem szerint - szükséges a vetésváltási aránnyal, mint valószínűségi változóval történő szorzás. Ugyanakkor valóban zavaró lehet az Olvasó számára az a tény, hogy ezzel a szorzással csak a modell utolsó lépésében, tehát a kimeneti paraméterek számításánál találkozunk. Hogyan lehetséges, hogy a kezdő populáció kiszámítása után történik meg ez a valószínűségi változóval való szorzás? Azért, mert ebben a lépésben válik megkerülhetlenné a kérdés.

A modellt leíró egyenletek kérdésként megfogalmazva így hangoznak:

1. Mekkora legyen az átlagos előző évi populációsűrűség?  
Válasz: sorsolt érték legyen, 4,5 imágó/csapda/nap átlaggal.
2. Mekkora legyen az átlagos szaporodási ráta?  
Válasz: sorsolt érték legyen, 3,85 átlaggal.
3. **Ha egy tábla önmaga után vetett lenne**, akkor mennyi imágó kelne ki benne?  
Válasz: az előző két sorsolt érték szorzata (=adott évi nemzedék populációsűrűsége).

Az adott évi nemzedék populációsűrűségében tehát még nincs megfogalmazva, hogy egy adott tábla **ténylegesen** önmaga után vetett volt-e. Ennek a valószínűségnek valahol meg kell jelennie és a modellemben, és (saját döntés alapján) ennek a lépésnek a kimeneti paramétereket leíró egyenletek adtak helyet. A döntésemnek praktikus okai voltak, ugyanis ha ezt a szorzást bármelyik előző lépésben teszem meg, akkor biológiai jelentéstartalommal nem bíró közbülső értékeket generálok, ami természetesen a végeredményen nem változtatna, de az algoritmusban megbújó esetleges hibákat (abszurd, biológiai jelentéstartalommal nem bíró közbülső értékeket) nehezebb lenne észrevenni. Összegezve a véleményemet, a vetésváltási aránnyal történő szorzásra szükség van a kimeneti paramétereket leíró egyenletekben, de tiszteletben tartva a házi védelem során felmerült javaslatot, mellékletben közlöm a szorzás kiemelésével lefuttatott modell eredményeit (4. számú melléklet).

Folytatva az egyenlet értelmezését:

Második tag:  $-(\text{population} * (j/100) * \text{dispersal})$

A kikelt imágó populációból le kell vonni azon imágók a mennyiségét, amelyek elvándorolnak, ami a kikelt populáció és a diszperziós ráta szorzata.

Harmadik tag:  $+(\text{population} * (j/100) * \text{dispersal} * (j/100))$

Azon imágó mennyiség, amely diszperzió útján települ be önmaga után vetett kukoricatáblába. Amennyiben feltételezzük, hogy a diszpergáló imágók nem képesek különbséget tenni az első éves és az önmaga után vetett kukoricatábla között, úgy természetes, hogy a diszpergáló egyedek egy bizonyos százaléka nem első éves, hanem egy másik önmaga után vetett kukoricatáblába érkezik. Ennek megfelelően a harmadik tag a kikelt imágó populáció szorozva a diszperziós rátával, szorozva az önmaga után vetett kukoricatáblába érkezés valószínűségével.

```
firstyear=population*(j/100)*dispersal*(1-(j/100))
```

Az első éves kukoricatáblák várható populációsűrűsége. A kikelt populáció szorozva a diszperziós rátával, szorozva az első éves táblába érkezés valószínűségével.

```
x[sorszam,1]=vetesvaltas
x[sorszam,2]=j/100
x[sorszam,3]=continuous
x[sorszam,4]=firstyear
sorszam=sorszam+1
}
}
continuousmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor in 1:99){
  eleje=qsor*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
  vege=qsor*ciklusokszama
  eredm = quantile(x[eleje:vege,3],c(.95,.99))
  continuousmatrix[qsor,1]=qsor
  continuousmatrix[qsor,2]=eredm[1]
  continuousmatrix[qsor,3]=eredm[2]
}
firstyearmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor2 in 1:99){
  eleje2=qsor2*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
  vege2=qsor2*ciklusokszama
  eredm2 = quantile(x[eleje2:vege2,4],c(.95,.99))
  firstyearmatrix[qsor2,1]=qsor2
  firstyearmatrix[qsor2,2]=eredm2[1]
  firstyearmatrix[qsor2,3]=eredm2[2]
}
```

Az összes többi lépés az algoritmus megfelelő számú futtatását és az eredmények egymásba ágyazott mátrixokba történő kiírását programozza. Az itt ismertetett futtatási kód az alapeset kódja, tehát amikor a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát egyetlen magyarázó változó, a teljes populációsűrűség határozza meg. Hasonló módon ágyaztam be a futtatási kódba a távolság- és fenológia függés egyenleteit. Minden vizsgált esetben az alacsony populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát sorsolással állítottam elő, ez az összes kombináció esetében változatlan. Az egyes futtatott változatok mindösszesen annyiban különböznek, hogy a magas populációsűrűséghez tartozó esetekben a diszperziós rátát hány független változó magyarázza. Ezek az esetek:

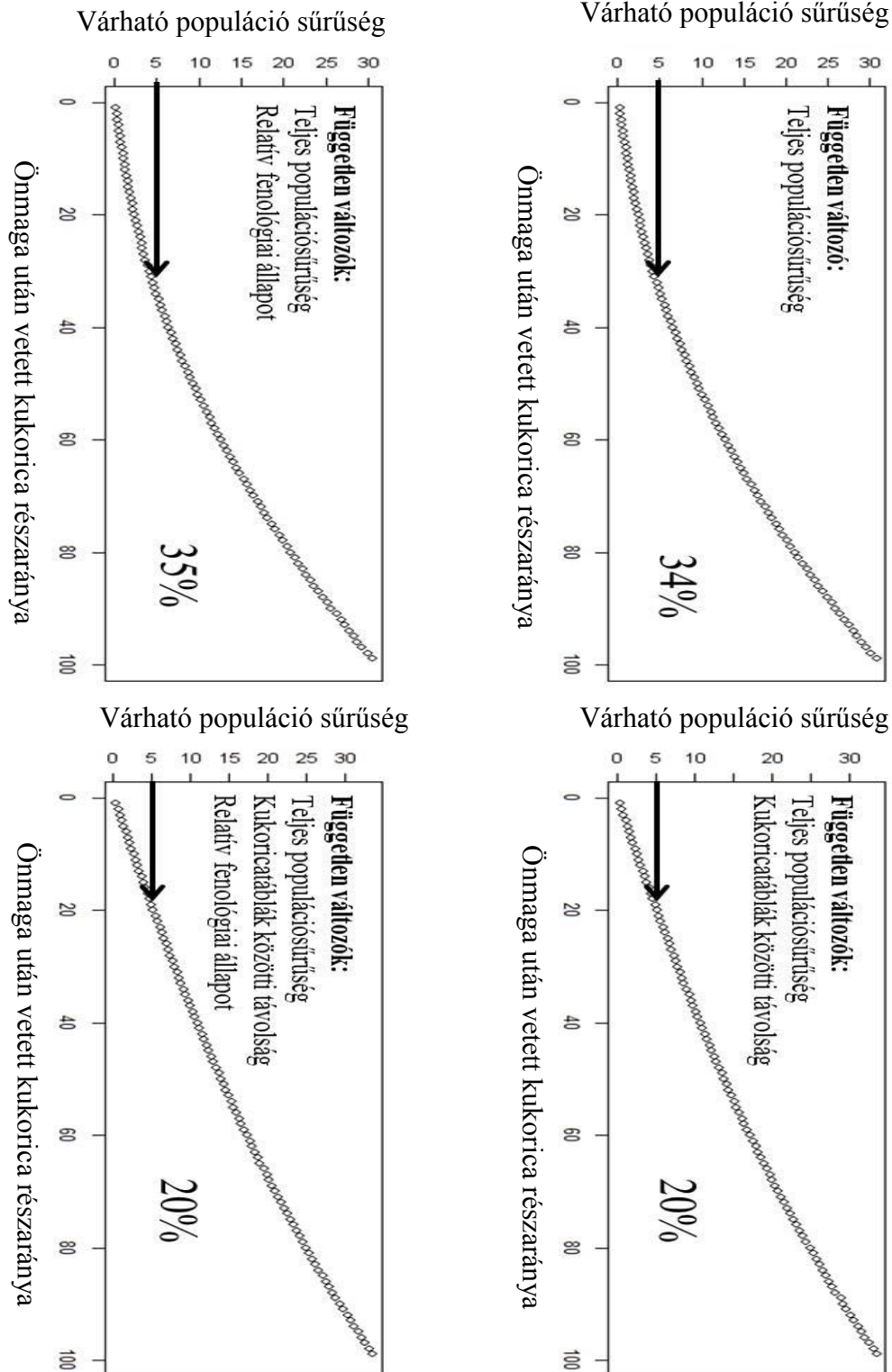
- (i) teljes populációsűrűség
- (ii) teljes populációsűrűség és kukoricatáblák közötti távolság
- (iii) teljes populációsűrűség és relatív fenológiai állapot
- (iv) teljes populációsűrűség, kukoricatáblák közötti távolság és relatív fenológiai állapot.

Természetesen amellet, hogy a kiszámításhoz szükséges egyenleteket megadtam, definiálni kellett azt is, hogy milyen értékeket vegyenek fel a kukoricatáblák közötti távolság illetve a relatív fenológiai állapot változók. Ezt a már ismertetett módon, normál eloszlás szerinti sorsolással oldottam meg, az adatok alapját a diszperziós vizsgálat eredményei adták. Tehát a vizsgálatban mért átlagos, legkisebb és legnagyobb kukoricatáblák közötti távolság és szórás, valamint a mért átlagos, legkisebb és legnagyobb relatív fenológiai állapot mutató és ennek szórása voltak a bemeneti változók. A távolság tekintetében (a távolságok nem normál eloszlása miatt) átlagként a valós adatok mediánját adtam meg (átlag=178 m helyett medián=70 m).

#### **4.3.2. Futtatási eredmények**

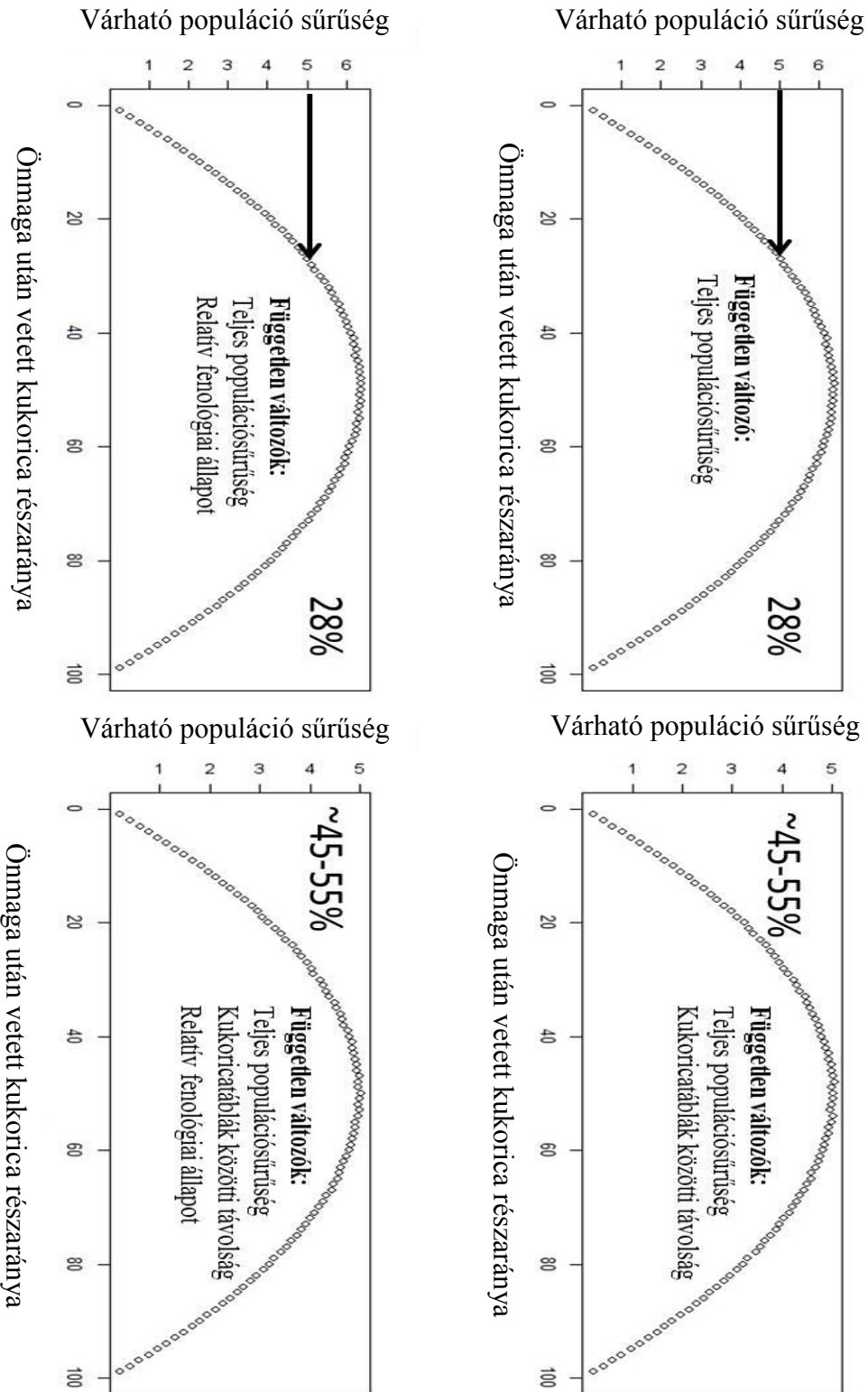
A modell futtatási eredményeinek 95 percentilis értékei láthatók a 20. és 21. ábrákon. Egy-egy grafikonon négy ábra látható, ezek a négy esetet mutatják, ezek között egyedül a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát meghatározó független változóknak van különbség:

- (i) első eset: teljes populációsűrűség,
- (ii) második eset: teljes populációsűrűség és kukoricatáblák közötti távolság,
- (iii) harmadik eset: teljes populációsűrűség és relatív fenológiai állapot,
- (iv) negyedik eset: teljes populációsűrűség, kukoricatáblák közötti távolság és relatív fenológiai állapot.



20. ábra

Önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűsége a modell futtatási eredményeinek 95 percentilis értékei alapján. A négy panel a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát meghatározó független változók négy kombinációját ábrázolja. 100.000 futtatás eredménye.



21. ábra

Első éves kukoricatáblák várható populációsűrűsége a modell futtatási eredményeinek 95 percentilis értékei alapján. A négy panel a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát meghatározó független változók négy kombinációját ábrázolja. 100.000 futtatás eredménye.

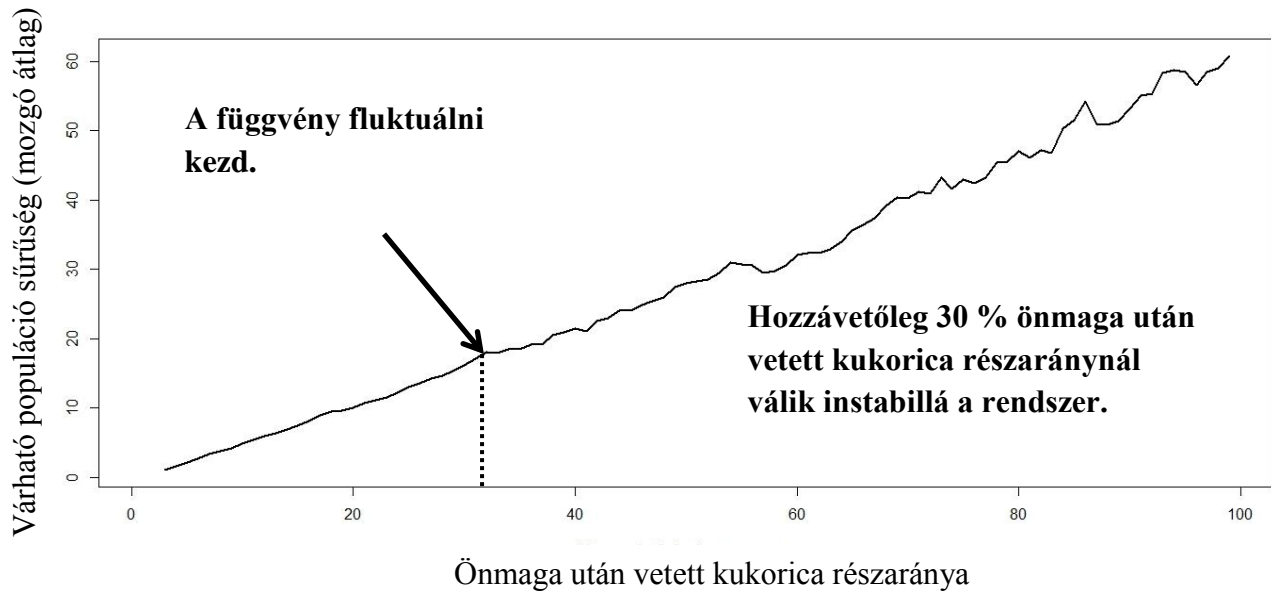
A 20. ábrán az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűsége látható, a 21. ábrán pedig az első éves kukoricatáblák várható populációsűrűségét ábrázoltam. Az ábrákon látható százalék az önmaga után vetett kukorica részarányának azt a szintjét mutatja, ahol a várható populációsűrűség átlépi a gazdasági kárküszöb szintnek tartott 5 imágó/csapda/nap értéket.

A modell futtatási eredményei alapján az alábbi észrevételeket kell tenni:

- (i) Térség szinten az önmaga után vethető kukorica lehetséges felső határát minden esetben az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűsége határozza meg, az első éves kukoricatáblák várható populációsűrűségének nincs befolyásoló hatása.
- (ii) A kukoricatáblák egymáshoz viszonyított relatív fenológiai állapota térség szinten nem befolyásolja a várható populációsűrűséget sem önmaga után vetett-, sem első éves kukoricatáblákban, ebből adódóan nem befolyásolja a térség szinten önmaga után vethető kukorica lehetséges felső határát sem.
- (iii) Amennyiben a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráta egyetlen változótól, a teljes populációsűrűségtől függ, a térség szinten önmaga után vethető kukorica lehetséges felső határa a teljes kukoricatermő terület hozzávetőleg egyharmada (34 %).
- (iv) Amennyiben a magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós ráta meghatározásába a teljes populációsűrűség mellett bevonjuk a kukoricatáblák közötti távolságot, mint második független változót, a modell kimeneti paramétere, tehát a várható populációsűrűség erre érzékenyen reagál: 34 %-ról 20 %-ra esik vissza a térség szinten önmaga után vethető kukorica lehetséges felső határa. Ez a csökkenés, a 34 %-ot 100 %-nak tekintve, 41%-os visszaesést jelent.

A 22. ábrán látható függvény az önmaga után vetett kukoricatáblák esetét és azt a kombinációt ábrázolja, amelyben a diszperziós rátát meghatározó két független változó a teljes populációsűrűség és a kukoricatáblák közötti távolság. A futtatási eredmények maximum értéke alapján származtatott mozgó átlagot ( $n=3$ ) számítottam ki. Annak ellenére, hogy a következtetések megfogalmazásakor nem a maximum értékeket tekintem kiindulási alapnak (általában a 95. percentilis megfelelő erre), a maximum értékek elemzése kiváló lehetőséget nyújt, hogy a rendszer egészének működési mechanizmusáról képet kapjak. Az ábrát nézve szembeötlő, hogy a függvény kezdeti szakaszán nincsen fluktuáció, a függvény egyenletesen

vesz fel egyre magasabb értékeket. Ez a kiszámíthatóság hozzávetőleg 30 % önmaga után vetett kukorica részarányánál eltűnik. A függvény fluktuálni kezd, a rendszer instabillá válik.



22. ábra

Az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűség értékeinek maximuma alapján képzett mozgó átlag ( $n=3$ ). A magas populációsűrűséghez tartozó diszperziós rátát két független változó (teljes populációsűrűség és kukoricatáblák közötti távolság) határozta meg.



## 5. Megvitatás

### 5.1. Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat eredményeinek megvitatása

Jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálatomban a nem kukorica élőhely foltokban (gyepterület és lucernatábla) jelölt, szabadon engedett amerikai kukoricabogár imágók egyes esetekben véletlenszerűen mozogtak, míg más esetekben egy vagy két kitüntetett repülési irányt követtek. Kukoricatáblák közötti véletlenszerű mozgásokról Naranjo (1994) számol be. A véletlenszerű mozgásokat kiváltó tényezőkről azonban keveset tudunk (Toepfer et al., 2006a). Spencer és mtsai (1999) szerint az imágók irányított mozgását két tényező magyarázza: részben a meteorológiai viszonyok (szélsébség és szélirány), részben az imágók válaszkészsége a hosszabb távolságokból érzékelt vonzó hatású ingerekre, kémiai szignálokra. A szélirány és szélsébség vonatkozásában ismert, szélcsatornában végzett vizsgálatokból, hogy az imágók képesek aktívan - széliránytól függetlenül - repülési irányukat tájolni (Vanwoerkom et al., 1983). Vanwoerkom és mtsai (1983) eredményei szerint 0,5 m/s szélsébségig az imágók ellenszélben is képesek repülni. Oldalszél esetén az imágók 2 m/s szélsébségig voltak képesek aktívan irányítani repülésüket. Vizsgálatomban a szélereősség a két év átlagában 0,54 m/s volt, tehát azon a határon mozgott, ahol az imágók még függetleníteni tudják repülésüket az uralkodó széliránytól. Annak ellenére, a 15 ismétlésből 10 esetben a kitüntetett repülési irány és az uralkodó szélirány szignifikánsan korrelált, az imágók irányított repülései semmiképpen nem magyarázhatóak kizárólag a széliránnyal és szélsébséggel. Ezt támasztja alá az a tény is, hogy bár a repülési irány és szélirány összefüggtek egymással, a repülési irány és a szélirány átlagvektorainak hossza között nem volt szignifikáns összefüggés.

Moeser és Hibbard (2005) kimutatták, hogy az amerikai kukoricabogár imágók laboratóriumi körülmények között, bizonyos mértékig képesek a kukoricán kívül egyéb növényeket is táplálékként hasznosítani. Elsősorban a pollent, kisebb mértékben a friss zöld növényi részeket fogyasztják. Szabadföldi megfigyelések is alátámasztják, hogy az imágók alternatív tápnövényeket hasznosítanak, elsősorban a kukoricatáblák körüli virágzó gyomokat, természetett haszonnövényeink közül pedig a napraforgót (Moeser, 2003; Hatvani és Horváth, 2002). Vizsgálatomban bizonyítottam, hogy szabadföldi körülmények között, nem kukorica élőhely foltban, az amerikai kukoricabogár imágók mozgását jelentős mértékben lassítja a virágzó alternatív tápnövények jelenléte és ez a jelenség független az uralkodó meteorológiai viszonyoktól. Vonzó alternatív tápnövények jelenléte esetén az imágók, habár képesek repülésüket kukorica irányába tájolni, mégsem repülnek azonnal kukoricatáblák irányába. Mindez értékes információ a gyakorlat számára, amennyiben a kártevő, behurcolása során

jellemzően nem kukorica élőhely foltban jelenik meg először (pl. repülőterek gyepterületei). A karantén védekezés részét képezheti tehát ilyen tömegközlekedési gócpontok köré alternatív tápnövények, mint „csapda-területek” telepítése, ahol ezen karantén intézkedések még érvényesek.

A kibocsátási ponttól 300-300 méterre telepített két darab, egyenként 10x10 m nagyságú kukorica parcellák irányába nem volt kitüntetett repülés. Ennek oka lehet, hogy a távolabb helyezkedő nagyobb kukoricatáblák irányából érkező ingerek elnyomták a kisebb parcellákból érkezőket. A kukorica az amerikai kukoricabogár számára vonzó kémiai szignálokat bocsát ki (Prystupa et al., 1988; Spencer et al., 1999), szabadföldi körülmények között azonban nehéz ezt a vonzó hatást igazolni. Ennek oka részben az, hogy a levélbogarak családjában (Chrysomelidae) a tápnövény felismerés kémiai-, élettani folyamata rendkívül komplex (Mitchell, 1988), másrészt a kukoricatáblák vonzó hatását felülírhatják egyéb környezeti tényezők (pl. a szélviszonyok). Az a tény, hogy a nagyobb kukoricatáblák felé történő tájolás csak 1500 m távolság tartományban volt szignifikáns, kisebb távolságok esetén azonban nem, valószínűsíthetően statisztikai okai vannak. A kisebb távolságoknál ugyanis összességében még nem volt annyi visszafogott imágó, tehát adatpont, ami lehetővé tette volna a szignifikáns kapcsolat kirajzolódását (ami egyébként jelen lehet, függetlenül attól, hogy ezt vizsgálatomban statisztikailag nem tudtam megragadni). A nagyobb távolságok (1700 m, 2000 m) tekintetében viszont a szignifikáns kapcsolat hiányának feltehetően biológiai jelentés tartalma van, azaz a vonzó hatás ebben a távolságban már nem mutatható ki.

A visszafogott imágók repülési iránya, egyes esetekben, szignifikáns korrelációt mutatott a vizsgálati területen illetve közelében található erdőfoltok, facsoportok helyezkedésével. Nehéz eldönteni, hogy a jelenség háttérében valós biológiai jelentés tartalom van-e. Nem kizárt, hogy az imágók valóban preferenciát mutatnak a magasabb orientációs pontok felé. Spencer és mtsai (1999) laboratóriumban vizsgált imágóknál leírták, hogy a kukoricára leszálló egyedek a magasabb növényeket részesítették előnyben. Ismert a bogarak rendjébe (COLEOPTERA) tartozó *Popilia japonica* Newman fajról, hogy mozgása során egyes hárs fajokat (*Tilia* spp.) orientációs pontként használ (Rowe és Potter, 1996). Ugyanakkor nem lehet kizárni annak a lehetőségét sem, hogy nem tényleges preferenciáról van szó, csupán a facsoportok által keltett mikro-légörvények befolyásolják az imágók repülését.

## 5.2. Diszperziós vizsgálat eredményeinek megvitatása

A szabadföldi vizsgálat adat felvételezésének négy hetes időtartama alatt mind a 20 táblapárban csapdáztam imágókat, tehát az összes első éves kukoricatáblába sikeresen betelepédtek a táblák között diszpergáló egyedek. Kijelenthető, hogy a kukoricatáblák közötti távolság 1380 méterig nem jelent akadályt a kukoricatáblák között mozgó amerikai kukoricabogár imágók számára.

A diszperziós ráta az egyes vizsgálati helyszínek-, valamint az évek vonatkozásában tág határok között változott. Mind a diszperziós ráták hisztogramja-, mind a diszperziós rátáknak a populációsűrűség függvényében történt ábrázolása alapján arra következtettem, hogy az amerikai kukoricabogár diszperziós stratégiájában két egymástól jól elkülöníthető viselkedési mintázat van jelen. Létezik egy ún. „alapszintű diszperziós elem”, ami mind a vizsgált potenciálisan befolyásoló környezeti tényezőktől (fenológiai mutatók, megtett távolság, naptári napok száma), mind a populációdinamikai folyamatoktól (egyedsűrűség) független és hozzávetőleg az adott populáció egyharmadát jelenti. Az alapszintű diszperziós elem alacsony populációsűrűség esetén figyelhető meg és valószínűsíthető célja új táplálékforrások és peterakásra alkalmas helyek keresése. Ebben a vonatkozásban tehát az alapszintű diszperzió a populáció egészének fennmaradása szempontjából nélkülözhetetlen viselkedési stratégia részének tekinthető. Ez a feltételezés összhangban áll a viselkedés ökológia elméleti megközelítéseivel, amennyiben minden populáció számára a fennmaradáshoz nélkülözhetetlen stratégia része, hogy az ivadékok egy bizonyos százaléka vállalja a diszperzióval járó magas mortalitás kockázatát. McPeck és Holt (1992) diszperziós stratégiák evolúcióját vizsgáló elméleti tanulmányukban rámutattak arra, hogy időben és térben változó környezeti feltételek esetén valamilyen mértékű diszperzió gyakorlatilag bármilyen élőhely típus esetén kialakul. Az ún. „evolúciósan stabil diszperziós ráta” (evolutionary stable dispersal rate) létezése pedig matematikailag bizonyított, még stabilnak és kiszámíthatónak tekintett környezeti feltételek esetén is (Hamilton és May, 1977; Comins et al., 1980).

Az általam szabadföldi körülmények között megfigyelt alapszintű diszperziós ráta nagyságrendjét tekintve egyezik azzal, amit Coats és mtsai (1986) illetve Naranjo (1990a) laboratóriumi körülmények közötti vizsgálati eredményei mutatnak (a vizsgált nőstények 31% és 24%-a repült tartósan, nagy távolságokat). Ezt a megfigyelést saját eredményeim alapján azzal kell kiegészíteni, hogy a diszpergáló egyedek arányát, legalábbis az alapszintű diszperzió tekintetében, nem lehet külső környezeti stressz faktorokkal befolyásolni. Az alapszintű diszperzió tehát feltételezésem szerint minden körülmények között bekövetkezik.

Ezzel szemben magas populációsűrűség esetén a diszpergáló egyedek aránya lineárisan és szignifikánsan összefügg a teljes populációsűrűséggel. A diszperzió rövidebb időszakokra vonatkoztatva akár a 90%-ot is meghaladhatja, az imágók fő diszperziós időszakának átlagát tekintve pedig közelíti a populáció felét. Az amerikai kukoricabogárnak ez a viselkedési sajátossága, miszerint eltérő egyedsűrűség mellett más diszperziós mintázat nyilvánul meg populáció szinten, egyike a viselkedésökológiában leírt számtalan sűrűségfüggő populációdinamikai jelenségnek (Campbell et al., 2005). Magas populációsűrűség esetén az amerikai kukoricabogár várható diszperziós rátája regressziós modellekkel jól becsülhető. A populációsűrűség (*populációdinamikai, belső stressz faktor*) önmagában is megbízhatóan képes előre jelezni a várható diszperziós rátát, de a modell előrejelzési pontossága fokozható további magyarázó változók (*környezeti, külső stressz faktorok*) bevonásával.

A különböző diszperziós stratégiák evolúciója régóta a viselkedésökológiai kutatások homlokterében áll. Mai ismereteink szerint a különböző diszperziós stratégiák kialakulását mind külső (élőhely eltartó képessége és minősége, lokális katasztrófák), mind belső (kaotikus populációdinamika, demográfiai sztochaszticitás) stressz faktorok befolyásolják (Comins et al., 1980; Cohen és Levin, 1991; McPeck és Holt, 1992; Olivieri et al., 1995; Holt és McPeck, 1996; Cadet et al., 2003). Vizsgálati eredményeim szerint ezek az elméleti megközelítések relevánsak az amerikai kukoricabogár esetében is, ugyanakkor a külső, környezeti stressz jóval csekélyebb szerepet játszik az imágók térség szintű eloszlásában, mint a populációdinamikai (belső) stressz faktor. Ezt a megállapítást különösen abból a szempontból érdemes végig gondolni, hogy a fajtárs imágók jelenléte ténylegesen a táplálék, mint erőforrás szűkös volta miatt jelent-e stresszt populáció szinten. Feltételezésem szerint a magas populációsűrűség inkább a következő generáció életéselyeit befolyásolja negatívan, hiszen egy kukoricánövény gyökérzetén véges számú lárva képes kifejlődni, ellenben a kukoricánövény teljes föld feletti része, legalábbis mennyiségét tekintve, szinte korlátlan táplálékot jelent az imágók számára.

Valószínű, hogy ez a jelenség áll annak a megfigyelésemnek háttérében is, miszerint a kukoricatáblák közötti fenológiai eltérések önálló változóként nem függnék össze a diszperziós rátával sem alacsony-, sem magas populációsűrűség esetén. Diszperziós vizsgálatomban a kukoricatáblák fenológiai állapota, mint környezeti stressz faktor, csak magas populációsűrűség esetén és csak több más változóval (populációsűrűség és távolság) együtt volt képes többtényezős regressziós becsülő modellben hozzájárulni a diszperziós ráta megbízható előre jelzéséhez. Szakirodalmi adatokból ismert, hogy az amerikai kukoricabogár imágók képesek repülésüket aktív módon kukorica irányába tájolni (Naranjo, 1994), az imágók repülésük során kukorica és nem kukorica élőhelyek találkozási pontjainál a kukoricatáblákat részesítik előnyben

(Naranjo, 1994; Spencer et al., 1999; Campbell és Meinke, 2006), illetve a fenológiaiailag frissebb állapotú kukoricát preferálják a már öregebb, szárazabb kukoricánövénnyel szemben (Naranjo, 1991 és 1994). Mindezek a megállapítások közvetett módon esetemben is beigazolódtak, ugyanakkor kijelenthető, hogy a kukoricatáblák közötti fenológiai különbségeknek szabadföldi körülmények között, az imágók térség szintű diszperziójának vonatkozásában, a szakirodalom alapján vártnál jóval csekélyebb a befolyásoló hatása.

A kukoricatáblák közötti távolság, tehát az a távolság, amit a táblák között diszpergáló imágóknak repülnie kell, minden kétséget kizáróan befolyásolja a diszperziós rátát. Pontosabban fogalmazva a kukoricatáblák közötti átlagos távolság befolyásolja azt, hogy adott populáció hány százaléka fog sikeresen bevándorolni egy másik, adott távolságra lévő kukoricatáblába. A távolság és a diszperzió összefüggése azonban nem egyértelmű. Egészen kis távolság esetén (esetemben, amikor a két tábla egybe volt szántva, tehát a távolság 1 méter) a repülés nem tekinthető valódi diszperzióknak, csupán a táplálkozás során végzett rövid távolságokat felölelő mozgásoknak. Ha egy imágó ténylegesen diszperziós repülésbe kezd, akkor feltételezhető, hogy van egy bizonyos minimális távolság, amit várhatóan repülni fog. Erre abból a laboratóriumi megfigyelésből lehet következtetni, miszerint a diszperziós repülést végző egyedek egyetlen felszállás során átlagosan 3,6 km távolságot tettek meg laboratóriumi körülmények között, ún”flight mill” kísérletben (Coats et al., 1986). Szabadföldi körülmények között a kép azonban nem ennyire egyértelmű. A vizsgálatomban szereplő legnagyobb távolság (1380 m) sem volt akadály a táblák között diszpergáló egyedeknek, az első éves tábla ennél a távolságnál is benépesült imágókkal, tehát legalábbis 1,38 km távolságig populáció szinten sem akadályozott a diszperzió. Ezzel együtt valószínűsíthető, GAM regressziós modell alapján, hogy a diszpergáló egyedeknek létezik egy preferált repülési távolság tartománya, ami 100 és 200 méter között van. Ezt a feltételezést erősíti az a tény is, hogy a vizsgált távolság tartomány leszűkítésével [40 m, 250 m] a diszperziós ráta varianciájának ~16%-át a kukoricatáblák közötti távolság önmagában is magyarázni tudta.

Az ivararány mindkét évben, mind az első éves, mind az önmaga után vetett kukoricatáblában a hímek irányába volt eltolódva, ami az alkalmazott Pherocon AM sárga ragacs lap csapda fogási jellegzetessége (a hímeket erősebben vonzza) (Kuhar és Younman, 1995). USA-ban végzett szabadföldi megfigyelések szerint a táblák között diszpergáló imágók többségében nőstények, mind a vetésváltás rezisztens, mind a vad típus populációi tekintetében (Godfrey és Turpin, 1983; O’Neal et al., 1999; Levine et al., 2002; Schroeder et al., 2005; Spencer et al., 2005). Vizsgálatomban ugyan minden esetben magasabb volt a nőstények aránya az első éves táblákban

(diszpergáló egyedek), mint az önmaga után vetett táblákban (nem diszpergáló egyedek), de ez a különbség egyetlen esetben sem volt szignifikáns.

### **5.3. A populációdinamikai modell eredményeinek megvitatása**

A populációdinamikai modellt négy változatban, változatonként 100.000 futtatással vizsgáltam. A négy változat egyetlen ponton különbözött egymástól: magas populációsűrűség esetén a diszperziós rátát mi határozza meg (1. populációsűrűség, 2. populációsűrűség és a távolság, 3. populációsűrűség és a kukoricatáblák fenológiai állapota, 4. az előbbi három változó együttesen). A modell a várható populációsűrűséget becsülte az önmaga után vetett kukorica arányának függvényében, külön az önmaga után vetett és külön az első éves kukoricatáblákra. Az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűsége mind a négy kombinációban átlépte a gazdasági kárküszöbként definiált 5 imágó/csapda/nap határértéket. Első éves kukoricatáblák esetében a várható populációsűrűség két változatban átlépte az 5 imágó/csapda/nap értéket, két változatban pedig a gazdasági kárküszöb szint közelében érte el maximumát. Mind a négy változatban, azaz függetlenül attól, hogy a diszperziós rátát milyen módon definiáltuk, a várható populációsűrűség az önmaga után vetett kukorica adott részaránya mellett, mindig az önmaga után vetett kukoricatáblákban volt magasabb, soha nem az első éves kukoricatáblákban. Ebből következően az önmaga után vethető kukorica javasolt felső határát mindig az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűsége fogja meghatározni, mindig ez lesz a szűk keresztmetszet. A gyakorlat nyelvére fordítva ez azt jelenti, hogy az imágósűrűség gócpontja térség szinten mindig ott lesz, ahol a másod (vagy többed) éves kukoricát újra visszavetik.

Az önmaga után vetett kukoricatáblák imágópopulációja kulcskérdés a térség szintű, fenntartható védekezési stratégia szempontjából. Ez még az Egyesült Államok tekintetében is igaz, annak ellenére, hogy az USA kukoricatermesztési övezetében alapvetően a szója-kukorica vetésváltáson alapszik a termesztés technológia. A bioetanol gyártás kiszolgálása miatt azonban növekszik az önmaga után vetett kukorica területe az USA-ban is (Meinke et al., 2009). Így tehát Európában és az Egyesült Államokban is fontos kérdés az, hogy az önmaga után vetett kukoricatáblák milyen imágótömeget képesek hordozni, mennyi egy hektár önmaga után vetett kukorica imágó eltartó képessége? Ennek nagysága nehezen becsülhető és egymásnak ellentmondó adatok találhatóak a szakirodalomban. Onstad és mtsai (2001) számítógépes szimulációjukban hektáronkénti 2 millió imágós populációsűrűséget modelleztek, mint az eltartó képesség valószínű felső határát. Néhány évvel később azonban, ugyancsak Onstad és mtsai (2006) populáció felvételezések alapján, az eltartó képesség intervallumát 0,5 és 10,9 millió imágó/hektár nagyságban állapították meg. Az önmaga után vetett kukorica részaránya

meghatározó a populáció fennmaradása és gyarapodása szempontjából (Hill és Mayo, 1980). Ez összhangban van modellezési eredményekkel, miszerint térség szinten a várható populációsűrűség mindig magasabb az önmaga után vetett kukoricában, mint első éves kukoricában.

A modell egyik „gyenge pontja” az az egyszerűsítő feltevés, miszerint a táblák között diszpergáló amerikai kukoricabogár imágók azonos valószínűséggel érkehetnek önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblákba. Jelenlegi tudásunk szerint nincs okunk ennek az ellenkezőjét feltételezni. Nincs arra vonatkozóan tudományos publikáció, ami igazolná, hogy a diszpergáló imágók felismernék, és peterakás céljára preferálnák az első éves kukoricatáblákat. Ugyanakkor biológiai háttérismeretek alapján ezt kizárni sem lehet.

Általánosságban a rovar oldaláról vizsgálva a tápnövény - herbivor kapcsolatot, minél szűkebb a lárvák tápnövény köre, annál hatékonyabbnak kell lennie az imágók tápnövény felismerési képességének. Rövid idő alatt nagy biztonsággal, egészen kis mennyiségű kémiai szignál alapján meg kell tudni állapítani az imágó generációnak, hogy merre található a tápláléknak és/vagy peterakásra alkalmas tápnövény adott élőhely foltban (Lattanzio et al., 2006). A növény oldaláról vizsgálva a tápnövény – herbivor kapcsolatot, a növény részéről alapvetően fizikai (levél szőrözöttsége, viasz bevonat, keménység stb.) illetve kémiai úton lehetséges a védekezés. Ismert, hogy a növények immunválaszában a fenol jellegű vegyületeknek kiemelt szerepe van (Lattanzio et al., 2006). Számos olyan tápnövény - herbivor kapcsolatot leírtak, ahol a megtámadott növény immunválaszként kibocsátott kémiai szignálja befolyásolta a herbivor (i) növekedését, (ii) táplálkozását, vagy (iii) ovipozíciós viselkedését (Lattanzio et al., 2006). Az amerikai kukoricabogár vonatkozásában ismert, hogy a lárvák által megtámadott kukoricánövény a gyökérváladékában olyan anyagot képes kiválasztani, ami a talajlakó entomopatógén fonálféreg számára vonzó kémiai szignál (Rasmann et al., 2005). Mindezek alapján nem kizárt, hogy az amerikai kukoricabogár imágók képesek a táplálkozásuk során, vagy a megtámadott kukoricánövény által esetlegesen kibocsátott kémiai szignál alapján, különbséget tenni az első éves (tehát lárvák által nem károsított) és önmaga után vetett (tehát lárvák által károsított) kukoricánövények között. Mindebből következik, hogy ha az az egyszerűsítő feltevés a populációdinamikai modellben, miszerint a diszpergáló imágók azonos valószínűséggel érezhetnek önmaga után vetett- és első éves kukoricatáblába (azaz nincs preferenciájuk) nem felel meg a valóságnak, alapjaiban átírhatja a modell eredményeit.

A modell futtatási eredményei alapján megállapítható, hogy ha a kukoricatáblák közötti átlagos távolságot nem vesszük figyelembe a diszperziós ráta kiszámításánál, azaz a diszperzió kizárólag az egyedsűrűségtől függ, az önmaga után vethető kukorica javasolható felső határa hozzávetőleg a teljes kukoricatermő terület egyharmada. Ez az eredmény 3-4 %-kal magasabb a Szalai és mtsai (2014) által ismertett felső határnál: eredményeik szerint a teljes kukoricatermő terület 20-30 %-át lehet önmaga után vetni úgy, hogy a várható populációsűrűség térség szinten ne haladja meg a gazdasági kárküszöbnek tartott szintet. Szalai és mtsai továbbá megállapítják, hogy az önmaga után vethető kukorica részarányát elsősorban a vetésváltás százalékos aránya, illetve az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta határozza meg. Esetemben a kukoricatáblák közötti átlagos távolság, mint diszperziót befolyásoló tényező bevonása a modellbe, 14 %-os csökkenést eredményezett: az önmaga után vethető kukorica részaránya 34 %-ról 20 %-ra csökkent. Ez ugyan még mindig beleesik a Szalai és mtsai által definiált tartományba (20-30 %), de rámutat a tájszerkezeti mutató (kukoricatáblák közötti távolság), mint diszperziót meghatározó tényező fontosságára. Emiatt lényeges tehát, hogy az önmaga után vethető kukorica javasolt felső határa minden egyes régióra külön kerüljön kiszámításra, figyelembe véve a térségre jellemző, kukoricatáblák közötti átlagos távolságot.

Rámutatottam arra, miszerint a kukoricatáblák közötti fenológiai különbségeknek nincs szerepe az imágók térség szintű eloszlásában. Ez az eredmény azért is érdekes, mert az integrált növényvédelem eszköztárának bővítéseképpen számos tápnövény – herbivor rendszerre dolgoznak ki ún. „push-pull” védekezési stratégiákat (Khan et al., 2014). Kérdés, hogy egy ilyen, az amerikai kukoricabogár esetében a kukorica vetésidejének manipulálására alapuló stratégiának lenne-e létjogosultsága? Kérdés, hogy a táblák közötti diszperzióknak valóban kiváltó tényezője-e a kukoricatáblák fenológiai állapotában lévő különbség. Eredményeim szerint az imágók diszperziója részben állandó elem a rovar viselkedésökológiájában, részben sűrűségfüggő populációdinamikai jelenség. Valószínűbb tehát, hogy a kukoricatáblák közötti fenológiai különbségek hatása csak a diszpergáló egyedek preferenciájában nyilvánul meg. Másképpen fogalmazva a fenológiai különbségek valószínűleg nem kiváltó tényezői a diszperzióknak, csupán a diszpergáló egyedek eloszlását befolyásolják. Azok az imágók, melyek diszperziós repülésbe kezdtek, az új élőhely feltalálása során feltehetően előnyben részesítik a nagyobb tápértéket jelentő, frissebb állapotú kukoricatáblákat, de a fenológiai különbségek önmagukban nem fogják imágókat diszperziós repülésre készíteni. Ezek az eredmények a nemzetközi szakirodalomban publikált adatokkal látszólag ellentmondóak. Chiang (1973) szerint a kukoricatáblák között lévő fenológiai különbségek a táblák közötti diszperzió egyik kiváltó oka. Darnell és mtsai (2000) leírják, hogy a kukoricatáblákban tapasztalható gyors egyedszám



változások háttérben feltehetően a kukoricatáblák közötti fenológiai különbségek állnak. Naranjo (1991) szabadföldi vizsgálata szerint pedig, a korábbi vetésű kukoricából a későbbi vetésűbe történő betelepülés a populáció 61,9%-át teszi ki. Gyakorlatilag a fenológiai különbségek diszperziót kiváltó szerepe mindeztáig nem volt megkérdőjelezve. Ezzel szemben munkámban arra a következtetésre jutottam, hogy térség szinten – a diszperziós vizsgálat és a modell eredményei alapján – a kukoricatáblák közötti fenológiai különbségeknek a diszperziós ráta alakításában csekély szerepük van. Az önmaga után visszavethető kukorica javasolható felső határát pedig egyáltalán nem befolyásolják.

A szakirodalomtól eltérő eredmények háttérben több okot feltételezek. Elképzelhető, hogy magyarországi éghajlati viszonyok között, továbbá azért, mert nincsenek nagy eltérések a kukorica vetésidőjében, nincs olyan mértékű fenológiai különbség a kukoricatáblák között, ami lehetővé tenné a diszperzió esetleges fenológia függésének térség szintű kirajzolódását. Ugyanakkor az sem hagyható figyelmen kívül, hogy a kukoricatáblák fenológiai stádiuma és a diszperzió között ok-okozati kapcsolatot még nem igazoltak, csupán megfigyelések vannak arra vonatkozóan, hogy a fenológiailag vonzóbb kukoricatáblában több imágó van. Feltételezésem szerint a kukoricatáblák-, illetve egyes kukorica növények közötti fenológiai különbségek egyrészt a diszpergáló egyedek élőhely felt választását befolyásolják (tehát bizonyos mértékig a térség szintű aggregációját), másrészt az imágók kukoricatáblán belüli mikro-eloszlását. Az egyed szintű preferenciát az a kísérleti eredmény is alátámasztja, miszerint az imágók laboratóriumban, a táplálékként kínált kukoricánövény elöregedésével párhuzamosan egyre nagyobb mennyiségben fogadták el a szóját, mint alternatív tápnövényt (O'Neal et al., 2004). Egyed szinten tehát, minden kétséget kizáróan igazolt a kukorica fenológiai állapotának hatása a táplálék preferenciára. Igazolja-e mindez azonban azt, hogy szabadföldi körülmények között a fenológiai különbségek okozzák a diszperziót? Igazolja-e azt, hogy nagyobb mértékű fenológiai különbségek magasabb diszperziós rátát eredményeznek? Ok-okozati összefüggést támadhatatlan módon igazolni rendkívül nehéz, ezért saját eredményeim tekintetében is csak spekulációnak minősíthető az a feltételezés, miszerint a kukoricatáblák közötti fenológiai eltérések magát a diszperziós ráta nagyságát nem befolyásolják.

A push-pull stratégia tekintetében, véleményem szerint kérdéses, hogy egy kukoricatábla belsejében lévő imágó tömeg számára mennyire lehet vonzó a tábla szegélyben lévő késői vetésű kukorica sáv, a vonzó hatás függ a tábla méretétől. A Kárpát-medencére szűkítve a kérdést, további dilemma, hogy ha az amerikai kukoricabogár elleni védekezés részeként push-pull

stratégiát dolgoznak ki, mi lesz a késői kukoricavetések sorsa vadkár vonatkozásában (fácán és vaddisznó csírázaskor, későbbiekben szarvas- és őzragás, melyek hatványozottan jelentkeznek egy-egy késői vetésű kukorica foltban). Ugyanakkor a már diszperziós repülésbe kezdett imágó tömeg számára vonzó célpont lehet egy kései vetésű kukoricatábla, így lehetséges a diszpergáló imágó tömeget tudatosan egy-egy élőhely foltban aggregálni.

A modell kimeneti paramétereit a 95 percentilis értékek alapján vizsgáltam. A rendszer egészének a működéséről azonban sokkal finomabb képet kaphatunk, ha a szélsőértékekre koncentrálunk. Az önmaga után vetett kukoricatáblák várható populációsűrűség értékeinek maximumára illesztett mozgó átlag függvény érdekes jelenségre hívta fel a figyelmet. Az önmaga után vetett kukorica részarányának növelésével egyenletesen növekedett a várható populációsűrűség, mint kimeneti változó. Ez az egyenletes növekedés a függvény kezdeti szakaszára volt jellemző. Az önmaga után vetett kukorica hozzávetőleg egyharmados részarányánál a függvény elkezdett fluktuálni és ez a fluktuáció az önmaga után vetett kukorica részarányának a növekedésével egyre nagyobb amplitúdójú lett. Ez a jelenség arra hívja fel a figyelmet, hogy a tájszerkezet mozaikossága, mint puffer rendszer, képes telítődni. A telítődési pont fölött a szélsőséges évjáratok hatása megjelenik a becslésben. Míg a telítődési pont alatt a bemeneti paraméterek szélsőséges kombinációit is képes volt a rendszer egésze „kisimítani”, mintegy puffer rendszerként eltüntetni, ez a képesség egy ponton túl már nem működik. Természetesen ez nem jelenti azt, hogy a telítődési pontnál magasabbra ne lehetne emelni az önmaga után vetett kukorica arányát. Mindössze annyit jelent, hogy a telítődési pont felett a bemeneti paraméterek szélsőséges kombinációját már nem lesz képes a rendszer ellensúlyozni. Ezzel együtt az önmaga után vetett kukorica javasolható felső határa 30 % fölé is mehet, amennyiben a gazdasági kárküszöb szintet magasabb értékben állapítjuk meg (például öntözéses kukoricatermesztés esetén).

## 6. Új tudományos eredmények

1. Megállapítottam, hogy az amerikai kukoricabogár imágók szabadföldi körülmények között képesek repülésüket aktív módon kukoricatáblák felé tájolni, ez a hatás 1500 m távolságig igazolható.
2. Kimutattam, hogy a nem kukorica élőhely foltban repülő amerikai kukoricabogár imágók nem irányítják repülésüket azonnal kukoricatáblák felé abban az esetben, ha helyben számukra vonzó alternatív tápnövény (virágzó lucerna) elérhető.
3. Az amerikai kukoricabogár repülési viselkedésében két diszperziós viselkedési mintázat különíthető el: alacsony populációsűrűség esetén egy ún. alapszintű diszperziós elem figyelhető meg, ami stressz faktoroktól független viselkedés, nem függ sem a vizsgált környezeti-, sem az ökológiai tényezőktől. Magas populációsűrűség esetén a diszperzió erősen egyedsűrűség-függővé válik.
4. A kukoricatáblák fenológiai stádiuma önálló tényezőként nem magyarázza a diszperziót. A kukoricatáblák közötti fenológiai különbségek csak magas populációsűrűség esetén, és csak egyéb változókkal (populációsűrűség, kukoricatáblák közötti távolság) szinergizmusban mutatnak összefüggést a diszperzióval.
5. A diszperzió távolságfüggése statisztikailag igazolható. A kapcsolat matematikai jellege nem lineáris. A diszpergáló imágóknak 100 és 200 méter között van egy preferált repülési távolság tartománya, ugyanakkor a kukoricatáblák közötti távolság a vizsgálatban szereplő 1380 méterig, nem akadály a diszpergáló imágók számára.
6. Populációdinamikai modellben bizonyítottam, hogy térség szinten a kukoricatáblák fenológiai állapota az önmaga után vetett kukorica arányának javasolható felső határára nincs hatással.
7. Az első éves és önmaga után vetett kukoricatáblák térség szintű mozaikosságából adódó tájszerkezet „puffer hatása” az önmaga után vetett kukorica hozzávetőleg egyharmados részarányánál telítődik. A telítődés jelensége független attól, hogy milyen populációsűrűséget tekintünk gazdasági kárküszöb szintnek. A telítődési pont felett a populációsűrűséget leíró függvény átlép az egyenletesen növekvő szakaszából a fluktuáló fázisába, ami miatt a várható populációsűrűséget már nem lehet megbízhatóan előre jelezni.

## 8. Összefoglalás

Az amerikai kukoricabogár géncentruma Közép-Amerika (Krysan, 1986). Európában kártételét először 1992-ben észlelték (Bača, 1993), de a behurcolás feltehetően 8-13 évvel korábban történt (Szalai et al., 2011a). A kártevő folyamatosan terjed Európában, a kolonizációs folyamatot pontosan követik (Kiss et al., 2005a,b). Európai populációk genetikai variabilitásának elemzésével bizonyítást nyert, hogy legalább öt egymástól független behurcolási esemény történt (Miller et al., 2005; Ciosi et al., 2008). Magyarországon először 1995-ben észlelték (Princzinger, 1996), azóta a kártevő az egész ország területén stabilan megtelepedett (Kiss et al., 2005a,b).

Az amerikai kukoricabogár lárvái okozzák a legnagyobb kártételt a kukorica gyökerein való táplálkozásukkal (Chiang, 1973), de az imágók is képesek gazdasági kárt okozni a kukoricabibe visszarágásával (Tuska et al., 2002, Tuska et al., 2003). A lárva kártétel elleni védekezés elsősorban vetésváltáson (Gillette, 1912) és talaj inszekticidek használatán alapszik (Metcalf, 1983). A vetésváltás hatékonysága három tényezőnek tulajdonítható: (i) a kártevő egynemzedékes, (ii) a lárvák tápnövény spektruma szűk, (iii) a nőtények petéik többségét kukoricatáblák talajába helyezik (Miller et al., 2009). A vetésváltást, mint agrotechnikai védekezési módot, Európában a gazdálkodók esetenként vonakodnak elfogadni, mivel a kukorica az egyik legjobban jövedelmező szántóföldi kultúrnövény (Fall és Wessler, 2008). Azokon a területeken, ahol a populáció már stabilan megtelepedett, a teljes kukoricatermő területen a 100 %-os vetésváltás azonban mind elméleti (Szalai et al., 2014), mind gyakorlati megközelítésből (Kiss et al., 2005c; Ripka, 2008) szükségtelennek tűnik. Az amerikai kukoricabogár populációja hosszú távon és térség szinten gazdasági kárküszöb szint alatt tartható, ha a teljes kukoricatermő terület 20-30 %-án önmaga után vetett kukorica van (Szalai et al., 2014). Az önmaga után vetett kukorica ilyen arányú jelenléte a vetésszerkezetben abból a szempontból is előnyös lehet, hogy a viselkedési adaptációra ható szelekciós nyomást alacsony szinten tartja. Amerikai tapasztalatok alapján bebizonyosodott, hogy a vetésváltás túl magas aránya (>80 %) és a monoton mezőgazdasági tájszerkezet együttesen erős szelekciós nyomást gyakorolt az ún. vetésváltás rezisztens populáció megjelenésére (Onstad et al., 2001).

Az amerikai kukoricabogár jól repül (Spencer et al., 2009; Meinke et al., 2009). A populáció egy része a kikelés helyét jelentő kukoricatáblát elhagyja (Naranjo, 1991; Naranjo, 1994; Darnell et al., 1999; Spencer et al., 2009; Meinke et al., 2009). Ott, ahol a vetésváltás rezisztens populáció nincs jelen, az első éves kukoricatáblák imágó populációja gyakorlatilag teljes egészében a táblák között diszpergáló egyedekből tevődik össze. Az első éves kukoricatáblák benépesülése

tehát a diszperzió miatt következik be (Spencer et al., 2009; Szalai et al., 2011b; Szalai et al., 2014). Az amerikai kukoricabogár imágók hozzávetőleg 24-31 %-a végez migrációs, tehát hosszú távú repülést laboratóriumi vizsgálatokban (Coats et al., 1986; Naranjo, 1990a), szabadföldi körülmények között azonban megfigyeltek már 61 %-os diszperziós rátát, eltérő vetésidőjű, ebből adódóan eltérő fenológiai stádiumú kukoricatáblák között (Naranjo, 1991).

Mindeztáig azonban nem publikáltak olyan vizsgálatot, sem az USA-ban, sem Európában, ahol az önmaga után vetett kukoricatáblában kikelő imágó populáció diszperziós viselkedését tanulmányozták volna. Nem ismert, hogy adott populáció mekkora hányada diszpergál szabadföldi körülmények között és csak közvetett módon lehet következtetni arra, hogy a diszperziós rátát milyen környezeti és/vagy ökológiai tényezők befolyásolják. Az amerikai kukoricabogár imágók diszperziós stratégiája, ha lehet erről egyáltalán beszélni, fehér folt a kártevő amúgy rendkívül gazdag szakirodalmában.

A doktori munka célkitűzései voltak:

1. Az amerikai kukoricabogár imágók repülési orientációs képességének elemzése szabadföldi jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérletben.
2. Az önmaga után vetett kukoricatáblákban kikelő imágó populációk diszperziójának elemzése szabadföldi viszonyok között.
3. A szabadföldi diszperziós vizsgálat eredményeinek populációdinamikai modellbe foglalása az amerikai kukoricabogár elleni integrált védelem további fejlesztése érdekében.

A jelölés-kibocsátás-visszafogás kísérletet 2003 és 2004 években, Csongrád megyében végeztem. A jelöléshez helyben gyűjtött populációt használtam. Külső festést alkalmaztam, különböző színű fluoreszcens por festékekkel. A jelölt imágók visszafogása sárga ragacs lap csapdával történt (Pherocon AM, Trécé, USA). Kilenc kibocsátás során összesen hozzávetőleg 50 ezer jelölt imágót engedtem szabadon két kísérleti helyszínen (gyepterület és lucernatábla). A visszafogási arány 0,03 % volt. A csapdákat minden kibocsátás után háromszor ellenőriztem, 2 napos időközökkel, de a statisztikai elemzésbe csak az első két csapda ellenőrzés adatait használtam fel. Azokat az ismétléseket tudtam értékelni, ahol legalább 5 jelölt imágófogás volt. A 15 ismétlésből 5 esetben egy, 3 esetben két kitüntetett repülési irányt tapasztaltam ( $p < 0,05$ ). Hét esetben nem volt szignifikáns kitüntetett repülési irány. 10 esetben az uralkodó szélirány és a repülés átlagvektorának irányultsága szignifikánsan korrelált, ugyanakkor a repülés

átlagvektorának és a szélirány vektorának koncentrátsága (átlagvektor hossza) nem függött össze szignifikánsan egymással. Az uralkodó szélviszonyok repülési irányra gyakorolt hatása egyértelmű volt, de nem magyarázta teljes egészében az irányított repülési eseteket. A vizsgált élőhely típusok közül 1500 m távolságban volt kimutatható a kukoricatáblák felé történő repülés. A virágzó lucerna erős vonzó hatást gyakorolt az imágók repülési irányának megválasztására.

A diszperziós vizsgálatot két évben (2006 és 2007) és két régióban (Csongrád megye és Tolna megye) végeztem. Adott populációból diszpergáló egyedek arányát határoztam meg oly módon, hogy izolációs távolságot biztosítva, egy önmaga után vetett és egy első éves kukoricatáblából álló, ún. táblapáron belül követtem a diszperzió alakulását. Az izoláció 3km sugarú kör volt az első éves kukoricatábla körül, ezen a távolságon belül nem volt egyéb kukoricatábla a kísérleti helyszínen. Ebből adódóan egy adott táblapáron belül, az önmaga után vetett kukoricatáblát tekintettem az első éves táblába bevándorló imágók forrásának. Nem lehet teljes egészében kizárni annak a lehetőségét, hogy máshonnan is érkeztek bevándorló imágók az első éves kukoricatáblákba, de az imágók repülési viselkedésének szakirodalmát tanulmányozva, ezen imágók arányát elhanyagolható mértékűnek tekintettem. A két év alatt összesen 20 táblapár között, 4 hetes időtartam alatt figyeltem a diszperzió alakulását.

A szabadföldi vizsgálat eredményei az alábbiakban összegezhetők:

- (i) Az amerikai kukoricabogár imágók kukoricatáblák közötti diszperziója sűrűségfüggő populációdinamikai jelenség.
- (ii) Az amerikai kukoricabogár imágók repülési viselkedésében megfigyelhető egy ún. alapszintű diszperziós elem, ami stressz faktoroktól független viselkedés, nem függ sem a vizsgált környezeti-, sem az ökológiai tényezőktől.
- (iii) Az amerikai kukoricabogár repülési viselkedésében jól elkülöníthető két diszperziós viselkedési mintázat: alacsony populációsűrűség esetén az alapszintű diszperziós elem figyelhető meg, magas populációsűrűség esetén a diszperzió erősen sűrűségfüggővé válik.
- (iv) A kukoricatáblák fenológiai stádiuma önálló tényezőként nem magyarázza a diszperziót. A kukoricatáblák közötti fenológiai különbségek csak magas populációsűrűség esetén, és akkor is csak egyéb változókkal szinergizmusban befolyásolják a diszperziót.
- (v) A diszperzió távolságfüggése statisztikailag igazolható. A kapcsolat matematikai jellege nem lineáris. A diszpergáló imágóknak 100 és 200 méter között van egy

preferált repülési távolság tartománya, ugyanakkor a kukoricatáblák közötti távolság a vizsgálatban szereplő 1380 méterig, biztosan nem akadály a diszpergáló imágók számára.

Munkám második részeként populációdinamikai modellben vizsgáltam a vetésváltás hatását az amerikai kukoricabogár térség szintű populációsűrűségére. A modell eredményei az alábbiakban összegezhetők:

- (vi) Tolna és Csongrád megyékre jellemző tájszerkezeti mutató alapján (kukoricatáblák közötti távolság), az önmaga után vethető kukorica javasolható felső határa öntözés nélküli termesztéstechnológia esetén és a gazdasági kárküszöb szintet 5 imágó/Pherocon AM csapda/nap értékben definiálva, a teljes kukoricatermő terület 20%-a.
- (vii) Térség szinten a kukoricatáblák fenológiai állapota az önmaga után vetett kukorica arányának javasolható felső határára nincs hatással.
- (viii) Az első éves és önmaga után vetett kukoricatáblák térség szintű mozaikosságából adódó tájszerkezet „puffer hatása” az önmaga után vetett kukorica hozzávetőleg egyharmados részarányánál telítődik. A telítődés jelensége független attól, hogy milyen populációsűrűséget tekintünk gazdasági kárküszöb szintnek. A telítődési pont felett a populációsűrűséget leíró függvény átlép az egyenletesen növekvő szakaszából a fluktuáló fázisába, ami miatt a várható populációsűrűséget már nem lehet megbízhatóan előre jelezni.

## 9. Summary

Western corn rootworm originates from Central-America (Krysan, 1986). Its first damage was detected in Europe in 1992 (Bača, 1993), however, the introduction probably occurred 8-13 years earlier (Szalai et al., 2011a). The species is currently invading Europe, the colonization process is being monitored continuously (Kiss et al., 2005a,b). Based on genetic variability analysis of European populations, it has been proved that there had been at least five independent transatlantic introduction events (Miller et al., 2005; Ciosi et al., 2008). The pest was first detected in Hungary in 1995 (Princzinger, 1996), since then, western corn rootworm has well established over the whole country (Kiss et al., 2005).

Main damage is caused by the root-feeding larvae (Chiang, 1973), however adults can also cause economic damage through their silk feeding (Tuska et al., 2002, Tuska et al., 2003). Management practices are primarily based on crop rotation (Gillette, 1912), and the use of soil insecticides (Metcalf, 1983). Crop rotation is an efficient management tool due to three factors: (i) western corn rootworm is a univoltine insect pest, (ii) larvae has a narrow nutritional spectrum (iii) female lay their eggs mainly in maize fields (Miller et al., 2009). Farmers in Europe are sometimes reluctant to accept crop rotation as a management tool, since maize is one of the most profitable field crops (Fall és Wessler, 2008). Nevertheless, in those areas where western corn rootworm has well established populations, 100 % rotation of all maize fields seems unnecessary both from theoretical (Szalai et al., 2014), and practical viewpoint (Kiss et al., 2005c; Ripka, 2008). Population level of the western corn rootworm can be kept under economic threshold on regional scale and on the long term, if the share of continuous maize within maize the rotation scheme is between 20-30 % (Szalai et al., 2014). This share of continuous maize in the rotation scheme can be beneficial from another aspect as well, namely, it can keep selection pressure on behavioral adaption low. US experiences proved, that high percentage of rotation (>80 %) and monotonous agricultural landscape together represented strong selection pressure on the development of the crop rotation resistant variant (Onstad et al., 2001).

Western corn rootworm is an active flyer (Spencer et al., 2009; Meinke et al., 2009). A part of the population leaves its natal maize field (Naranjo, 1991; Naranjo, 1994; Darnell et al., 1999; Spencer et al., 2009; Meinke et al., 2009). Where rotation resistant variant is not present, population of first-year maize is built up entirely by dispersing adults, so colonization of first-year maize fields occurs due to adult dispersal (Spencer et al., 2009; Szalai et al., 2011b; Szalai et al., 2014). Under laboratory conditions, cca 24-31 % of adults perform migratory,



sustained flight (Coats et al., 1986; Naranjo,1990a), however 61 % dispersal rate was observed under field conditions, between maize fields with different sowing dates, where the difference in sowing dates resulted in difference in phenological status of maize (Naranjo, 1991).

No literature data is yet available, neither in the US, nor in Europe, about the dispersal rate of continuous maize field's naturally emerged populations. It is unknown what percent of adults disperse under field conditions; furthermore, we can only indirectly assume what environmental and/or ecological factors influence those dispersal rates. Dispersal strategy of adult western corn rootworm beetles, if there exists such a thing at all, is an area to be explored.

Objectives of the dissertation were:

1. Study of the flight orientation capabilities of western corn rootworm adults in a mark-release-recapture field study.
2. Study of adult dispersal among beetles emerged in continuous maize fields.
3. Constructing a population dynamic model based on the results of the dispersal field study and further development of IPM strategies against WCR.

Mark-release-recapture study was conducted in Csongrád county, in 2003 and 2003. Local, field collected beetles were used for marking. Outer body of adults was marked with fluorescent dusts. Marked adults were recaptured with yellow sticky traps (Pherocon AM, Trécé, USA). Throughout nine replicates, approximately 50 thousand marked adults were released in two study sites (grass steppe and alfalfa field). Recapture rate was 0,03 %. Three trap checks followed each release event, however only the first two were taken into consideration in the statistical analysis. Those replicates were analysed where at least five marked beetles were recaptured. In five cases out of the 15 total, uni-directional, in three cases bi-directional flight was recorded ( $p < 0,05$ ). In seven cases, there was no clear pattern of flight orientation found. In ten cases, there was significant correlation found between the orientation of beetles' flight and wind direction's mean vector. However, the concentration of those vectors (i.e. mean vector length) was not significantly correlated. Although a clear evidence of the prevailing wind direction on the flight orientation of western corn rootworm adults was found, wind conditions alone could not explain all of those cases when oriented flight was detected. Maize fields at a distance of 1500 m proved to have a significant attraction on beetles' flight orientation. Flowering alfalfa had a significant impact on the flight orientation of western corn rootworm adults.

The field study was conducted in two years (2006 and 2007) and in two regions (Tolna and Csongrad counties). Rate of dispersing adults within a given population was defined so, that, under quasi-isolated conditions, dispersal was followed within a pair of maize fields, a pair consisted of a continuous and a first-year maize field. Isolation was a 3km radius circle around the first year maize field, so there was no other maize field within this distance apart from the field pair itself. Due to the isolation of field pairs, continuous maize of the field pair was considered to be the only source of immigrant adults in the corresponding first-year maize field. It cannot be fully excluded, that immigrants in first-year maize fields came from continuous maize fields other than the corresponding field within the field pair, however, based on literature data on the flight behavior of western corn rootworm, rate of these immigrants was considered negligible. Dispersal rates were observed within 20 field pairs during a four weeks period in the two years of the study.

Results of the field study are as follows:

- (i) Inter-field dispersal of the western corn rootworm is a density-dependent phenomenon.
- (ii) There exists a baseline dispersal pattern in the flight behavior of western corn rootworm adults, which is independent from stress factors: neither environmental, nor ecological factors influenced this behavioral trait.
- (iii) Two distinct patterns are clearly distinguishable in the dispersal behavior of the western corn rootworm: baseline dispersal is expressed at low population densities, whereas, dispersal becomes strongly density-dependent at high population densities.
- (iv) Phenological status of maize does not explain dispersal as a stand-alone factor. Phenological differences among maize fields affect dispersal only in the case of high population density and only in combination with other influencing factors.
- (v) Distance dependence of dispersal can be justified, however, the relationship is not linear. Although dispersing adults have a preferred range of distance between 100 and 200 meters, distance up to 1,38 km is clearly not a barrier for dispersing western corn rootworm adults.

Second part of my task was to analyze, how the share of continuous maize fields within the rotation scheme affects the population densities of the pest. Model predictions are summarized as follows:

- (vi) Based on landscape attributes of Tolna and Csongrad counties (distance among maize fields), the recommended upper limit of continuous maize within the rotation scheme is 20 %, in case of no irrigation and defining the economic threshold as 5 adult/Pherocon AM trap/day.
- (vii) On the regional scale, phenological status of maize fields has no impact on the recommended share of continuous maize fields within the rotation scheme.
- (viii) There exists a „buffering capacity” of the landscape which comes from the mosaic structure of continuous versus first-year maize fields. This buffering capacity gets saturated at around one third rate of continuous maize fields in the rotation scheme. This saturation process is independent from what population density level is considered the economic threshold level. Above the saturation point, the mathematical function describing population density, steps from its smoothly increasing phase into its fluctuating phase. Therefore, it becomes impossible to reliably predict population density of the pest above the saturation point.

## 1. számú melléklet

### Felhasznált irodalom:

1. Aragon, P., Baselga, A., Lobo, J.M. (2010) Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. *Journal of Applied Ecology*, 47:1026-1035
2. Aragon, P., Lobo, J.M. (2012) Predicted effect of climate change on the invasibility and distribution of the Western corn root-worm. *Agricultural and Forest Entomology*, 14:13-18
3. Bača, F. (1993) New member of the harmful entomofauna of Yugoslavia *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). *Zastita Bilja* 45:125-131
4. Ball, H.J. (1957) On the biology and egg-laying habits of the western corn rootworm. *J. Econ. Entomol.*, 50:126-128
5. Balog, E., Hung, B. X., Túróczi, Gy., Kiss, J. (2013): Efficacy of biological control agents for the control of western corn rootworm. *IOBC-WPRS Bulletin*, 90:33-36
6. Barna, Gy., Edwards, C., R., Kiss, J., Gerber, C., Bledsoe, W., E. (1999) Study of Behavioral Change of Western Corn Rootworm Beetle by Crop and Sex in Maize and Soybean Fields in Northwestern Indiana, USA. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 34:393-402
7. Barna, Gy. (2001) Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populációbecslése és a védekezési döntés adaptációja Magyarországon. Doktori (PhD) értekezés. Szent István Egyetem, Gödöllő.
8. Batschelet, E. (1981) *Circular statistics in biology*. Academic Press, London.
9. Baufeld, P., Enzian, S. (2001) Simulation model spreading scenarios of Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) in case of Germany. In *Proceedings of 21st IWGO Conference* (ed. G. Carollo), pp. 63-67, Legnaro, Italia.
10. Baufeld, P., Enzian, S. (2005). Maize growing, maize high-risk areas and potential yield losses due to western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) damage in selected European countries. In: *Western corn rootworm: ecology and management* (eds: S. Vidal, U. Kuhlmann, C.R. Edwards), pp. 285-302.
11. Baufeld, P. (2009) *Diabrotica* - biology and spread. *Mais*, 36:48-52
12. Bažok, R. (2001) Istrazivanje biologije i ekologije *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte – Novog clana entomofaune Hrvatske (Research on the biology and ecology of *Diabrotica*

- virgifera virgifera* LeConte - new member of entomofauna in Croatia). PhD Thesis, Zagreb.
13. Bayar, K., Komaromi, J., Kiss, J. (2002) Egg production of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in laboratory rearing. *Növényvédelem* (Plant Protection), 38:543–545
  14. Bayar, K., Komáromi J., Kiss J., Edwards, C.R., Hatala-Zsellér I., Széll E. (2003) Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populációjának jellemzői kukorica monokultúrában. *Növénytermelés*, 52:185-202
  15. Beckler, A.A., French, B.W., Chandler, L.D. (2004) Characterization of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) population dynamics in relation to landscape attributes. *Agricultural and Forest Entomology*, 6:129–139
  16. Boetel, M.A., Fuller, B.W. (1997) Seasonal emergence-time effects on adult longevity, fecundity, and egg viability of northern and western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 26:1208–1212
  17. Boriani, M. (2006) The struggle against *Diabrotica* on farms in Lombardy. *Informatore Agrario*, 62:58-59
  18. Branson, T.F., Ortman, E.E. (1970) The host range of larvae of the western corn rootworm: Further studies. *J. Econ. Entomol.*, 63:800-803
  19. Branson, T.F., Johnson, R.D. (1973) Adult western corn rootworms: oviposition, fecundity, and longevity in the laboratory. *Journal of Economic Entomology*, 66:417–418
  20. Branson, T.F. (1976a) The selection of a non-diapause strain of *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 19:148-154
  21. Branson, T.F. (1976b) Viability and hatching pattern of eggs of western corn rootworm exposed to chill periods of different durations. *Entom. Exp. Appl.*, 19:77-81
  22. Branson, T.F., Guss, P.L., Jackson, J.J. (1977) Mating frequency of the western corn rootworm. *Annals of the Entomological Society of America*, 70:506–508
  23. Branson, T.F., Krysan, J.L. (1981) Feeding and oviposition behaviour and life cycle strategies of *Diabrotica*: an evolutionary view with implication to pest management. *Environ. Entomol.* 10:826-831
  24. Breitenbach, S., Heimbach, U., Gloyna, K., Thieme T. (2005a) Possible host plants for larvae of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*). [http://dpg-bcpsymposium.de; BMP\\_Papers.pdf](http://dpg-bcpsymposium.de; BMP_Papers.pdf)
  25. Breitenbach, S., Heimbach, U. and Lauer, K.F. (2005b): Field tests on the host range of larvae of the western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte 1868,

- Chrysomelidea, Coleoptera). Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes, 57:241-244
26. Bruck, D.J., Lewis, L.C. (2001) Adult *Diabrotica* spp. (Coleoptera: Chrysomelidae) Infection at Emergence with Indigenous *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hyphomycetes). Journal of Invertebrate Pathology, 77:288-289
  27. Cabanillas, H.E., Wright, R.J., and Vyas, R.V. (2005) Cereal, Fibre, Oilseed and Medicinal Crop Applications. In: Nematodes as Biocontrol Agents (eds.) P.S. Grewal, R.U. Ehlers, D.I. Shapiro, Wallingford, UK, CABI Publishing, pp. 265-280.
  28. Cadet, C., Ferriere R., Metz, J.A.J., van člen, M. (2003) The evolution of dispersal under demographic stochasticity. Am. Naturalist 162:427-441
  29. Campbell, N.A., Reece, J.B., Urry, L.A., Molles, M., Zimmer, C., Wills, C., Minorsky, P.V., Niles, M.J., Stretton, A. (2005) Behavioral ecology. In: Campbell and Reece (eds): Campbell Biology. San Francisco, Benjamin Cummings, Chapter 51. pp. 1106-1134
  30. Campbell, L.A., Meinke, L.J. (2006) Seasonality and adult habitat use by four *Diabrotica* species at prairie-corn interfaces. Environ. Entomol. 35:922-936
  31. Carrasco, L.R., Cook, D., Baker, R., MacLeod, A., Knight, J.D., Mumford, J.D. (2012) Towards the integration of spread and economic impacts of biological invasions in a landscape of learning and imitating agents. Ecological Economics, 76:95-103
  32. Chaddha, S. (1990) Influence of placement of western corn rootworm eggs on survivorship, root injury and yield. M.S. thesis, University of Minnesota, Minneapolis.
  33. Chiang, H.C. (1973) Bionomics of the northern and western corn rootworms. Annu. Rev. Entomol. 18:47-72
  34. Ciosi, M., Miller, N.J., Kim, K.S., Giordano, R., Estoup, A., Guillemaud, T. (2008) Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. Molecular Ecology, 17:3614-3627
  35. Clark, T.L., Hibbard, B.E. (2004) Comparison of non-maize hosts to support western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval biology. Environ. Entomol., 33:681-689
  36. Coats, S.A., Tollefson, J.J., Mutchmor, J.A. (1986) Study of migratory flight in western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). Environmental Entomology 15:620-625
  37. Cohen, D., Levine, S.A. (1991) Dispersal in patchy environments: The effects of temporal and spatial structures. Theor. Popul. Biol. 39:63-99
  38. Comins, H.N., Hamilton, W.D., May, R.M. (1980) Evolutionary stable dispersal strategies. J. Theor. Biol. 82:205-230

39. Crowder, D. W.; Onstad, D. W. (2005) Using a generational time-step model to simulate dynamics of adaptation to transgenic corn and crop rotation by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 98:518-533
40. Culy, M.D., Edwards, C.R., Cornelius, J.R. (1992a) Effect of silk feeding by western corn rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae) on yield and quality of inbred corn in seed corn production fields. *J. Econ. Entomol.*, 85:2440-2446
41. Culy, M.D., Edwards, C.R., Cornelius, J.R. (1992b): Minimum silk length for optimum pollination in seed corn production fields. *J. Prod. Agric.*, 5:387-392
42. Curzi, M. J.; Zavala, J. A.; Spencer, J. L.; Seufferheld, M. J. (2012) Abnormally high digestive enzyme activity and gene expression explain the contemporary evolution of a *Diabrotica* biotype able to feed on soybeans. *Ecology and Evolution*. 2:2005-2017
43. Czárán, T. (2006) Ökológiai és evolúciós folyamatok téridő-dinamikus modellezése. Doktori (PhD) értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
44. Darnell, S.J., Meinke, L.J., Young, L.J., Gotway, C.A. (1999) Geostatistical investigation of the small-scale spatial variation of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults. *Environmental Entomology*, 28:266–274
45. Darnell, S.J., Meinke, L.J. and Young, L.J. (2000) Influence of corn phenology on adult western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) distribution. *Environ. Entomol.*, 29:587-595
46. Devos, Y.; Meihls, L. N.; Kiss, J.; Hibbard, B. E. (2013) Resistance evolution to the first generation of genetically modified *Diabrotica*-active Bt-maize events by western corn rootworm: management and monitoring considerations. *Transgenic Research* 22:269-299
47. Dillen, K., Mitchell, P. D., Tollens, E. (2010) On the competitiveness of *Diabrotica virgifera virgifera* damage abatement strategies in Hungary: a bio-economic approach. *Journal of Applied Entomology*. 134:395-408
48. Dulieu, R., Merx, T., Paling, N., Holloway, G. (2007) Using mark-release-recapture to investigate habitat use in a range of common macro-moth species. *Centre for Wildlife Assessment & Conservation E-Journal*, 1:1-9
49. Dupin, M.; Brunel, S.; Baker, R.; Eyre, D.; Makowski, D. (2011) A comparison of methods for combining maps in pest risk assessment: application to *Diabrotica virgifera virgifera*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 41:217-225
50. El Khishen, A.A., Bohn, M.O., Prischmann-Voldseth, D.A., Dashiell, K.E., French, B.W., Hibbard, B.E. (2009) Native Resistance to Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) Larval Feeding: Characterization and Mechanisms. *Journal of Economic Entomology*, 102:2350-2359

51. Elliott, N.C. , Gustin, R.D., Hanson, S.L. (1990) Influence of adult diet on the reproductive biology and survival of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 56:15–21
52. Elliott, N.C., Hein, G.L. (1991) Population-Dynamics of the Western Corn-Rootworm - Formulation, Validation, and Analysis of a Simulation-Model. *Ecological Modelling*, 59:93-122
53. European Commission (2003) Commission Decision 2003/766/EC of 24 October 2003 on Emergency Measures to Prevent the Spread within the Community Of *Diabrotica virgifera* Le Conte. Official Journal of the European Union, 2003/766/EC.
54. European Commission (2006) Commission Decision 2006/564/EC amending Decision 2003/766/EC of 17 August 2006 on emergency measures to prevent the spread within the Community of *Diabrotica virgifera*. Official Journal of the European Union, 2006/564/EC.
55. Fall, E.H., Wesseler, J.H.H. (2008) Practical compatibility and economic competitiveness of each biological control option with chemical control and with cultural control of WCR (WP 2 Task 3). <<http://diabtract.vitamib.com/documents/d02-16-report-on-practical-compatibility-and-economiccompetitiveness-of-each-biological-control-option-with-chemical-controland-with-cultural-control-of-wcr-wp-2-task-3>>
56. Fisher, J.R. (1986) Development and survival of pupae of *Diabrotica virgifera virgifera* and *D. undecimpunctata howardi* (Coleoptera: Chrysomelidae) at constant temperatures and humidities. *Environ. Entomol.*, 15:626-630
57. Fisher, J.R., Sutter, G.R., Branson, T.F. (1991) Influence of corn planting date on the survival and on some reproductive parameters of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 20:185–189
58. Fisher, N. I., A. J. Lee. (1983) A correlation coefficient for circular data. *Biometrika*, 70:327-332
59. Fisher, N. I. (1993) *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press, Cambridge.
60. Gangwere, S. K.; Chavin, W.; Evans, F. G., (1964) Methods of marking insects with special reference to Orthoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57:662–669
61. Gassmann, A. J., Petzold-Maxwell, J. L., Keweshan, R., S., Dunbar, M., W. (2011) Field-Evolved Resistance to Bt Maize by Western Corn Rootworm. *PLoS ONE* 6(7): e22629. doi:10.1371/journal.pone.0022629
62. Gerber, C. K.; Edwards, C. R.; Bledsoe, L. W.; Obermeyer, J. L.; Barna, G.; Foster, R. E. (2005) Sampling devices and decision rule development for western corn rootworm



- (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) adults in soybean to predict subsequent damage to maize in Indiana. In: Western corn rootworm: ecology and management 2005:169-187.
63. Gillette, C.P. (1912) *Diabrotica virgifera* as a corn rootworm. J. Econ. Entomol., 5:364-366
  64. Godfrey, L.D., Turpin, F.T. (1983) Comparison of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations and economic thresholds in first-year and continuous cornfields. Journal of Economic Entomology, 76:1028 – 1032
  65. Godfrey, L.D., Meinke, L.J., Wright, R.J. (1993) Vegetative and reproductive biomass accumulation in field corn: Response to root injury by western corn rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae). J. Econ. Entomol., 86:1557-1573
  66. Grant, R.H, Seevers, K.P. (1990) The vertical movement of adult western corn rootworms (*Diabrotica virgifera virgifera*) relative to the transport of momentum and heat. Agricultural and Forest Meteorology, 49:191–203
  67. Gray, M.E., Tollefson, J.J. (1988) Influence of tillage systems on egg populations of western and northern corn rootworms (Coleoptera:Chrysomelidae). J. Kansas Entomol. Soc., 61:186-194
  68. Gray, M.E., Sappington, T.W., Miller, N.J., Moeser, J., Bohn, M.O. (2009) Adaptation and Invasiveness of Western Corn Rootworm: Intensifying Research on a Worsening Pest. Annual Review of Entomology, 54:303-321
  69. Gustin, R.D., Schumacher, T.E. (1989) Relationship of some soil pore parameters to movement of first-instar western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). Environ. Entomol., 18:343-346
  70. Hagler, J. R.; Jackson, G., (2001) Methods for marking insects: current techniques and future prospects. Ann. Rev. Entomol. 46:511–543
  71. Hamilton, W.D., May, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. Nature 269:578-581
  72. Hammack, L. (1995) Calling behavior in female western corn rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). Annals of the Entomological Society of America, 88:562–569
  73. Hammack, L., Ellsbury, M.M., Roehrdanz, R.L., Pikul, J. L. Jr. (2003) Larval sampling and instar determination in field population of northern and western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). J. Econ. Entomol., 96:1153-1159
  74. Hatvani A., Horváth Z. (2002) A kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) kártétele Észak-Bácska napraforgó állományában. Növényvédelem, 38:513-517
  75. Hein, G.L., Tollefson, J.J. (1987) Model of the biotic potential of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations, and its use in studying population dynamics. Environmental Entomology, 16:446-452

76. Heineck-Leonel, M.A., Salles, L.A.B. (1997) Incidence of Parasitoids and Pathogens of *Diabrotica speciosa* (Germ.) (Coleoptera: Chrysomelidae) in Pelotas RS. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, 26:81-85
77. Hemerik, L., Busstra, C., Mols, P. (2004) Predicting the temperature-dependent natural population expansion of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 111:59-69
78. Hibbard, B.E., Higdon, M.L., Duran, D.P., Schweikert, Y.M., Ellersieck, M.R. (2004) Role of egg density on establishment and plant-to-plant movement by western corn rootworm larvae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 97:871-882
79. Hill, R.E. (1975) Mating, oviposition patterns, fecundity and longevity of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 68:311-315
80. Hill, R.E., Mayo, Z.B. (1980) Distribution and abundance of corn rootworm species as influenced by topography and crop rotation in eastern Nebraska. *Environ. Entomol.*, 9:122-127.
81. Hints, A.M., George, B.W (1979) Successful laboratory hybridization of *Diabrotica virgifera* (western corn rootworm) and *Diabrotica longicornis* (northern corn rootworm) (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 52:324-330
82. Holt, R.D., McPeck, M.A. (1996) Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal. *Am. Naturalist* 148:709-718
83. Imre, G. (2007) Proteázok szerepe a sejtelhalás szabályozásában staurosporin kezelt kaszpázgátolt leukémia sejteken. Doktori (PhD) értekezés. Semmelweis Egyetem, Budapest.
84. Isard S.A., Spencer J.L., Nasser M.A., Levine, E. (2000) Aerial movement of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae): Diel periodicity of flight activity in soybean fields. *Environ. Entomol.*, 29:226-234
85. Isard, S.A., Spencer, J.L., Mabry, T.R., Levine, E. (2004) Influence of atmospheric conditions on high-elevation flight of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 33:650-656
86. Ivezić, M., Raspudič, E., Brmež, M., Majič, I., Brkič, I., Tollefson, J.J., Bohn, M., Hibbard, B.E., Simič, D. (2009) A review of resistance breeding options targeting western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). *Agricultural and Forest Entomology*, 11:307-311
87. Jackson, J.J. and Elliott, N.C. (1988) Temperature-dependent development of immature stages of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Environ. Entomol.*, 17:166-171

88. Kahler, A.L., Olness, A.E., Sutter, G.R., Dybing, C.D., Devine, O.J. (1985) Root damage by western corn rootworm and nutrient content in maize. *Agron. J.*, 77:769-774
89. Keszthelyi, S. (2005) Immigration of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) adults into first year corn in Somogy county 2004. *Cereal Research Communications*, 33:747-754
90. Khan, Z.R., Midega, C.A.O., Pittchar, J., Pickett, J.A. (2014) Push-Pull: A Novel IPM Strategy for the Green Revolution in Africa, In Peshin, R. and Pimentel, D. (eds.: Integrated Pest Management Experiences with Implementation), Global Overview, 4:585.
91. Kinnear, P. R., C. D. Gray. (2000) SPSS for windows made simple. Psychology Press Ltd, East Sussex.
92. Kinney, K.K., Maddox, J.V., Dazey, D.M., McKinnis, M.W. (1989) Field Evaluations of *Beauveria bassiana* for Control of Corn Rootworm Larvae: Root Protection and Yield. In: Illinois Insecticide Evaluation: Forage, Field, and Vegetables Crops, Illinois, USA, University of Illinois, pp. 28-32
93. Kiss, J. (2005a) WCR Risk Estimation for developing IPM in maize. GTFS/RER/017/ITA “Integrated Pest Management for Western Corn Rootworm in Central and Eastern Europe” FAO Project Report. [http://www.fao.org/fileadmin/user\\_upload/oed/docs/GTFSRER017ITA\\_2008\\_ER.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/oed/docs/GTFSRER017ITA_2008_ER.pdf)
94. Kiss, J., Edwards, C.R., Berger, H.K., Cate, P., Cean, M., Cheek, S., Derron, J., Festic, H., Furlan, L., Igrc-Barcic, J., Ivanova, I., Lammers, W., Omelyuta, V., Princzinger, G., Reynaud, P., Sivcev, I., Sivicek, P., Urek, G., Vahala, O. (2005b). Monitoring of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in Europe 1992-2003. In *Western corn rootworm: ecology and management* (eds: S. Vidal, U. Kuhlmann, C.R. Edwards), pp. 29-39.
95. Kiss, J., Komaromi, J., Bayar, K., Edwards, C.R., & Hatala-Zseller, I. (2005c). Western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) and the crop rotation systems in Europe. In *Western corn rootworm: ecology and management* (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 189-220.
96. Komáromi J., Kiss, J., Edwards, C.R. (2001) A kukoricabogár rajzásdinamikája és egyedsűrűségének változása Bácska térségében. *Agrofórum*, 12:17-18
97. Krebs, C. J. (1999) *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman, University of British Columbia. p. 620.
98. Krueger, S.R., Roberts, D.W. (1997) Soil Treatment with Entomopathogenic Fungi for Corn Rootworm (*Diabrotica* spp.) Larval Control. *Biological Control*, 9:67-74

99. Krysan, J.L. (1978) Diapause, quiescence, and moisture in egg of western corn rootworm, *Diabrotica virgifera*. J. Ins. Phys., 24:535-540
100. Krysan, J.L., Smith, R.F., Branson, T.F. and Guss, P.L. (1980) A new subspecies of *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): description, distribution, and sexual compatibility. Annals Entomol. Soc. Am., 82:574-581
101. Krysan, J.L. (1982) Diapause in the nearctic species of the virgifera group of *Diabrotica*: evidence for tropical origin and temperate adaptations. Ann. Entomol. Soc. Am. 75:136-142
102. Krysan, J.L., Jackson, J.J. and Lew, A.C. (1984) Field termination of egg diapause in *Diabrotica* with new evidence of extended diapause in *D. barberi* (Coleoptera, Chrysomelidae). Environ. Entomol., 13:1237-1240
103. Krysan, J.L. (1986) Introduction: Biology, Distribution, and Identification of Pest *Diabrotica*. In: Krysan J. and Miller, T. (eds): Methods for the Study of Pest *Diabrotica*. Springer-Verlag, New York pp. 1-23.
104. Krysan, J.L., Smith, R.F. (1987) Systematics of the virgifera species group of *Diabrotica* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) Entomograph, 5:375-484
105. Krysan, J.L. (1993) Adaptations of *Diabrotica* to habitat manipulations. In: Kim, K.C., McPherson, B. (eds), Evolution of insect pests and patterns of variation. John Wiley and Sons, Inc. pp. 361-373
106. Kuhar, T.P., Youngman, R.R. (1995) Sex ratio and sexual dimorphism in western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults on yellow sticky traps in corn. Environ. Entomol. 24:1408-1413
107. Kuhlman, D.E., Howe, W.L. and Luckmann, W.H. (1970) Development of immature stages of the western corn rootworm at varied temperatures. Proc. North Central Branch Entomol. Soc. Am., 25:93-95
108. Kuhlmann, U., van der Burgt, W.A.C.M. (1998) Possibilities for Biological Control of the Western Maize Rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, in Central Europe. Biocontrol News and Information, 19:59-68
109. Lance, D. R.; Elliott, N. C. (1990) Marking western corn rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae): effects on survival and a blind evaluation for estimating bias in mark-recapture data. J. Kansas Entomol. Soc., 63:1-8
110. Lattanzio, V.; Lattanzio, V. M. T.; Cardinali, A. (2006) Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. In: Phytochemistry: advances in research. (ed: Imperato, F.) Research Signpost, pp. 23-67.

111. LeConte, J.L. (1868) New Coleoptera collected on the survey for the extension of the Union Pacific Railroad, E.D. from Kansas to Fort Craig, New Mexico. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 2:49-59
112. Levine, E., Oloumi-Sadeghi, H. (1996) Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval injury to corn grown for seed production following soybeans grown for seed production. *J. Econ. Entomol.*, 89:1010-1016
113. Levine, E., Oloumi-Sadeghi, H. and Fisher, J.R. (1992) Discovery of multiyear diapause in Illinois and South Dakota northern corn rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae) eggs and incidence of the prolonged diapause trait in Illinois. *J. Econ. Entomol.*, 85:262-267
114. Levine, E., Spencer, J.L., Isard, S.A., Onstad, D.W., Gray, M.E. (2002) Adaptation of the western corn rootworm to crop rotation: Evolution of a new strain in response to a management practice. *Am. Entomol.*, 48:94-107
115. Lew, A.C., Ball, H.J. (1979) The structure of the apparent pheromone secreting cells of female *Diabrotica virgifera*. *Annals of the Entomological Society of America*, 71:685–688
116. Ludwig, K.A., Hill, R.E. (1975) Comparison of gut contents of adult western and northern corn rootworms in northeast Nebraska. *Environ. Entomol.*, 4:435-438
117. MacDonald, P.J., Ellis, C.R. (1990) Survival time of unfed, first-instar western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) and the effects of soil type, moisture, and compaction on their mobility in soil. *Environ. Entomol.*, 19:666-671
118. Mardia, K. V., P. E. Jupp. (2000) *Statistics of directional data*. John Wiley, Chichester.
119. McPeck, M.A., Holt, R.D. (1992) The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *Am. Naturalist* 140:1010-1027
120. Meinke, L.J., Sappington, T.W., Onstad, D.W., Guillemaud, T., Miller, N.J., Komaromi, J., Levay, N., Furlan, L., Kiss, J., Toth, F. (2009) Western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) population dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, 11:29-46.
121. Metcalf, R.J. (1983) Implications and prognosis of resistance to insecticides. In Georghiu, G.P. and Saito T. (eds) *Pest Resistance to Pesticides*. John Wiley and Sons, New York, New York, pp. 703-733
122. Midgarden, D.G., Youngman, R.R., Fleischer, S.J. (1993) Spatial analysis of counts of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults on yellow sticky traps in corn: geostatistics and dispersion indices. *Environmental Entomology*, 22:1124–1133

123. Miller, N., Estoup, A., Toepfer, S., Bourguet, D., Lapchin, L., Derridj, S., Kim, K.S., Reynaud, P., Furlan, L., Guillemaud, T., (2005) Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. *Science (Washington)* 310:992
124. Miller, N., Kim, K. S., Ratcliffe, T., Estoup, A., Bourguet, D., Guillemaud T. (2006) Absence of genetic divergence between Western Corn Rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae) resistant and susceptible to control by crop rotation. *J. Econ. Entomol.*, 99:685-690
125. Miller, N., Guillemaud, T., Giordano, R., Siegfried, B., D., Gray, M. (2009) Genes, gene flow and adaptation of *Diabrotica virgifera virgifera*. *Agricultural and Forest Entomology*, 11:47-60
126. Mitchell, B.K. (1988) Adult leaf beetles as models for exploring the chemical basis of host-plant recognition. *Journal of Insect Physiology* 34:213–225
127. Moeser, J., Vidal, S. (2001) Alternative food resources for adult *Diabrotica virgifera virgifera* in Southern Hungary. VIII: *Diabrotica* Subgroup Meeting. Proceedings Book
128. Moeser, J. (2003) Nutritional ecology of the invasive maize pest *Diabrotica v. virgifera* LeConte in Europe. 89 pp. PhD thesis, Faculty of Agricultural Sciences. Georg-August-University, Goettingen.
129. Moeser, J., Vidal S (2004) Do alternative hosts enhance the invasion of the maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleopter: Chrysomelidae, Galerucinae) in Europe? *Environ. Entomol.*, 33:1169-1178
130. Moeser, J., Hibbard, B.E. (2005) A synopsis of the Nutritional Ecology of larvae and adults of *Diabrotica virgifera virgifera* (LeConte) in the new and old world - nouvelle cuisine for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* in Europe? In S.Vidal, U. Kuhlmann, and C.R. Edwards (eds.), *Western corn rootworm ecology and management*. CABI, Cambridge pp. 41-65.
131. Mooney, E., Turpin, F.T. (1976) ROWSIM: a GASP IV based rootworm simulator. In *Research Bulletin 938*, Purdue Agriculture Experiment Station West Lafayette, IN, USA.
132. Mulock, B., Chandler, L. (2000) Field-Cage Studies of *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes: Moniliaceae) for the Suppression of Adult Western Corn Rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biocontrol Science and Technology*, 10:51-60
133. Musick, G.L., and Fairchild, M.L. (1971) Field studies on rate of hatch of western corn rootworm eggs in Missouri during 1965-68. *J. Econ. Entomol.*, 64:9-11
134. Naranjo, S.E. (1990a) Comparative flight behaviour of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* in laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 55:79-90

135. Naranjo, S. E. (1990b) Influence of two mass-marking techniques on survival and flight behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). J. Econ. Entomol., 83:1360-1364
136. Naranjo, S.E. (1991) Movement of corn rootworm beetles, *Diabrotica* spp. (Coleoptera: Chrysomelidae), at cornfield boundaries in relation to sex, reproductive status and crop phenology. Environ. Entomol. 20:230-240
137. Naranjo, S.E. (1994) Flight orientation of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* (Coleoptera: Chrysomelidae) at habitat interfaces. Ann. Entomol. Soc. Am. 87:383-394
138. Nébih peszticid adatbázis (2014)  
<http://airterkep.nebih.gov.hu/ENIR/Engedelykereso/Kereso.aspx>
139. Nowatzki, T.M. (2001) Improvements in management of corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). Ph.D. dissertation, Iowa State University, Ames, IA.
140. Nowatzki, T.M., Tollefson, J.J., Calvin, D.D. (2002) Development and validation of models for predicting the seasonal emergence of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) beetles in Iowa. Environ. Entomol., 31:864-873
141. Nowatzki, T. M.; Blair, D. S.; Meinke, L. J. (2003) Quantifying Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) intrafield movement with a Rubidium marking technique. In: International Symposium on Ecology and Management of Western Corn Rootworm, Goettingen, Germany, 60.
142. O'Neal, M. E.; Gray, M. E.; Smyth, C. A. (1999) Population characteristics of a western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) strain in east-central Illinois corn and soybean fields. Journal of Economic Entomology, 92:1301-1310
143. O'Neal, M. E.; Landis, D. A.; Miller, J. R.; DiFonzo, C. D. (2004) Corn phenology influences *Diabrotica virgifera virgifera* emigration and visitation to soybean in laboratory assays. Environmental Entomology, 33:35-44
144. O'Rourke, M.E., Jones, L.E. (2011) Analysis of landscape-scale insect pest dynamics and pesticide use: an empirical and modeling study. Ecological Applications, 21:3199-3210
145. Olivieri, I., Michalakakis, Y., Gouyon, P.H. (1995) Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. Am. Naturalist 146:202-228
146. Onstad, D.W., Joselyn, M.G., Isard, S.A., Levine, E., Spencer, J.L., Bledsoe, L.W., Edwards, C.R., Di Fonzo, C.D., Willson, H. (1999) Modeling the spread of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) populations adapting to soybean-corn rotation. Environ. Entomol., 28:188-194

147. Onstad, D.W., Guse, C.A., Spencer, J.L., Levine, E., Gray, M. (2001) Modeling the adaptation to transgenic corn by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.*, 94:529-540
148. Onstad, D.W., Crowder, D.W., Mitchell, P.D., Guse, C.A., Spencer, J.L., Levine, E., Gray, M.E. (2003) Economics versus alleles: balancing IPM and IRM for rotation-resistant western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.*, 96:1872-1885
149. Onstad, D.W., Hibbard, B.E., Clark, T.L., Crowder, D.W., Carter, K.G. (2006) Analysis of density-dependent survival of *Diabrotica* (Coleoptera : Chrysomelidae) in cornfields. *Environmental Entomology*, 35:1272-1278
150. Onstad, D.W., Meinke, L.J. (2010) Modeling Evolution of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) to Transgenic Corn With Two Insecticidal Traits. *Journal of Economic Entomology*, 103:849-860
151. Oyediran, I.O., Hibbard, B.E., Clark, T.L. (2004) Prairie grasses as hosts of the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 33:740-747
152. Palmer, D.F., French, L.K. and Chiang, H.C. (1977) Effects of chill temperatures on developing western corn rootworm eggs. *Environ. Entomol.*, 6:862-864
153. Papp Komáromi, J. (2008) A vetésváltás hatása az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populáció egyedszámváltozására Dél-Magyarországon. Doktori (PhD) értekezés. Szent István Egyetem, Gödöllő.
154. Park, Y., Tollefson, J.J. (2006) Spatio-temporal dynamics of corn rootworm, *Diabrotica* spp., adults and their spatial association with environment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120:105–112
155. Pilz, C., Wegensteiner, R., Keller, S. (2008) Natural Occurrence of Insect Pathogenic Fungi and Insect Parasitic Nematodes in *Diabrotica virgifera virgifera* Populations. *BioControl*, 53:353-359
156. Pilz, C.; Toepfer, S.; Knuth, P.; Strimitzer, T.; Heimbach, U.; Grabenweger, G. (2014) Persistence of the entomoparasitic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* in maize fields. *Journal of Applied Entomology*, 138:202-212
157. Pokorádi, L, Molnár, B. (2010) Monte Carlo szimulációs valószínűségi bizonytalanságelemzés szemléltetése. Repüléstudományi Konferencia, Szolnok.  
[http://www.szrfk.hu/rtk/kulonszamok/2010\\_cikkek/Pokoradi\\_L-Molnar\\_B.pdf](http://www.szrfk.hu/rtk/kulonszamok/2010_cikkek/Pokoradi_L-Molnar_B.pdf)
158. Prinzinger, G. (1996) Monitoring of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in Hungary 1995. *IWGO Newsletter*, 16:7-11



159. Prystupa, B., Ellis, C.R., Teal, P.E.A. (1988) Attraction of adult *Diabrotica* (Coleoptera: Chrysomelidae) to corn silks and analysis of the host-finding response. *Journal of Chemical Ecology* 14:635–652
160. R Development Core Team. (2011) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>
161. Rasmann, S.; Köllner, T. G.; Degenhardt, J.; Hiltbold, I.; Toepfer, S.; Kuhlmann, U.; Gershenzon, J.; Turlings, T. C. J. (2005) Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434:732-737
162. Riedell, W.E. (1990) Rootworm and mechanical damage in maize: Greenhouse technique and plant response. *Crop Sci.*, 30:628-631
163. Ripka, G. (2008) Egy állandósult, de nem megoldható növényvédelmi gond: az amerikai kukoricabogár. *Gyakorlati Agrofórum* 19:64–66
164. Robinet, C.; Kehlenbeck, H.; Kriticos, D. J.; Baker, R. H. A.; Battisti, A.; Brunel, S.; Dupin, M.; Eyre, D.; Faccoli, M.; Ilieva, Z.; Kenis, M.; Knight, J.; Reynaud, P.; Yart, A.; Werf, W. van der (2012) A suite of models to support the quantitative assessment of spread in Pest Risk Analysis. *PLoS ONE* 7:e43366
165. Rowe, W.J., II, Potter, D.A. (1996) Vertical stratification of feeding by Japanese beetles within linden tree canopies: selective foraging or height per se? *Oecologia* 108:459–466
166. Segura-León, O.L. (2004) Phylogeography of *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte and *Diabrotica virgifera zea* Krysan and Smith (Coleoptera: Chrysomelidae). PhD Dissertation, University of Nebraska, Lincoln, Nebraska.
167. Schroeder, J.B., Ratcliffe, S.T., Gray, M.E. (2005) Effect of four cropping systems on variant western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult and egg densities and subsequent larval injury in rotated maize. *Journal of Economic Entomology*, 98:1587–1593
168. Services, K. C. (2004) Oriana: Circular statistics computer program, version 2. By Services, K. C., Pentraeth, U.K.
169. Shaw, J.T., Paullus, J.H., Luckmann, W.H. (1978) Corn rootworm oviposition in soyabeans. *J. Econ. Entomol.*, 71:189-191
170. Short, D.E., Luedtke, R.J. (1970) Larval migration of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 63:325–326
171. Short, D.E., Hill. R.E. (1972) Adult emergence, ovarian development, and oviposition sequence of the western corn rootworm in Nebraska. *J. Econ. Entomol.*, 65:685-689
172. Southwood, T. R. E., (2000) *Ecological Methods*. Oxford: Blackwell Science.

173. Spencer, J.L., Isard, S.A., Levine, E. (1999) Free flight of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) to corn and soybean plants in a walk-in wind tunnel. *J. Economic Entomol.* 92:146-155
174. Spencer, J. L.; Mabry, T. R.; Vaughn, T. T. (2003) Use of transgenic plants to measure insect herbivore movement. *J. Econ. Entomol.*, 96:1738–1749
175. Spencer, J.L., Levine, E., Isard, S.A., Mabry, T.R. (2005). Movement, dispersal and behaviour of western corn rootworm adults in rotated maize and soybean fields. In *Western corn rootworm: ecology and management* (eds: S. Vidal, U. Kuhlmann, C.R. Edwards), pp. 121-144.
176. Spencer, J.L., Hibbard, B.E., Moeser, J., & Onstad, D.W. (2009) Behaviour and ecology of the western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). *Agricultural and Forest Entomology*, 11:9-27
177. Spike, B.P., Tollefson, J.J. (1989) Relationship of root ratings, root size, and root regrowth to yield of corn injured by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 82:1760-1763
178. Strachan, S.D., Kaplan S.L. (2001) Responses of High-Oil and Hybrid Corn to Rootworm Beetles during Pollination. *Agron. J.* 93:1043-1048
179. Staetz, C.A., Ball, H.J., Carlson, S.D. (1976) Antennal morphology of *Diabrotica virgifera* adults (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69:695-698
180. Sutter, G.R., Fisher, J.R., Elliott, N.C., Branson, T.F. (1990) Effect of insecticide treatments on root lodging and yields of maize in controlled infestations of western corn rootworms (Coleoptera, Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 83:2414-2420
181. Sutter, G.R., Branson, T.F., Fisher, J.R. and Elliott, N.C. (1991) Effect of insecticides on survival, development, fecundity, and sex ratio in controlled infestations of western corn rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 84:1905-1912
182. Suttle, P.J., Musick, G.J., Fairchild, M.L. (1967) Study of larval migration of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 60:1226–1228
183. Szalai, M., Komaromi, J.P., Bazok, R., Barcic, J.I., Kiss, J., Toepfer, S. (2011a) Generational growth rate estimates of *Diabrotica virgifera virgifera* populations (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Pest Sci.* 84:133-142
184. Szalai, M., Kőszegi, J., Toepfer, S., Kiss, J. (2011b) Colonisation of First-year Maize Fields by Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) from Adjacent Infested Maize Fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 46:213-223

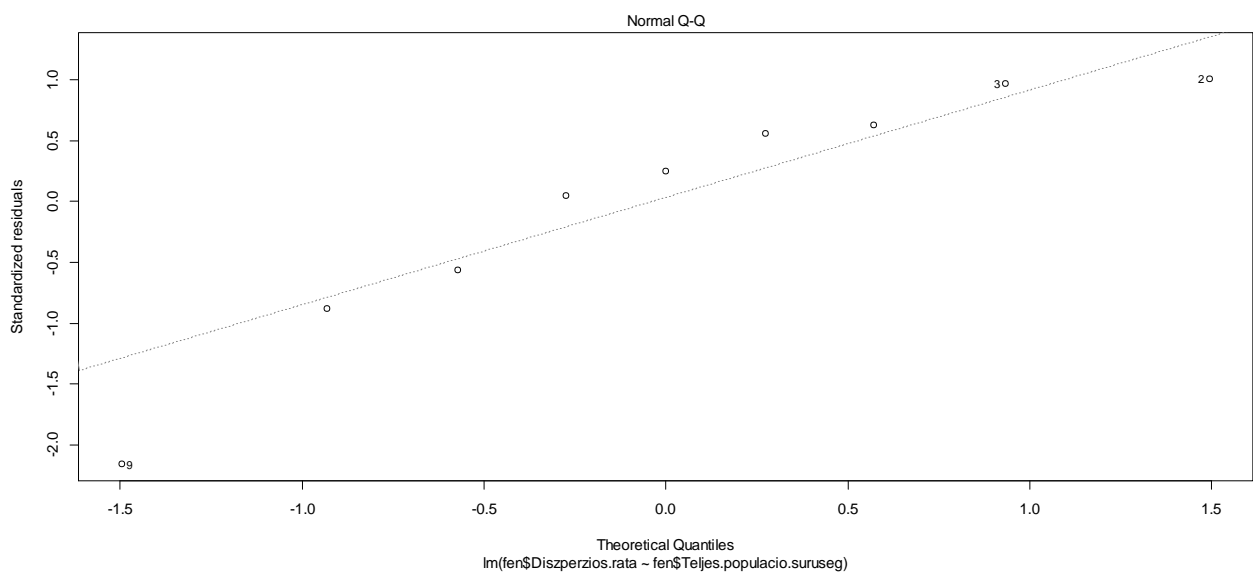
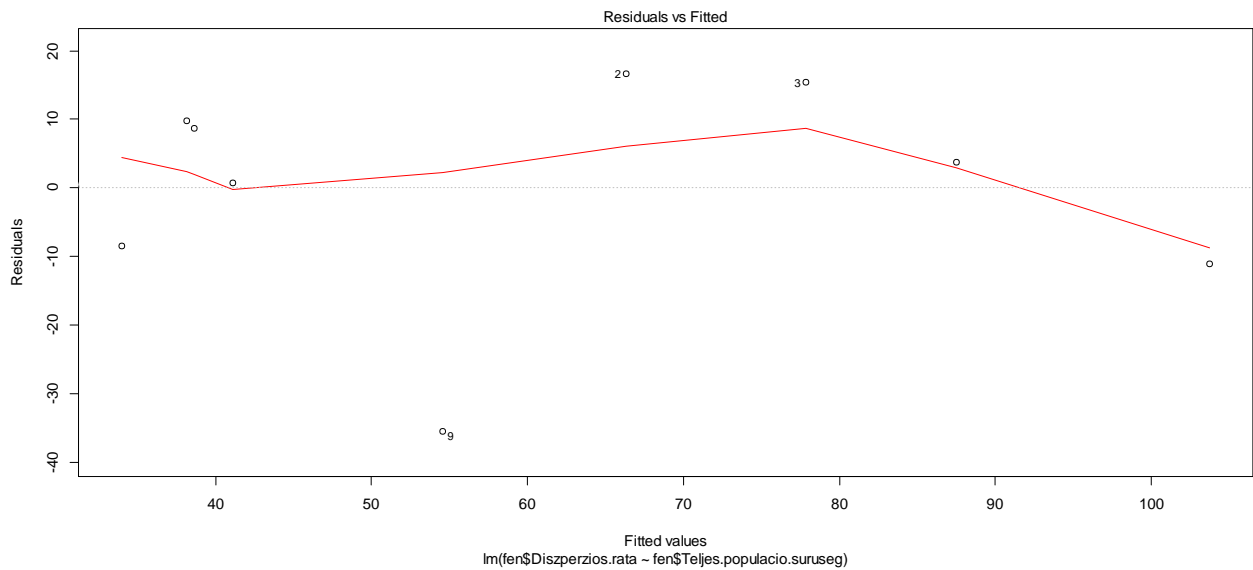
185. Szalai, M. (2012) Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populációdinamikájának térség szintű modellezése. Doktori (PhD) értekezés. Szent István Egyetem, Gödöllő.
186. Szalai, M., Kiss, J., Kover, Sz., Toepfer, S. (2014) Simulating crop rotation strategies with a spatiotemporal lattice model to improve legislation for the management of the maize pest *Diabrotica virgifera virgifera*. *Agricult. Systems* 124:39-50
187. Toepfer, S., Kuhlmann, U. (2004) Survey for Natural Enemies of the Invasive Alien Chrysomelid, *Diabrotica virgifera virgifera*, in Central Europe. *BioControl*, 49:385-395
188. Toepfer, S., Levay, N., Kiss, J. (2005a) Suitability of different fluorescence powders for mass-marking the chrysomelid, *Diabrotica virgifera virgifera*. *Journal of Applied Entomology*, 129:456–464
189. Toepfer, S., Kuhlmann, U. (2005b) Natural mortality factors acting on western corn rootworm populations: a comparison between the United States and Central Europe. In: *Western corn rootworm: ecology and management* (eds: S. Vidal, U. Kuhlmann, C.R. Edwards), pp. 95-119
190. Toepfer, S., Levay, N., Kiss, J. (2006a) Adult movements of newly introduced alien *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) from non-host habitats. *Bulletin of Entomological Research*, 96:327–335
191. Toepfer, S., Kuhlmann, U. (2006b) Constructing life-tables for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* (Col.; Chrysomelidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 130:193–205
192. Toepfer, S., Ellsbury, M.M., Eschen, R., Kuhlmann, U. (2007) Spatial clustering of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Agriotes ustulatus* in small-scale maize fields without topographic relief drift. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124:61–75
193. Toepfer, S., Haye, T., Erlandson, M., Goettel, M., Lundgren, J.G., Kleespies, R.G., Weber, D.C., Walsh, G.C., Peters, A., Ehlers, R.U., Strasser, H., Moore, D., Keller, S., Vidal, S., & Kuhlmann, U. (2009) A review of the natural enemies of beetles in the subtribe Diabroticina (Coleoptera: Chrysomelidae): implications for sustainable pest management. *Biocontrol Science and Technology*, 19:1-65
194. Toepfer, S.; Haye, T.; Kuhlman, U.; Zellner, M. (2010) Studies on the flight and oviposition behavior of western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* in various non-maize crops in rotations. *Julius-Kühn-Archiv*. 428:189
195. Toepfer, S., Zellner, M., Kuhlmann, U. (2011) Oviposition of *Diabrotica* in non-maize crops and implications on crop rotation. *Bulletin of Entomological Research*, 96:327-335.

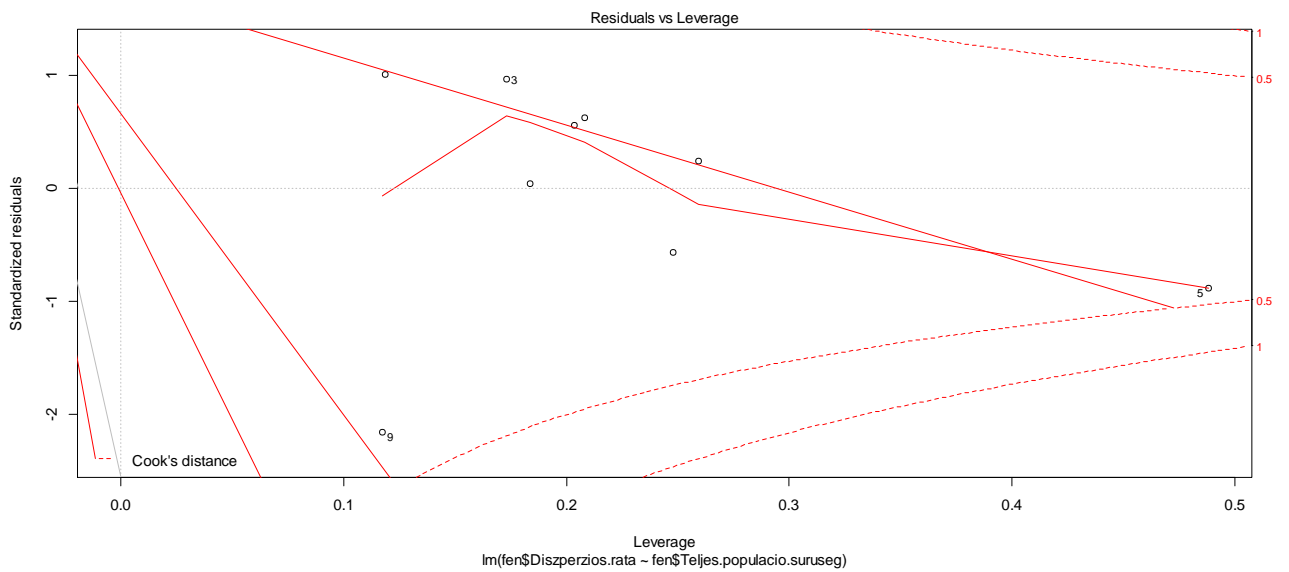
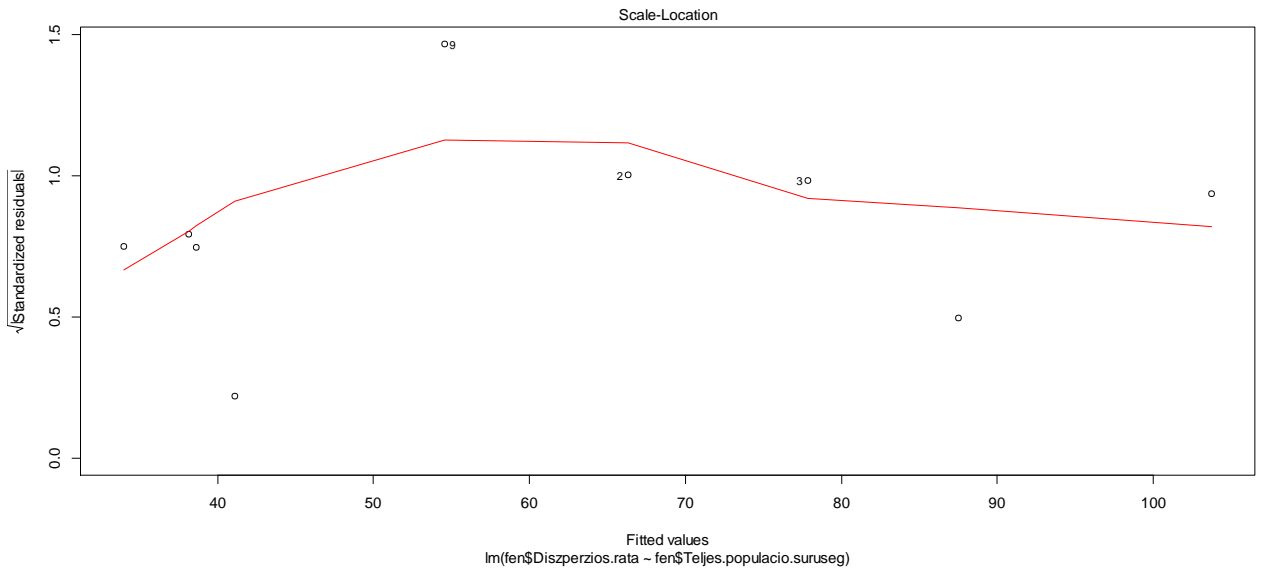
196. Tsuda, Y.; Suwonkerd, W.; Takagi, M. (2011) Mark-release-recapture studies on flight distance and survival rate of anopheline mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Northern Thailand. *Medical Entomology and Zoology*, 62:85-92
197. Tuska T., Kiss J., Edwards, C.R., Szabó Z., Ondrusz I., Miskuczka P., Garai A. (2002) Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) imágó veszélyességi küszöbértékének (biberágás) meghatározása vetőmag-kukoricában. *Növényvédelem* 38:505-511
198. Tuska T., Kiss J., Edwards, C.R., Szabó Z., Ondrusz I., Miskuczka P., Garai A. (2003) Establishing economic thresholds for silk feeding by Western Corn Rootworm adults in seed and commercial corn. *International Symposium on the Ecology and Management of Western Corn Rootworm. Abstract book* p. 25.
199. Vanwoerkom, G.J., Turpin, F.T., Barret, J.R. Jr. (1980) Influence of constant and changing temperatures on locomotor activity of adult western corn rootworms (*Diabrotica virgifera*) in the laboratory. *Environmental Entomology*, 9:32–34
200. Vanwoerkom, G.J., Turpin, F.T., Barrett, J.R. (1983) Wind effect on western corn rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae) flight behavior. *Environ. Entomol.* 12:196-200
201. Vidal, S., Kuhlmann, U., Edwards, C. R. (eds) (2005) *Western corn rootworm: ecology and management*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
202. Weatherwax, P. (1954) *Indian corn in old America*. Maxillan, New York, p. 253.
203. Weiss, M.J., and Mayo, Z.B. (1983) Potential of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval counts to estimate larval populations to make control decisions. *J. Econ. Entomol.*, 76:158-161
204. Weiss, N.J., Seewers, K.P., Mayo, Z.B. (1985) Influence of WCR larval densities and damage on corn rootworm survival, development time, size and sex ratio (Coleoptera Chrysomelidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 58:397-402
205. Witkowski, J.F., Owens, J.C., Tollefson, J.J. (1975) Diel activity and vertical flight distribution of adult western corn rootworms in Iowa cornfields. *J. Econ. Entomol.*, 68:351-352
206. Zar, J. H. (1998) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, New Jersey

## 2. számú melléklet

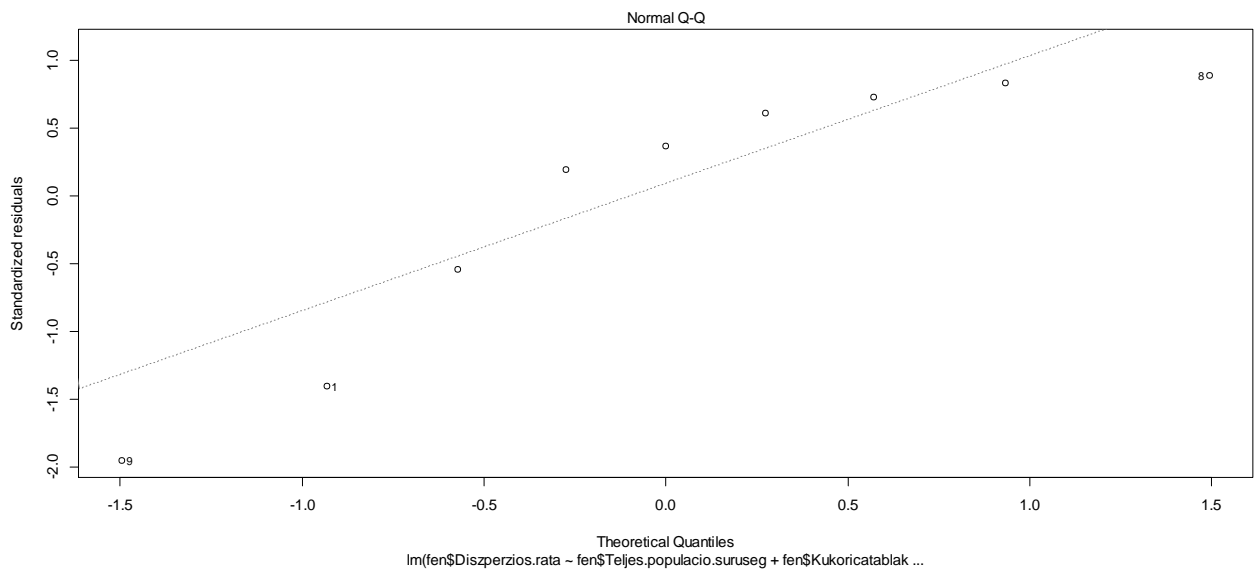
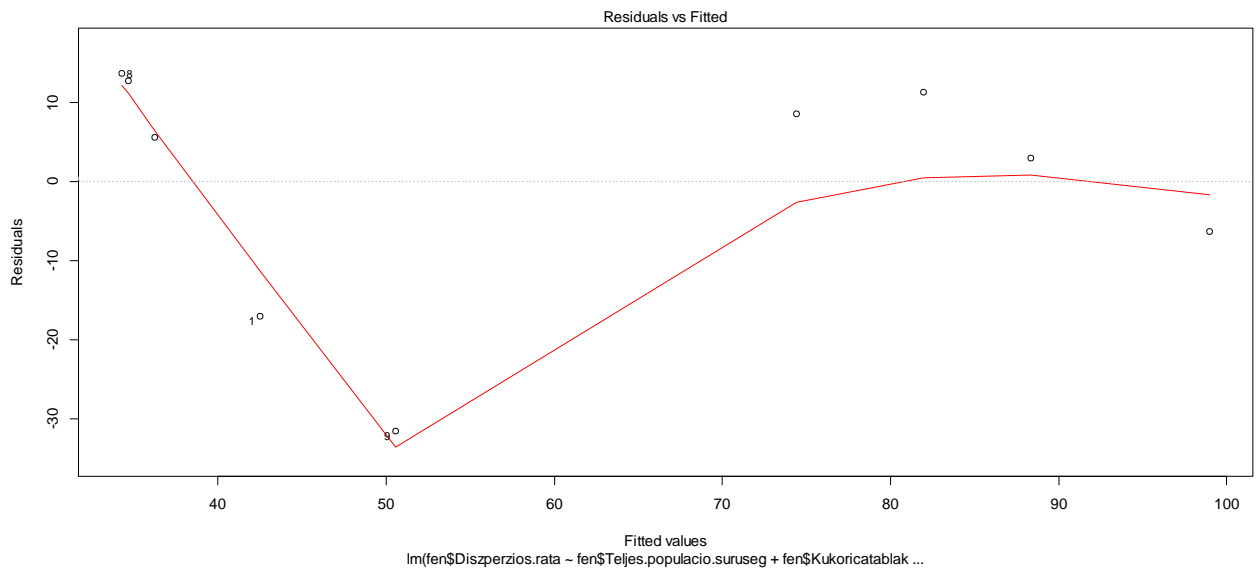
Regressziós modellek diagnosztikai ábrái:

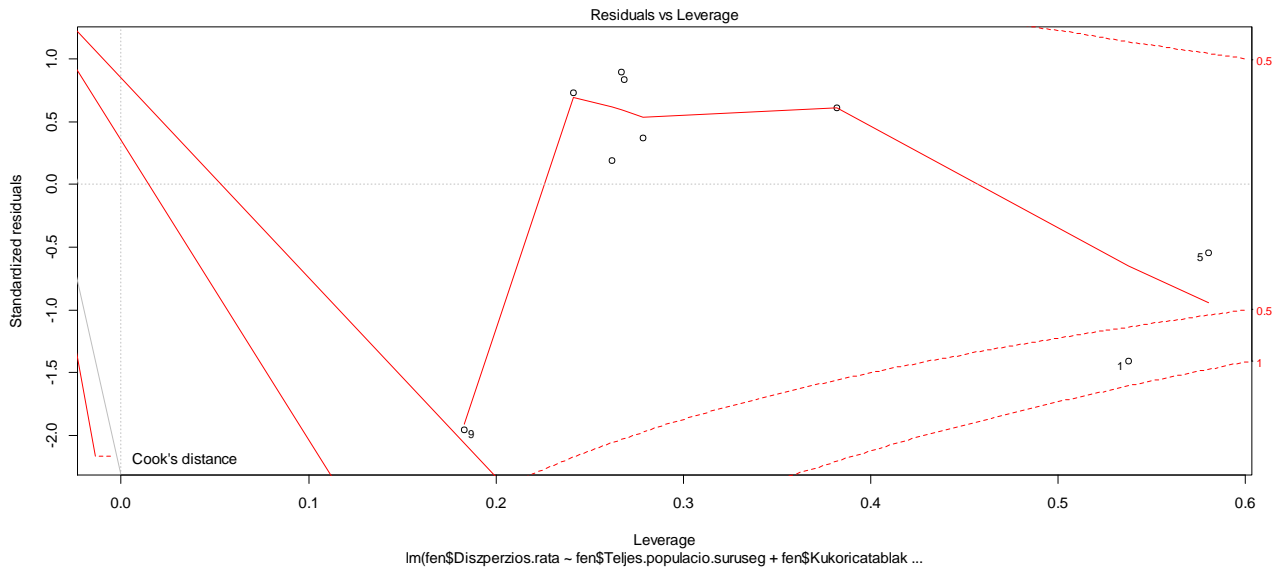
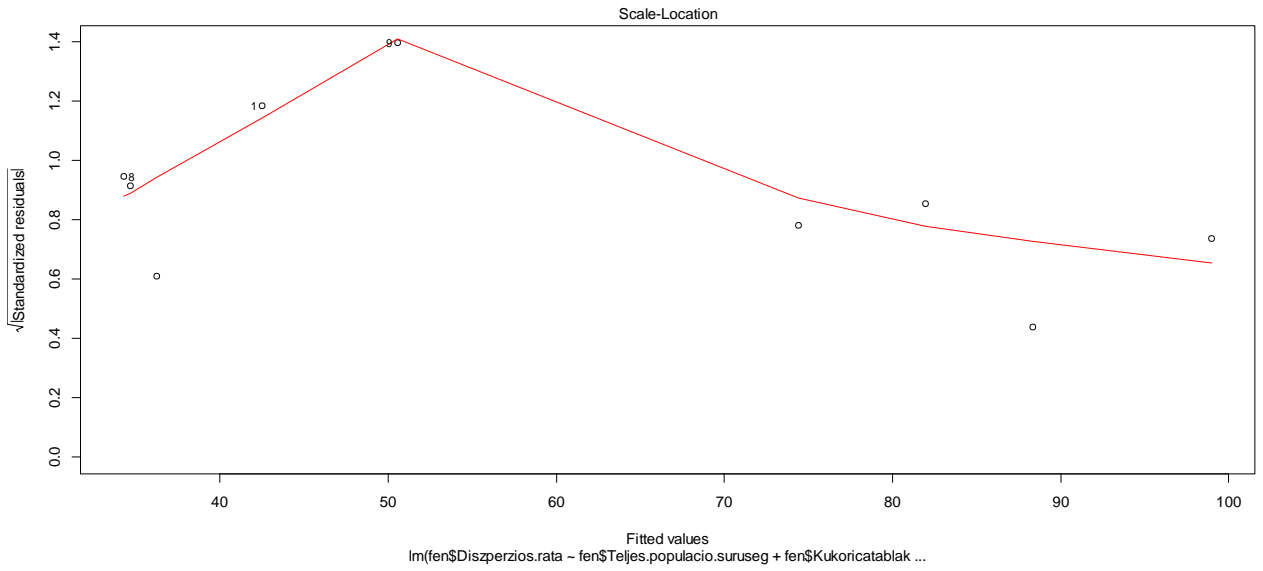
### Első eset: független változó-teljes populáció sűrűség





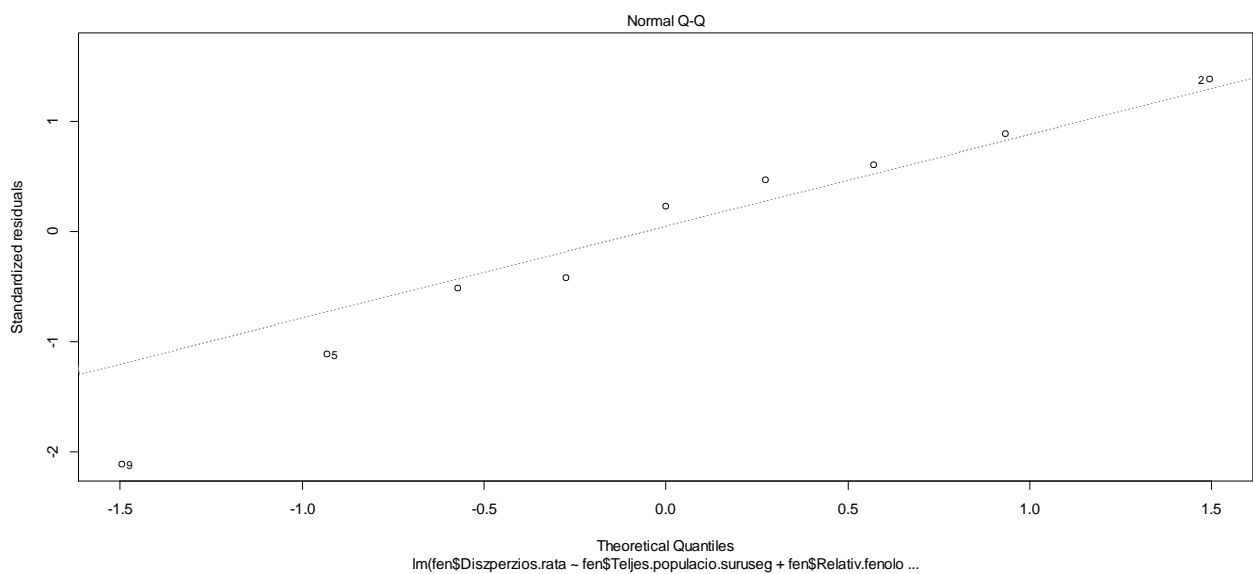
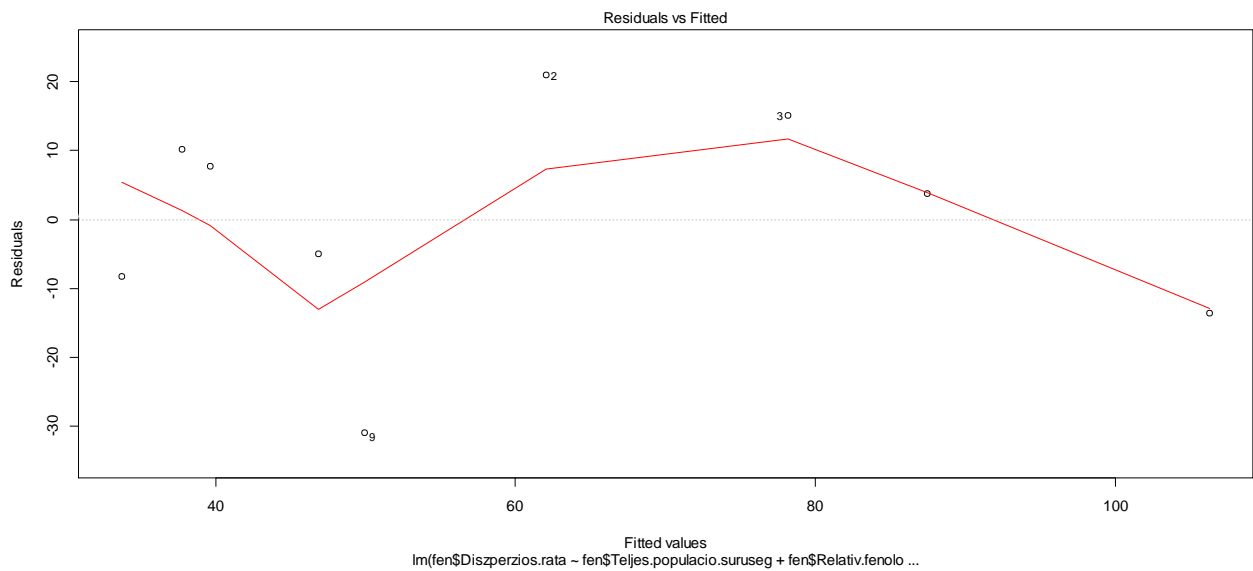
## Második eset: független változók-teljes populáció sűrűség és kukoricatáblák közötti távolság

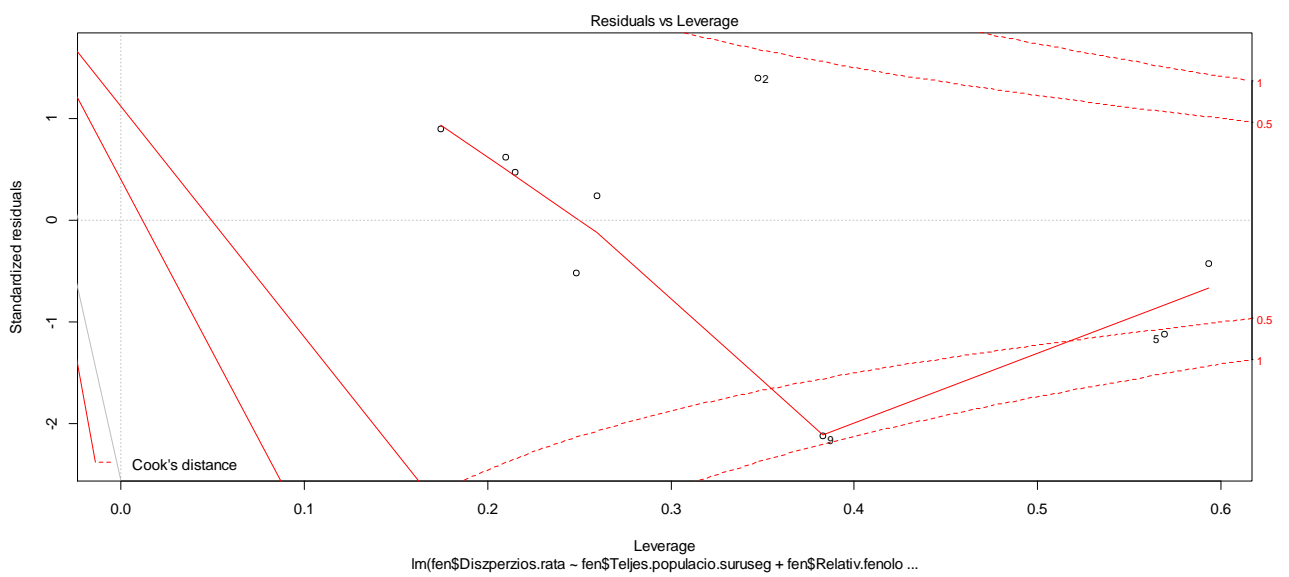
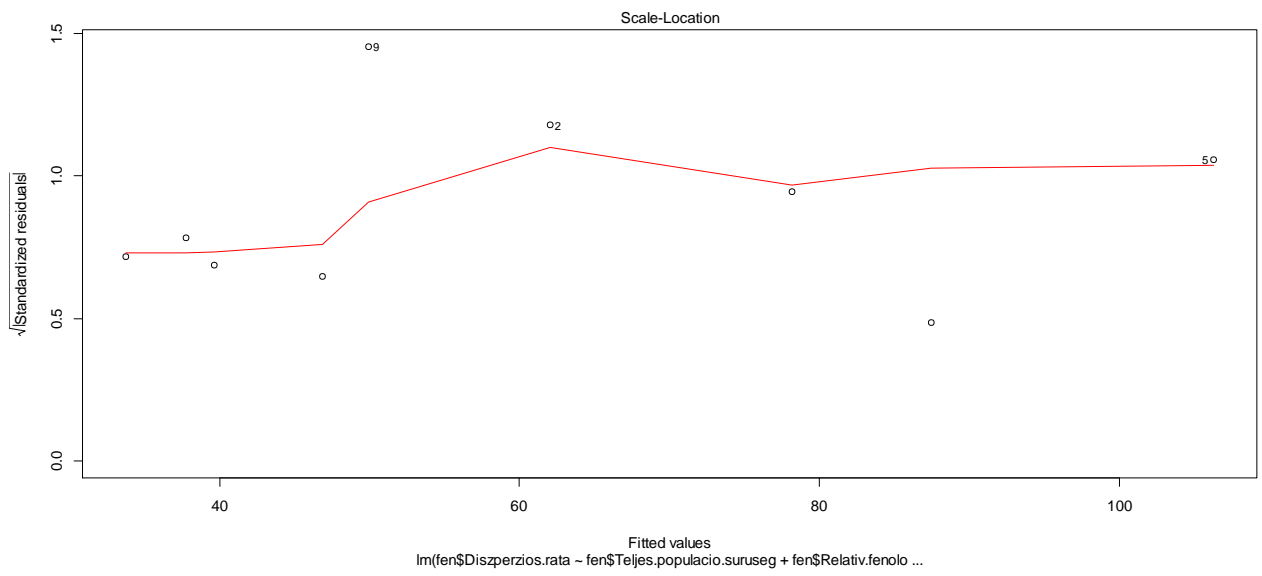




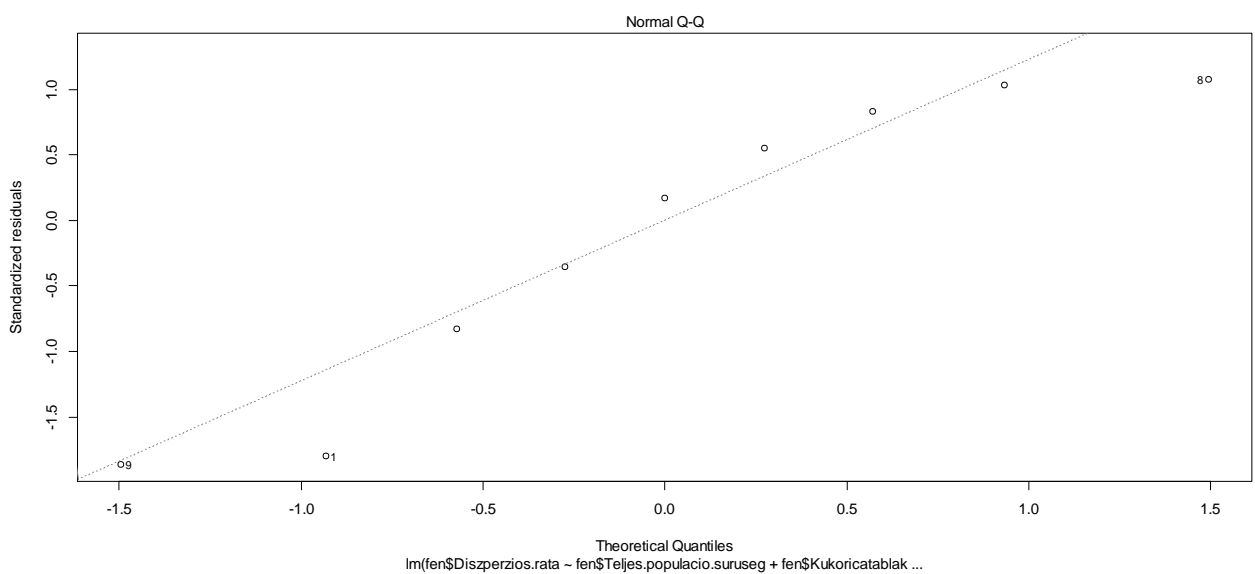
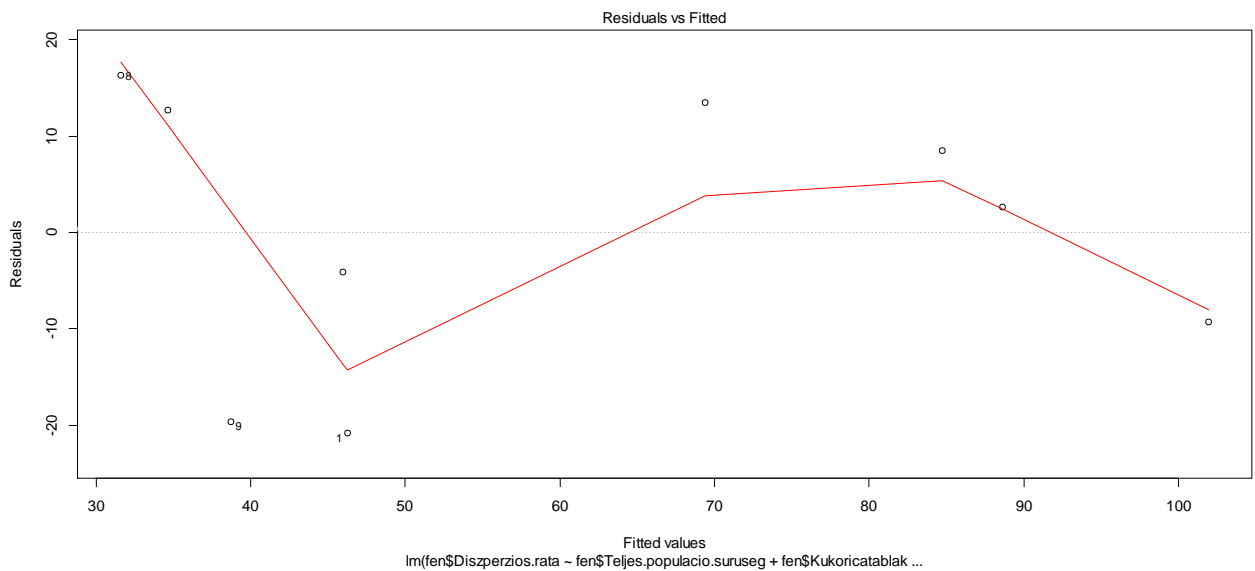


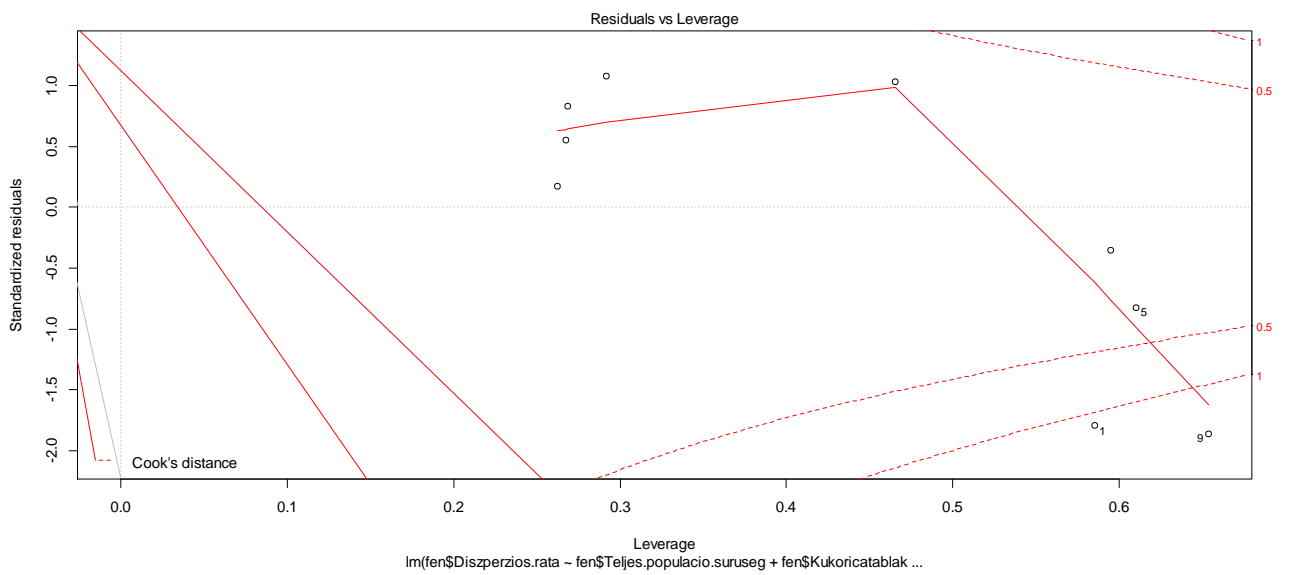
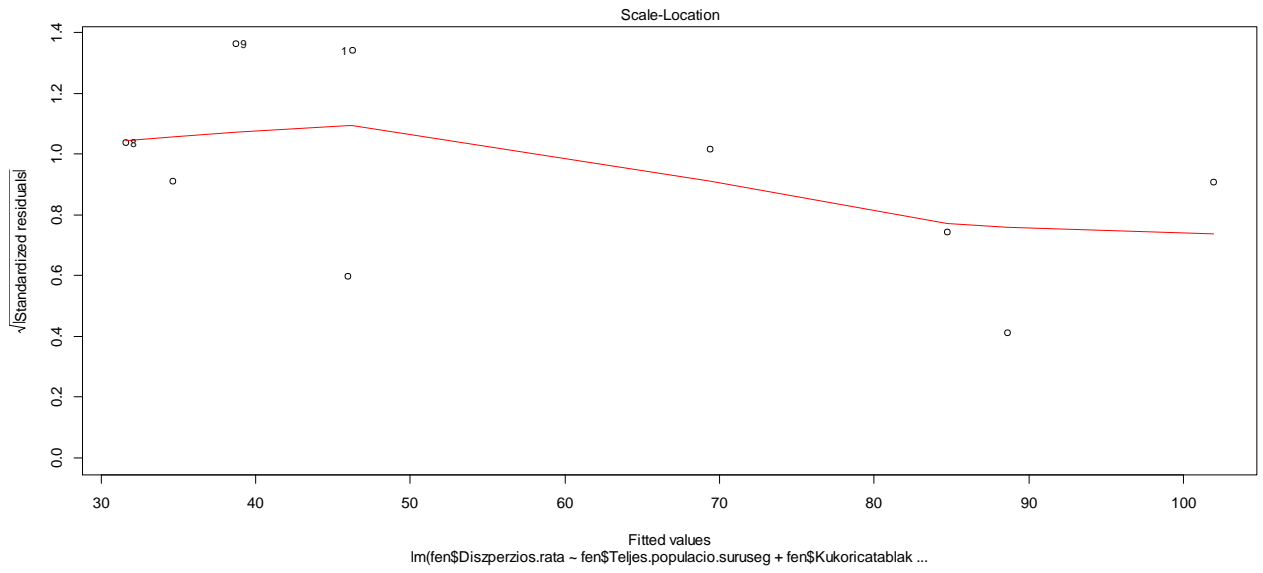
### Harmadik eset: független változók-teljes populáció sűrűség és relative fenológiai állapot





**Negyedik eset: független változók-teljes populáció sűrűség, kukoricatáblák közötti távolság, relative fenológiai állapot**





### 3. számú melléklet

Futtatott kódok:

#### 1. eset

```
sorszam=1
ciklusokszama=100000
x=matrix(data=NA, nrow=ciklusokszama*99, ncol=4)
for(j in 1:99)
{
for(vetesváltas in 1:ciklusokszama){
highmigration=0
while(highmigration<=0.004||highmigration>=0.933){
growthrate=0
while(growthrate<=0.69||growthrate>=13.08){
growthrate=rnorm(1,3.85,1.94)
}
initialpopulation=0
while(initialpopulation<=1||initialpopulation>=10.0){
initialpopulation=rnorm(1,4.5,0.5)
}
population=initialpopulation*growthrate
highmigration=(15.4+2.1*population)/100
}
lowmigration=0
while(lowmigration<=0.004||lowmigration>=0.933){
lowmigration=rnorm(1,0.28,0.275)
}
if(population<8){
migration=lowmigration
}
else{
```

```

migration=highmigration
}
continuous=(population*(j/100))-(population*(j/100)*migration)+(population*(j/100)*migration*(j/100))
firstyear=population*(j/100)*migration*(1-(j/100))
x[sorszam,1]=vetesvaltas
x[sorszam,2]=j/100
x[sorszam,3]=continuous
x[sorszam,4]=firstyear
sorszam=sorszam+1
}
}
continuousmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor in 1:99){
eleje=qsor*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege=qsor*ciklusokszama
eredm = quantile(x[eleje:vege,3],c(.95))
continuousmatrix[qsor,1]=qsor
continuousmatrix[qsor,2]=eredm[1]
continuousmatrix[qsor,3]=eredm[2]
}
firstyearmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor2 in 1:99){
eleje2=qsor2*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege2=qsor2*ciklusokszama
eredm2 = quantile(x[eleje2:vege2,4],c(.95))
firstyearmatrix[qsor2,1]=qsor2
firstyearmatrix[qsor2,2]=eredm2[1]
firstyearmatrix[qsor2,3]=eredm2[2]
}

```

**2. eset**

```

sorszam=1

ciklusokszama=100000

x=matrix(data=NA, nrow=ciklusokszama*99, ncol=4)

for(j in 1:99)
{
  for(vetesvaltas in 1:ciklusokszama){
    highmigration=0
    while(highmigration<=0.004||highmigration>=0.933){
      growthrate=0
      while(growthrate<=0.69||growthrate>=13.08){
        growthrate=rnorm(1,3.85,1.94)
      }
      initialpopulation=0
      while(initialpopulation<=1||initialpopulation>=10.0){
        initialpopulation=rnorm(1,4.5,0.5)
      }
      population=initialpopulation*growthrate
      dist=0
      while(dist<=1||dist>=1380){
        dist=rnorm(1,70,319)
      }
      highmigration=(41.2+1.38*population-0.27*dist)/100
    }
    lowmigration=0
    while(lowmigration<=0.004||lowmigration>=0.933){
      lowmigration=rnorm(1,0.28,0.275)
    }
    if(population<8){
      migration=lowmigration
    }
  }
}

```

```

else{
migration=highmigration
}
continuous=(population*(j/100))-(population*(j/100)*migration)+(population*(j/100)*migration*(j/100))
firstyear=population*(j/100)*migration*(1-(j/100))
x[sorszam,1]=vetesvaltas
x[sorszam,2]=j/100
x[sorszam,3]=continuous
x[sorszam,4]=firstyear
sorszam=sorszam+1
}
}
continuousmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor in 1:99){
eleje=qsor*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege=qsor*ciklusokszama
eredm = quantile(x[eleje:vege,3],c(.95))
continuousmatrix[qsor,1]=qsor
continuousmatrix[qsor,2]=eredm[1]
continuousmatrix[qsor,3]=eredm[2]
}
firstyearmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor2 in 1:99){
eleje2=qsor2*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege2=qsor2*ciklusokszama
eredm2 = quantile(x[eleje2:vege2,4],c(.95))
firstyearmatrix[qsor2,1]=qsor2
firstyearmatrix[qsor2,2]=eredm2[1]
firstyearmatrix[qsor2,3]=eredm2[2]
}

```



### 3. eset

```

sorszam=1

ciklusokszama=100000

x=matrix(data=NA, nrow=ciklusokszama*99, ncol=4)

for(j in 1:99)
{
  for(vetesvaltas in 1:ciklusokszama){
    highmigration=0
    while(highmigration<=0.004||highmigration>=0.933){
      growthrate=0
      while(growthrate<=0.69||growthrate>=13.08){
        growthrate=rnorm(1,3.85,1.94)
      }
      initialpopulation=0
      while(initialpopulation<=1||initialpopulation>=10.0){
        initialpopulation=rnorm(1,4.5,0.5)
      }
      population=initialpopulation*growthrate
      phen=0
      while(phen<=-0.3||phen>=0.5){
        phen=rnorm(1,0.025,0.153)
      }
      highmigration=(14+2.2*population-21.5*phen)/100
    }
    lowmigration=0
    while(lowmigration<=0.004||lowmigration>=0.933){
      lowmigration=rnorm(1,0.28,0.275)
    }
    if(population<8){
      migration=lowmigration
    }
  }
}

```

```

else{
migration=highmigration
}
continuous=(population*(j/100))-(population*(j/100)*migration)+(population*(j/100)*migration*(j/100))
firstyear=population*(j/100)*migration*(1-(j/100))
x[sorszam,1]=vetesvaltas
x[sorszam,2]=j/100
x[sorszam,3]=continuous
x[sorszam,4]=firstyear
sorszam=sorszam+1
}
}
continuousmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor in 1:99){
eleje=qsor*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege=qsor*ciklusokszama
eredm = quantile(x[eleje:vege,3],c(.95))
continuousmatrix[qsor,1]=qsor
continuousmatrix[qsor,2]=eredm[1]
continuousmatrix[qsor,3]=eredm[2]
}
firstyearmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor2 in 1:99){
eleje2=qsor2*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege2=qsor2*ciklusokszama
eredm2 = quantile(x[eleje2:vege2,4],c(.95))
firstyearmatrix[qsor2,1]=qsor2
firstyearmatrix[qsor2,2]=eredm2[1]
firstyearmatrix[qsor2,3]=eredm2[2]
}

```

#### 4. eset

```

sorszam=1

ciklusokszama=100000

x=matrix(data=NA, nrow=ciklusokszama*99, ncol=4)

for(j in 1:99)
{
  for(vetesvaltas in 1:ciklusokszama){

    highmigration=0

    while(highmigration<=0.004||highmigration>=0.933){

      growthrate=0

      while(growthrate<=0.69||growthrate>=13.08){

        growthrate=rnorm(1,3.85,1.94)

      }

      initialpopulation=0

      while(initialpopulation<=1||initialpopulation>=10.0){

        initialpopulation=rnorm(1,4.5,0.5)

      }

      population=initialpopulation*growthrate

      dist=0

      while(dist<=1||dist>=1380){

        dist=rnorm(1,70,319)

      }

      phen=0

      while(phen<=-0.3||phen>=0.5){

        phen=rnorm(1,0.025,0.153)

      }

      highmigration=(51.2+1.1*population-0.4*dist-45.4*phen)/100

    }

    lowmigration=0

    while(lowmigration<=0.004||lowmigration>=0.933){

      lowmigration=rnorm(1,0.28,0.275)

    }

    if(population<8){

```

```

migration=lowmigration
}
else{
migration=highmigration
}
continuous=(population*(j/100))-(population*(j/100)*migration)+(population*(j/100)*migration*(j/100))
firstyear=population*(j/100)*migration*(1-(j/100))
x[sorszam,1]=vetesvaltas
x[sorszam,2]=j/100
x[sorszam,3]=continuous
x[sorszam,4]=firstyear
sorszam=sorszam+1
}
}
continuousmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor in 1:99){
eleje=qsor*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege=qsor*ciklusokszama
eredm = quantile(x[eleje:vege,3],c(.95))
continuousmatrix[qsor,1]=qsor
continuousmatrix[qsor,2]=eredm[1]
continuousmatrix[qsor,3]=eredm[2]
}
firstyearmatrix=matrix(data=NA, nrow=99, ncol=3)
for(qsor2 in 1:99){
eleje2=qsor2*ciklusokszama-(ciklusokszama-1)
vege2=qsor2*ciklusokszama
eredm2 = quantile(x[eleje2:vege2,4],c(.95))
firstyearmatrix[qsor2,1]=qsor2
firstyearmatrix[qsor2,2]=eredm2[1]
firstyearmatrix[qsor2,3]=eredm2[2]
}

```

#### 4. számú melléklet

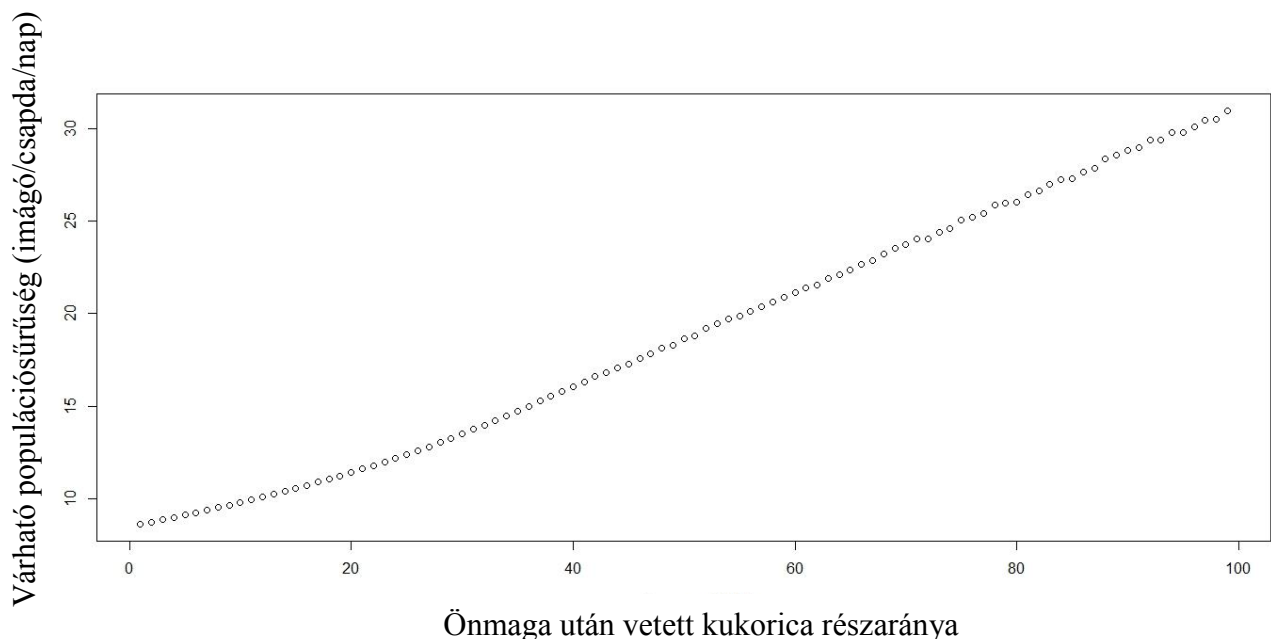
Modell futtatási eredmények a házi védelem során felmerült javaslatnak megfelelően. Első eset (magas populációsűrűség esetén a diszperziós rátát meghatározó változó a teljes populációsűrűség), 10000 futtatás. Önmaga után visszavetett kukoricatábla várható populációsűrűsége.

A kimeneti paraméterből töröltem a kifogásolt szorzó tényezőt:

$$\text{continuous}=(\text{population})-(\text{population}*\text{migration})+(\text{population}*\text{migration}*(j/100))$$

A várható populációsűrűség (modell 95 percentilis értékei alapján) az önmaga után vethető kukorica 1 %-os arányánál 8,63 imágó/csapda/nap, ami a modellben definiált gazdasági kárküszöb érték felett van (5 imágó/csapda/nap). A modell eredményei alapján tehát nem szabad önmaga után vetett kukoricát tartani a vetésszerkezetben, a vetésváltási arány 100 % kell, hogy legyen.

Az alábbi ábrán grafikusán szemléltetem a fenti leírt adatokat.



## **Köszönetnyilvánítás**

Köszönetemet szeretném kifejezni konzulenseimnek, Dr. Kiss Józsefnek és Dr. Stefan Toepfernek, akik az elmúlt évek során mind szakmailag, mind emberileg támogattak. Kitartóan hittek bennem a sikerekben gazdag és a nehézségekkel teli időszakokban egyaránt.

Köszönettel tartozom a jelölés-kibocsátás-visszafogás vizsgálat kivitelezésében nyújtott segítségükért Kovács Erzsébetnek és Szűcs Mariannának.

Végtelenül hálás vagyok azoknak a gazdálkodóknak, akik lehetővé tették, hogy földjeiken a diszpeziós vizsgáldataimat végezhessem. Sokan közülük magukra vállalták a csapadék heti rendszerességgel történő cseréjét is - ellenszolgáltatás nélkül.

Név szerint:

Béres József növényvédelmi vezető, Gorzsa Mezőgazdasági Zrt. - Hódmezővásárhely

Bodor István gazdálkodó - Miszla

Dávid Ferenc gazdálkodó - Regöly

Fehér Attila gazdálkodó - Sárszentlőrinc

Gazdag József gazdálkodó - Kajdacs

Göloncsér Tibor gazdálkodó – Nagydorog

Hanák Tibor gazdálkodó – Regöly

Hatala Mihály termelésirányító, Hódagro Zrt. – Hódmezővásárhely

Kovács Ferenc tulajdonos, Kajd-Mező Kft. - Kajdacs

Lakos János gazdálkodó – Regöly

Rácz László gazdálkodó – Regöly

Söllei József gazdálkodó – Regöly

Tóth István gazdálkodó - Nagydorog

Vizi László gazdálkodó – Miszla

Zsók Csaba gazdálkodó - Szálka

Köszönöm Nyúl Balázs programtervező matematikusnak a program megírásában nyújtott technikai segítségét.

Köszönöm családomnak és barátaimnak mindazt a támogatást és biztatást, ami nélkül nem jutottam volna el idáig. Külön köszönöm a disszertáció megírásának időszakában nyújtott segítségüket.

**Hubának és Csomának...**