



**DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS**

**PANNON EGYETEM GEORGIKON KAR**

**ÁLLAT- ÉS AGRÁRKÖRNYEZET-TUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA**

**FESTETICS DOKTORI ISKOLA**

**ISKOLAVEZETŐ:**

Dr. Anda Angéla  
egyetemi tanár

**TÉMAVEZETŐ:**

Dr. Samu Ferenc  
tudományos tanácsadó

**BELSŐ TÉMAVEZETŐ:**

Dr. Marczali Zsolt Ferenc  
egyetemi docens

**PÓKOK NÖVÉNYVÉDELMI SZEREPE KÁRTEVŐ ROVAROKKAL SZEMBEN**

DOI:10.18136/PE.2019.710

**Készítette:**

**Beleznai Orsolya Ágnes**

**KESZTHELY**

**2019**

## PÓKOK NÖVÉNYVÉDELMI SZEREPE KÁRTEVŐ ROVAROKKAL SZEMBEN

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében

Írta:

Beleznai Orsolya Ágnes

Készült a Pannon Egyetem Fesztetics Doktori iskolája, Környezettudományok programja, Élőlények az agrárkörnyezetben alprogramja keretében.

Témavezető: Dr. Samu Ferenc

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)

Belső témavezető: Dr. Marczali Zsolt Ferenc

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)

A jelölt a doktori szigorlaton .....%-ot ért el,

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve: ..... igen /nem

.....  
(aláírás)

Bíráló neve: ..... igen /nem

.....  
(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján .....%-ot ért el.

Keszthely,

.....  
a Bíráló Bizottság  
elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése: .....

.....  
Az EDHT elnöke

## TARTALOM

Kivonatok .....	7
Magyar nyelvű kivonat.....	7
Abstract.....	9
El extracto .....	11
1 Bevezetés .....	14
1.1 Pókok ökológiai szerepe.....	15
1.1.1 Táplálékválasztás, táplálkozás.....	16
1.2 Pókok felhasználása a biológiai védekezésben .....	17
1.3 Pókok nem letális hatása a prédaállatokra .....	18
1.4 Predátor-vektor-kórokozó kaszkád hatások .....	20
1.4.1 A vizsgált pók-kabóca-vírus modell rendszer.....	21
1.4.1.1 A <i>Tibellus oblongus</i> faj általános jellemzői.....	21
1.4.1.2 A <i>Psammotettix alienus</i> általános jellemzői.....	23
1.4.1.3 A búzatörpülés-vírus– Wheat Dwarf Virus (WDV) .....	24
1.4.2 A vizsgált pók-bogár-hőmérséklet modell rendszer .....	26
1.4.2.1 A <i>Tigrosa helluo</i> általános jellemzői.....	27
1.4.2.2 A <i>Pisaurina mira</i> általános jellemzői .....	29
1.4.2.3 A <i>Diabrotica undecimpunctata howardi</i> általános jellemzői .....	30
1.4.2.4 A klímaváltozás hatása a préda-predátor kapcsolatokra.....	31
1.5 Pókgyomortartalom-vizsgálat .....	32
1.5.1 A polimeráz láncreakció .....	34
1.5.2 Primer tervezés .....	35
1.5.3 DNS szekvenálás.....	36
1.5.4 A gélelektroforézis .....	38
2 Célkitűzések.....	40
2.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai.....	40
2.1.1 Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban .....	41
2.1.2 Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban .....	41
2.2 A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai.....	42
2.3 Pókgyomortartalom vizsgálatok .....	42
3 Anyag és módszer .....	43
3.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai.....	43
3.1.1 Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban .....	43

3.1.1.1	A kísérleti állatok gyűjtése és tartása.....	43
3.1.1.2	Viselkedési megfigyelések.....	43
3.1.1.3	A mozgásaktivitás megfigyelései.....	44
3.1.1.4	A táplálkozás megfigyelései .....	46
3.1.1.5	Statisztikai analízis.....	46
3.1.2	Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban .....	49
3.1.2.1	A kísérleti állatok gyűjtése és tartása.....	49
3.1.2.2	A kísérleti elrendezés .....	50
3.2	A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai.....	55
3.2.1	A kísérleti állatok gyűjtése és tartása.....	55
3.2.2	A fajok kritikus hőmérsékleti maximuma.....	55
3.2.3	A hőmérséklet hatása a tönkövény – uborkabogár – pók tritrofikus rendszerre ...	56
3.2.4	Statisztikai elemzés .....	57
3.3	Pókgyomortartalom vizsgálatok .....	59
3.3.1	A kísérleti állatok gyűjtése és tartása.....	59
3.3.2	A kísérleti beállítás .....	59
4	Eredmények és értékelésük .....	64
4.1	A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai.....	64
4.1.1	Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban .....	64
4.1.2	Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban .....	69
4.1.2.1	Penetrációk száma .....	69
4.1.2.2	Penetráció sikeressége.....	71
4.2	A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai.....	74
4.2.1	Kritikus hőmérsékleti maximum (CTM50) .....	74
4.2.2	Tritrofikus rendszer .....	75
4.3	Pókgyomortartalom vizsgálatok .....	77
4.3.1	<i>Psammotettix alienus</i> DNS kimutathatósági vizsgálatok és hígítási sor .....	77
4.3.2	Non-target teszt eredményei.....	79
4.3.3	A <i>Tibellus oblongus</i> gyomortartalom vizsgálatának eredményei .....	81
5	Megvitatás, következtetések és javaslatok.....	84
5.1	A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai.....	84
5.1.1	Viselkedés megfigyelése mezokozmoszban.....	84
5.1.2	Viselkedés megfigyelése mikrokozmoszban .....	87
5.2	A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai.....	89

5.3	Pókgyomortartalom vizsgálatok .....	94
6	Összefoglalás.....	96
7	Köszönetnyilvánítás.....	98
8	Irodalomjegyzék.....	99
9	A doktori értekezés tézisei .....	113
9.1	Magyar nyelvű tézispontok.....	113
9.2	Angol nyelvű tézispontok.....	114
10	Mellékletek.....	115

## Kivonatok

### Magyar nyelvű kivonat

A ragadozó ízeltlábúak predációs tevékenységükkel a rovarpopulációk dinamikus egyensúlyának megőrzésében is szerepet játszanak. A legtöbb élőhelyen az egyik legfontosabb generalista ízeltlábú csoportot a pókok alkotják, ezáltal jelentős szerepük van a kártevő populációk egyensúlyának szabályozásában.

A ragadozó állatok nem letális hatásai a kártevő rovarok és természetes ellenségeik közötti komplex kölcsönhatások részét képezik, és jelentősen befolyásolják a kártevők táplálékkeresését és a táplálkozását. A kabócák hosszú táplálkozási folyamatai szerepet játszhatnak a kórokozók közvetítésében, és ezzel kiteszik magukat annak a kockázatnak, hogy egy ragadozó áldozatává váljanak. Mezokozmosz arénákban tanulmányoztuk a *Psammotettix alienus* kabócafaj mozgásmintázatát és táplálkozását a *Tibellus oblongus* pókfaj jelenlétében. A kabócák később kezdtek el táplálkozni, és sokkal kevesebbet szívogattak, ha egy pók is jelen volt a környezetükben. A táplálékkeresési mozgás mintázata megváltozott: a mozgások gyakoribbak és rövidebbek lettek. Azok az egyedek, amelyek a ragadozó jelenlétében megnövekedett mozgási aktivitást mutattak, nagyobb predációs kockázatnak voltak kitéve. A túlélő egyedek azonban „nyugodtabb” reakciót mutattak a pók jelenlétére úgy, hogy kevesebbet mozogtak még a kontrollcsoportban lévő fajtársaikhoz képest is. A késleltetett táplálkozást „paradox” antipredátor taktikának tartjuk, mivel ez nem feltétlenül optimális stratégia a *Tibellus oblongus* ellen.

A nyálhüvelyek megléte a növényi szövetekben egyértelműen jelzi a penetrációt – ezen belül a táplálkozást. A floémből történő szívogatás közben az állat menekülési esélye csökken, így a kabóca a predátor jelenlétében történő táplálkozással kockázatot vállal. Feltételezésünk szerint egy ragadozó jelenléte csökkenti a penetrációk, illetve a floémből történő szívások gyakoriságát. Ez eredményezheti a felvett tápanyag csökkenését, de befolyásolhatja a kabócák vírusterjesztésének mértékét is. Laboratóriumi mikrokozmosz kísérletsorozatok során vizsgáltuk, hogyan változik a nyálhüvelyek száma pókok jelenléte által zavart kabócák esetében. Az eredmények megmutatták, hogy ragadozó jelenlétében a kabócák szignifikánsan kevesebbszer

táplálkoztak, mint a pók nélküli kontroll állatok. Így az olyan generalista ragadozók, mint például a *Tibellus oblongus* pókok, nem csupán a direkt ragadozásukkal, hanem a jelenlétük zavaró hatásával is csökkenthetik a kabócák táplálkozási sikerességét, fitnessét, és befolyásolhatják vírusvektor szerepüket.

Az átlagostól eltérő hőmérsékletű periódusok befolyásolhatják a kártevők gyérítését, például, ha a ragadozó ízeltlábú érzékeny a magasabb hőmérsékletre, de a kártevő nem. A hőűrést a kritikus hőmérsékleti maximum paraméterrel (CTM50) jellemeztük, és meghatároztuk az amerikai uborka bogárra (*Diabrotica undecimpunctata*), egy farkaspók fajra (*Tigrosa helluo*) és egy csodáspók fajra (*Pisaurina mira*). Az uborkabogarak és a farkaspókok egyformán hőűrőnek bizonyultak, de a csodáspókok kevésbé tolerálták a magas hőmérsékletet. A mezokozmoszokban az uborkabogarak többet táplálkoztak magasabb hőmérsékleten, a farkaspókok minden körülmények között hatásos ragadozóknak bizonyultak, a csodáspókok viszont kevésbé voltak hatékony vadászok magas hőmérsékleten (38 °C). Egyik pók faj sem csökkentette a növényi kártételt szobahőmérsékleten (22 °C), azonban magasabb hőmérsékleten mindkettő csökkentette azt, és domináns nem letális ragadozó hatás is megfigyelhető volt.

A laboratóriumi környezetben már bizonyított predátor-préda kapcsolatot alapul véve kidolgoztunk egy molekuláris módszert, hogy a *Psammotettix alienus* kabóca DNS-ét *Tibellus oblongus* pókok gyomortartalmából kimutassuk. A leírt molekuláris módszerrel a pókok által elfogyasztott kabócát 10 nap elteltével még ki tudtuk mutatni a pókok szöveteiből, 14 nap után azonban már nem volt a DNS kimutatható. Ez a módszer segíthet abban, hogy későbbi kutatások során kiderüljön az, hogy természetes élőhelyén is fogyasztja-e a sovány karolópók a csíkos gabonakabócát. Amennyiben sikerül DNS-t kimutatni a pókok szöveteiből, úgy arra is lehet következtetni, hogy mennyi időn belül történhetett a zsákmányolás.

Vizsgálatainkkal kimutattuk, hogy a pókok jelentős letális és nem letális ragadozó hatást gyakorolnak a kártevő rovarokra, aminek lehetséges növényvédelmi következményei vannak, és az ökológiai rendszerek további szintjeit befolyásolhatják.

## Abstract

Predatory arthropods play a role in maintaining the dynamic equilibrium of insect populations through their predation activity. In most habitats, one of the most important generalist arthropod group is spiders, making a significant contribution to regulating the balance of pest populations.

Non-consumptive effects of predators are part of the complex interactions among insect natural enemies and prey, and have been shown to significantly affect prey foraging and feeding. Leafhopper's (Auchenorrhyncha) lengthy phloem feeding bouts may play a role in pathogen transmission in vector species and also exposes them to predation risk.

In mesocosm arenas we studied movement patterns during foraging and feeding of the leafhopper *Psammotettix alienus* in the presence of the spider predator *Tibellus oblongus*. Leafhoppers delayed feeding and fed much less often when the spider was present. Foraging movement pattern changed under predation risk: movements became more frequent and brief. There was considerable individual variation in foraging movement activity. Those individuals that increased movement activity in the presence of predators exposed themselves to higher predation risk. However, surviving individuals exhibited a 'cool headed' reaction to spider presence by moving less than leafhoppers in control trials. We consider delayed feeding as a "paradoxical" antipredator tactic, since it is not necessarily an optimal strategy against a sit-and-wait generalist predator.

The presence of the salivary sheaths clearly indicates penetration and feeding. During phloem ingestion, escaping capabilities of the leafhopper are reduced, thus feeding in the presence of a predator is a risk prone behaviour. This is likely to result in reduced nutrient uptake with its fitness consequences, and may also influence virus transmission by the vector. Results show that those leafhoppers which were under predator stress left fewer salivary sheaths than control animals. Thus generalist predators, like *Tibellus oblongus*, contribute to biological control not only by direct predation effect, but also by their non-consumptive stress effect that decreases pest feeding success, fitness and potentially affects its virus vector potential.

Aberrant thermal regimes could disrupt pest suppression through asymmetric effects, e.g. heat-sensitive predator vs. heat-tolerant prey. To explore potential effects of warming on suppressing pests and controlling herbivory in a vegetable crop, we performed laboratory experiments exposing an important pest species to two spider predator species at different temperatures. Heat tolerance was characterised by the critical thermal maxima parameter (CTM50) of the spotted cucumber beetle (*Diabrotica undecimpunctata*), a wolf spider (*Tigrosa helluo*), and a nursery web spider (*Pisaurina mira*). Cucumber beetles and wolf spiders were equally heat tolerant but nursery web spiders had limited heat tolerance. Inside mesocosms, beetle feeding increased with temperature, wolf spiders were always effective predators, nursery web spiders were less lethal at high temperature (38 °C). Neither spider species reduced herbivory at ambient temperature (22 °C), however, at warm temperature both species reduced herbivory with evidence of a dominant non-consumptive effect. Our experiments highlight the contingent nature of predator-prey interactions and suggest that non-consumptive effects should not be ignored when assessing the impact of temperature change.

Based on the proven predator-prey relationship in the laboratory environment, we have developed a molecular method for detecting the DNA of *Psammotettix alienus* leafhopper from the gut content of *Tibellus oblongus* spiders. With the described molecular method we were able to detect the leafhoppers' DNA in the spiders' tissues after 10 days, but after 14 days the DNA was no longer detectable. This method can help to find out whether the spiders consume the leafhoppers in their natural habitat. If it is possible to detect DNA from the spider's tissues, it can be inferred how much the time it took until predation.

Our studies have shown that spiders have a significant consumptive and non-consumptive predator effect on pest insects, which has a potential in plant protection and may affect other levels of ecological systems.

## El extracto

Los artrópodos depredadores desempeñan un papel en el mantenimiento del equilibrio dinámico de las poblaciones de insectos a través de su actividad de depredación. En la mayoría de los hábitats, uno de los grupos de artrópodos generalistas más importantes son las arañas, que hacen una contribución significativa a la regulación del equilibrio de las poblaciones de plagas.

Los efectos no consuntivos de los depredadores son parte de las complejas interacciones entre insectos, enemigos naturales y presas, y se ha demostrado que afectan significativamente la alimentación y el aprovisionamiento de presas. Los episodios prolongados de alimentación del floema de Leafhopper (*Auchenorrhyncha*) pueden jugar un papel en la transmisión de patógenos en especies de vectores y también los exponen al riesgo de depredación.

En las arenas de mesocosmos estudiamos los patrones de movimiento durante el forrajeo y alimentación del saltamontes *Psammotettix alienus* en presencia del depredador de arañas *Tibellus oblongus*. Los saltamontes retrasaron la alimentación y se alimentaron con menos frecuencia cuando la araña estaba presente. El patrón de movimiento de alimentación cambió bajo el riesgo de depredación: los movimientos se hicieron más frecuentes y breves. Hubo una considerable variación individual en la actividad de movimiento de forrajeo. Aquellos individuos que aumentaron la actividad de movimiento en presencia de depredadores se expusieron a un mayor riesgo de depredación. Sin embargo, los individuos sobrevivientes exhibieron una reacción "fría" a la presencia de arañas moviéndose menos que los saltadores de hojas en las pruebas de control. Consideramos el retraso en la alimentación como una táctica "paradójica" de redirigir, ya que no es necesariamente una estrategia óptima contra un depredador generalista que se sienta y espera. La presencia de las vainas salivales indica claramente la penetración y la alimentación. Durante la ingesta de floema, las capacidades de escape del saltamontes se reducen, por lo que alimentar en presencia de un depredador es un comportamiento propenso al riesgo. Es probable que esto resulte en una reducción en la absorción de nutrientes con sus consecuencias para la condición física, y también puede influir en la transmisión

del virus por el vector. Los resultados muestran que los saltamontes que estaban bajo el estrés de los depredadores dejaron menos vainas salivales que los animales de control. Por lo tanto, los depredadores generalistas, como *Tibellus oblongus*, contribuyen al control biológico no solo por el efecto de depredación directa, sino también por su efecto de estrés no consuntivo que disminuye el éxito de la alimentación de las plagas, la condición física y potencialmente afecta su potencial vector del virus.

Los regímenes térmicos aberrantes podrían interrumpir la supresión de plagas a través de efectos asimétricos, por ejemplo. Predador sensible al calor vs. presa tolerante al calor. Para explorar los efectos potenciales del calentamiento en la supresión de plagas y el control de la herbivoría en un cultivo de vegetales, realizamos experimentos de laboratorio que exponen una especie de plaga importante a dos especies depredadoras de arañas a diferentes temperaturas. La tolerancia al calor se caracterizó por el parámetro crítico máximo térmico (CTM50) del escarabajo del pepino (*Diabrotica undecimpunctata*), la araña lobo (*Tigrosa helluo*) y la araña de tela de guardería (*Pisaurina mira*). Los escarabajos del pepino y las arañas lobo eran igualmente tolerantes al calor, pero las arañas de tela de guardería tenían una tolerancia al calor limitada. En el interior de los mesocosmos, la alimentación de los escarabajos aumentaba con la temperatura, las arañas lobo siempre eran depredadores efectivos, las arañas de cría eran menos letales a altas temperaturas (38 °C). Ninguna de las especies de arañas redujo la herbivoría a temperatura ambiente (22 °C), sin embargo, a temperatura cálida ambas especies redujeron la herbivoría con evidencia de un efecto no consuntivo dominante. Nuestros experimentos resaltan la naturaleza contingente de las interacciones depredador-presa y sugieren que no se deben ignorar los efectos no relacionados con el consumo cuando se evalúa el impacto del cambio de temperatura. Sobre la base de la probada relación depredador-presa en el entorno de laboratorio, hemos desarrollado un método molecular para detectar el ADN del saltador de hojas de *Psammotettix alienus* a partir del contenido intestinal de las arañas *Tibellus oblongus*. Con el método molecular descrito, pudimos detectar el ADN de los saltadores de hojas en los tejidos de las arañas después de 10 días, pero después de 14 días ya no se podía detectar el ADN. Este método puede ayudar a averiguar si las arañas consumen los

saltamontes en su hábitat natural. Si es posible detectar ADN de los tejidos de la araña, se puede inferir cuánto tiempo tomó hasta la depredación.

Nuestros estudios han demostrado que las arañas tienen un importante efecto de consumo de depredadores y no de consumo sobre los insectos plaga, lo que tiene un potencial para la protección de las plantas y puede afectar otros niveles de sistemas ecológicos.

## 1 Bevezetés

Az integrált növényvédelemi eljárások terjedésének fontos szerepe van a mezőgazdaságban. A kártevők és kórokozók visszaszorítása érdekében olyan módszerek kutatása zajlik, amelyek a növényvédelem mellett a környezet, és az emberek egészségét is szem előtt tartják. Fontos szerep jut emiatt a különböző növényvédőszeres kezelések helyett az úgynevezett biológiai növényvédelemnek, amely a mezőgazdasági károsítók természetes ellenségeit használja fel a kórokozók, illetve kártevők elpusztítására és visszaszorítására. Biológiai védekezési eljárásként kezdetben táplálékspecialista parazitoid és ragadozó fajokat használtak, de az utóbbi években az oligofág és polifág ragadozó fajokkal és kártétel gyérítő hatásukkal is foglalkoztak a kutatók. Az integrált művelésű szántóföldeken, és ültetvényekben az egyik legfontosabb cél kellene legyen, hogy megfelelő életteret biztosítsanak a természetes ellenségeknek, és a helyesen megválasztott növényvédelmi kezelésekkel ne gátolják a felszaporodásukat. A ragadozó ízeltlábúak predációs tevékenységükkel a rovarpopulációk dinamikus egyensúlyának megőrzésében is szerepet játszanak. A legtöbb élőhelyen az egyik legfontosabb generalista ízeltlábú csoportot a pókok alkotják. A pókoknak jelentős szerep juthat a préda populációk egyensúlyának szabályozásában, mert nagy az egyedsűrűségük, és polifág ragadozók. A pókok, mint természetes ellenségek nemcsak a prédaállatok elfogyasztásával játszanak fontos szerepet a kártevő populációk szabályozásában, hanem a jelenlétükkel okozott predációs stresszel (PS) is. Ez azt jelenti, hogy a ragadozók pusztán jelenlétük által okozott stresszel megváltoztathatják a kártevők táplálkozási viselkedését. A predációs stressz tanulmányozása új és jelentős kutatási terület, különösen, hogy a PS kiváltotta kaszkádfolyamatok fontosak lehetnek a természetes ellenségek által nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatásokban is.

A klímaváltozásnak köszönhető egyre gyakoribb hő- és szárazságstressz teljesen megváltoztathatja a mezőgazdasági termeszést, és hatással lehet a növényvédelemre. Természetes élőhelyeiken a generalista ízeltlábú ragadozók visszaszoríthatják a kártevő állatokat, de ez a préda-predátor kapcsolat megszűnhet a környezeti feltételek megváltozásával.

A ragadozók kaszkádhátásáról szerzett részletes ismeretek a természetes ellenségek újfajta felhasználása előtt nyithatnak teret, melyet a környezetbarát növényvédelemben hasznosíthatunk.

### 1.1 Pókok ökológiai szerepe

A pókok (Araneae) a világon szinte minden szárazföldi élőhelyen megtalálhatók, néhány faj pedig a víz alatt is képes élni. Igen fajgazdag csoport, a leírt fajok száma Norman Platnick internetes katalógusa alapján több mint 48.000 (Platnick, 2019). Növényvédelmi jelentőségük abból is adódik, hogy a legtöbb élőhelyen nagy egyedszámban fordulnak elő. Ugyanakkor az egyes élőhelyek, még ha hasonlóak is, igencsak különbözhetnek egymástól, így az egyedsűrűség nagyon változatos is lehet, akár az egy egyed/m<sup>2</sup>-től, a közel 1000 egyed/m<sup>2</sup>-ig is terjedhet, ha kedvezőek a környezeti körülmények (Nyffeler, 1982; Nyffeler és Benz, 1987; Nyffeler és mtsai, 1994). Nagy Britanniában Duffey (1962) egy vörös csenkeszes társulásban például 841,9 egyed/m<sup>2</sup> egyedsűrűséget mutatott ki, míg Van Hook (1971) észak-amerikai csenkeszes gyepekben a pókok egyedsűrűségét 56 egyed/m<sup>2</sup>-re becsülte.

A természetes élőhelyek fajgazdagsága általánosságban gazdagabb, mint az agroökoszisztémáké (Nyffeler, 1984), mivel egy zavarásmentes habitat sokkal diverzebb, ezáltal több faj, nagyobb egyedsűrűségben lesz jelen (Samu és mtsai, 1999; Sunderland és Samu, 2000). Egy almaültetvényben végzett kutatásban például kimutatták, hogy az ültetvényen belül 51, viszont az ültetvény körül 71 pókfaj volt jelen (Olszak és mtsai, 1992a, b). Ugyanakkor ellenkező példa is akad, Nyffeler és Benz (1988) búzamezőn és kaszálón vizsgálta a vitorlaspókok (Linyphiidae) egyedszámát, és míg az utóbbin 13-25 egyed/ m<sup>2</sup> volt a denzitás, ez a szám a búzamezőn akár az 53 egyed/ m<sup>2</sup>-t is elérhette. A fonálröpítéssel közlekedő vitorlaspókok száma a gabonatóblák belsejében is nagyobb lehet a táblák szegélyéhez viszonyítva, ahol viszont az aktívan vadászó farkaspókok (Lycosidae) száma nagyobb. A farkaspókok több kutatás szerint is domináns agrobiont ragadozó csoportnak tekinthetők (Samu és mtsai, 1998, 1999, 2011; Sunderland és Samu, 2000; Samu és Szinetár, 2002; Kiss és Samu, 2000, 2005), nagy egyedszámmal fordulnak elő az agrárterületeken, ahol akár a növénykárosító rovarok nagy arányú mortalitását is okozhatják (Van Hook, 1971). 1990 óta több kutatócsoport is elkezdett foglalkozni

szántóföldi (Samu és mtsai, 1996; Tóth és mtsai, 1996) és gyümölcsös kultúrák pókfajaival (Samu és mtsai, 1997; Bogya és mtsai, 1999).

### 1.1.1 Táplálékválasztás, táplálkozás

A pókok szerepét egy életközösségben alapvetően az határozza meg, hogy ragadozó életmódú állatok, a prédáikat nem szelektáltan, hanem előfordulási arányuktól függően fogyasztják. Ez alól időszakos kivételek például a kispókok pollen (Smith és Mommsen, 1984), a karolópók hímek nektár (Pollard és mtsai, 1995), vagy rovartojás fogyasztása (Nyffeler és Breene, 1990). Általánosan a pókokat a szakirodalmak generalista ragadozóként említik, de előfordulnak szűkebb zsákmánykörrel rendelkező fajok is, mint például a lepkéket fogyasztó lassós-pókok (*Mastophora* spp.) (Yeargan, 1988), vagy a hangyákat zsákmányoló búpópók fajok (*Zodarion* spp.) (Pekar és Kral, 2002; Pekar, 2004). A mérgezés és a háló használata a pókokat olyan zsákmányállatok elejtésére is képessé teszi, amelyek sokkal nagyobbak a saját testméretüknél, és más ragadozók adott esetben nem is tudják elejteni őket (Enders, 1975). A pókok csáprágójukon keresztül mérget fecskendeznek az áldozatukba, ártalmatlanítva azokat. Zsákmányaik szövetét először külső emésztéssel feloldják, majd a folyékony táplálékot szívják fel. A külső emésztés teszi lehetővé, hogy a tápanyagok tisztán jussanak a pók emésztőtraktusába, ahol az elágazó (egyres fajok esetében még az első lábízekbe is benyúló) középbél ennek nemcsak az emésztésében, de a tárolásában is részt vesz (Foelix, 1996).

Számos kísérletet végeztek a pókok táplálkozási szokásaival kapcsolatban, ami eredményeképpen mára bebizonyosodott, hogy a generalista nézet nem egészen helytálló, ugyanis egyes pókfajoknak külön táplálék preferenciája van. Például *Schizocosa* pókokkal végzett kísérletek eredményei azt mutatták, hogy a különböző minőségű táplálékokat a pókok megkülönböztették egymástól, ha alacsonyabb és jobb minőségű táplálékot kínáltak nekik, mindig a jobb minőségű táplálékot részesítették előnyben (Toft és Wise, 1999).

Egy másik kísérlet is a pókok táplálkozási preferenciáját támasztja alá. Toft (1995) laboratóriumi kísérletei során *Pardosa amentata* farkaspókoknak különböző préda állatokat adott. A pókok nem egyforma arányban fogyasztották a prédákat, hanem

egyres fajokat jobban preferáltak. A táplálkozás a szaporodásra is kihatással volt, az *Erigone atra* pókfaj tojásrakási szokásait is befolyásolta a „diéta” (Toft, 1995).

Magyarországon külön kísérleteket végeztek az egyébként igencsak keveset vizsgált *Tibellus oblongus* táplálék preferenciájával kapcsolatban. *Drosophila melanogaster* harmatlegyet használtak kontroll állatnak, amely a szakirodalmak szerint a pók kedvelt táplálékának számít. A pókokat Petri-csészékben egy órán keresztül *Psammotettix alienus*, valamint a *D. melanogaster* egyedekkel zárták össze. A tapasztalat az volt, hogy a *Tibellus oblongus* az elérhetőségük függvényében a két rovarfajt egyforma mennyiségben zsákmányolta. A *T. oblongus* nemcsak elfogadta, de ugyanolyan mértékben fogyasztotta a *Psammotettix alienus* kabócát, mint a *Drosophila melanogaster* legyet, valamint ugyanolyan mértékben is fejlődött rajtuk (Samu és mtsai., 2014). A *Psammotettix alienus* a kísérlet alapján megfelelő tápláléknak bizonyul a *Tibellus oblongus* számára.

## 1.2 Pókok felhasználása a biológiai védekezésben

Számos kísérletben, klasszikus biológiai védekezésként (mesterségesen kijuttatva üvegházban, fóliasátorban) használtak már pókokat. Magyarországon paprika kártevők ellen karolópókokkal védekeztek (Zrubecz és mtsai, 2004, 2007), külföldön pedig üvegházi bazsalikom kártevői ellen vetettek be egy ugrópók fajt (Hoefler és mtsai, 2006). A legnagyobb nehézség azonban, hogy a pókok kinevelése, és kijuttatása igen sok idő ráfordítást igényel (Bán és mtsai, 2007). A pókok biológiai kontroll hatását zöldség veteményekben mutatta ki Riechert és Bishop (1990). A mulcsozott parcellákon megnőtt a pókok egyedsűrűsége, ami a rovarkártevők létszámának és a levélkár szignifikáns csökkenését eredményezte. Japánban, egy kísérletben *Agelena opulenta* zugpók faj petecsomóit eperfákra helyezték, és ezzel a *Hyphantria cunea* lepke kártételét jelentősen lecsökkentették (Brignoli, 1983). Chiverton (1986) megállapította, hogy a zselnicemeggy levéltetű (*Rhopalosiphum padi*) populációja többszörösére nő, ha a vitorlaspókokat (Linyphiidae) eltávolítják a gabonaföldekről. Kínában gyapot- és földimogyoró ültetvényeken egy *Erigonidium graminicolum* nevű vitorlaspók fajt

használtak védekezésésként, és mesterséges táptalajon már a tömegtenyésztésével is próbálkoztak (Li és mtsai, 1983; Zhao, 1984; Zhao és Zhao, 1983; Zhou és Xiang, 1987).

A mesterséges kijuttatások mellett a termesztési területek diverzifikációja nyújthat megoldást, ha a pókokat, és más természetes ellenségeket szeretnénk bevetni a kártevők ellen.

### **1.3 Pókok nem letális hatása a prédaállatokra**

Sok zsákmányállat, ha ragadozó közelségét észleli, növeli az elkerülő, védekező magatartásformáinak gyakoriságát, és csökkenti a táplálékbevitelt. Ezek a közvetett, nem letális kölcsönhatások a ragadozó és zsákmányállat között, aminek következtében csökken a táplálékbevitel, és ez közvetve hatással lehet a prédaállat életciklusára, növekedésére, fejlődésére és túlélésére (Danner és Joern, 2003). Az élőlények gyakran érzékelik a kockázatát, hogy egy természetes ellenségük megtámadja őket, például, ha a ragadozó nyomait észlelik, vagy egy fajtársukat támadták meg. Ha a támadás veszélye fenyegeti őket, abbahagyják a táplálkozási tevékenységüket, és az ellenséggel szembeni magatartásuk fog elsőbbséget élvezni. Ezek a természetes ellenségek okozta viselkedési változások befolyásolhatják a zsákmány populáció népességnövekedését (Fievet és mtsai, 2008).

Az egyik legfontosabb ökológiai kölcsönhatás, ha egy kártevőt a természetes ellensége zsákmányul ejti, de a préda költséges ragadozóellenes viselkedése, amit körülírhatunk a nem letális ragadozó hatással (NCE), szintén jelentős hatást gyakorol az ökológiai rendszerekre (Schmitz és mtsai, 2008; Lima, 1998). A kártevők viselkedési válaszai a ragadozók jelenlétére vagy jelzéseire csökkentett táplálkozást (Rypstra és Buddle, 2013), alacsonyabb minőségű táplálékot (Barnier és mtsai, 2014; Jones és Dornhaus, 2011), élettani stresszt (Slos és mtsai, 2009) eredményezhetnek, vagy káros lehet a fitneszre (Li és Jackson, 2005). Egy tanulmány szignifikáns csökkenést mutatott a táplálékkeresési erőfeszítésekben a megnövekedett ragadozási kockázat következtében (Verdolin, 2006). Az NCE-k ilyen negatív hatásai potenciálisan egy „tovagyűrűző” kaszkád hatást fejthetnek ki ökológiai rendszerekben, ami a sokféleséget, és egyes állatok produktivitását befolyásolja az alacsonyabb trofikus szinteken (Schmitz és mtsai, 2008).

Carter és Rypstra (1995) a pókközösség létszámának közvetlen manipulálásával a táplálékhálózaton végiggyűrűző kaszkád hatását vizsgálták szójában. A pókok hozzáadása révén itt is csökkent a kártevők száma és a növényeken okozott kártétel.

Két kísérletet végeztek, hogy kiderítsék a pókok jelenléte, vagy a pókok hagyta nyomok zavarják-e táplálkozásukban a növényi kártevő rovarokat. Az egyik kísérletben a szójababon táplálkozó bogarak, ha túl is éltek, kevesebbet táplálkoztak a pókok jelenlétében, mint a kontrollban szereplők pókok nélkül. Egy másik kísérletben azt figyelték, hogy egy cserebogár hogyan reagál három különböző méretű farkaspók olyan nyomaira, mint a pókfonál, vagy ürülék. Az eltérő méretkülönbség eltérő kockázatot is jelentett a bogarakra nézve. Az egyes növényeken a pókok 24 órán keresztül mozoghattak, és kétség kívül otthagyták a nyomaikat. Ezután el lettek távolítva, és a bogarak kerültek a növényekre. Szintén 24 órán keresztül tartózkodtak a növényeken, és táplálkozhattak. Érdekes módon azok a bogarak fogyasztották a legkevesebb levelet, ahol előtte a három pókfaj közül a legnagyobbak hagyták ott nyomaikat. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a pókok nagy szerepet tölthetnek be a növényvédelemben, még akkor is, ha közvetlenül nem fogyasztják el a kártevőket, csak zavarják azokat jelenlétükkel. Ezek az ismeretek jelentős hatással lehetnek a biológiai növényvédelmi programokra (Hlivko és Rypstra, 2003). Egy kísérletben kimutatták, hogy a közvetett, nem feltétlenül letális hatások akár erősebbek is lehetnek a prédapopulációra nézve, mint maga a predáció (Preisser és mtsai, 2005). Ha egy predátor megtámadja, és elfogyasztja a prédáját, akkor ezzel közvetlenül hat a zsákmánypopuláció nagyságára, letális vagy konzumptív hatásról beszélhetünk. Ebben az esetben a préda abundancia csökkenése visszahat a predátor populációra, és az elfogyasztott préda mennyisége a predátor utódszámának növekedésében mutatkozik meg. A letális hatás mértékében a ragadozó támadási rátája és a zsákmány-utódszám konverzió hatékonysága is szerepet játszik (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Murdoch és mtsai, 2003). Ha predációs kockázatnak van kitéve egy állat, akkor optimalizálnia kell viselkedését: a táplálékkeresést, a táplálkozást és a szaporodást a ragadozóellenes éberség, a menedékkeresés vagy a menekülés váltja fel (Rothley és mtsai, 1997; Embar és mtsai, 2011). Míg számos kísérleti eredmény azt mutatja, hogy a csökkent aktivitás növeli a zsákmány élénkségét (Skelly, 1994; Bell és mtsai, 2006), vannak olyan

kontrasztos modellek, amelyek azt mutatják, hogy a megnövekedett aktivitás is jó taktika lehet a ragadozás elkerülésére (Lima, 2002). A növényi nedvekkel táplálkozó rovarok különösen érzékenyek a predációra, mert ha a szájszervüket behelyezik a növényi szövetekbe és elkezdnek táplálkozni, sokkal nehezebben tudnak elmenekülni. Ebből következően azok a döntések, hogy táplálkozzanak-e vagy milyen hosszú ideig táplálkozzanak, jelentősen függenek a ragadozási kockázatoktól.

Az NCE-tanulmányokban a pókokat gyakran használják modell-ragadozóként, mert könnyen kezelhetőek és manipulálhatóak (Schmidt-Entling és Siegenthaler, 2009), kémiai jeleket hagynak a pókselyemmel (Rypstra és Buddle, 2013), és hatásaik gyakran több trofikus szinten is megmutatkoznak (Hawlena és mtsai, 2012).

#### **1.4 Predátor-vektor-kórokozó kaszkád hatások**

Az olyan rendszerekben, melyekben a növény-patogén kórokozó terjedési sikere az azt terjesztő vektorállatra van utalva, a vektorállat predátorának potenciális fenyegetése közvetlen és közvetett hatásokon keresztül befolyásolhatja a vektor által hordozott betegség elterjedését is, hiszen a vektorállat mozgásmintázata vagy táplálkozási stratégiája megváltozik a fenyegetés következtében. Ekkor „tovagyűrűző” kaszkád hatásról beszélhetünk. Ebben az esetben, ha a fertőzéshez elengedhetetlen a vektorállat táplálékfelvétele a gazdanövényből, és a betegség nagy területen való kiterjedéséhez a vektor mozgása kell, a közvetett predációs, nem letális hatások jelentős erőt képviselhetnek (Finke, 2012).

A kabócák jelentős növényvírus vektorok, de a PS kaszkádatását ebben a kontextusban még nem vizsgálták, az új eredmények komoly gazdasági jelentőséggel bírhatnak. A növényi vírusbetegségek visszaszorításának egyik legfőbb lehetősége a kártevő vektorfajaik szabályozásában rejlik. Egyes kártevő állatok szívogató táplálkozása, vírusterjesztő természete és ragadozó elkerülő viselkedése interakcióban áll egymással, ami komplex kapcsolat a kártevők és ragadozóik közt.

A kabócáknak hosszú táplálkozási folyamata (Tholt és mtsai, 2015) van, amely során lényegében a növényhez rögzítik szájszervüket (Zhao és mtsai, 2010), amely - még akkor

is, ha egy potenciális ragadozó észlelhető - csak néhány másodperc alatt húzható vissza. A vírus felvétele és leadása abban a fázisban történik, amikor a kabóca a floémből táplálkozik (Fereres és Moreno, 2009; Stafford és mtsai., 2009). Így ennek a fázisnak a hossza kritikus lehet mind a vírusátvitel hatékonysága, mind a ragadozók elkerülése szempontjából.

#### **1.4.1 A vizsgált pók-kabóca-vírus modell rendszer**

Gyepekben és szántóföldi kultúrákban a mezeikabócák (Auchenorrhyncha: Cicadellidae) az egyik legközönségesebb rovarcsoport, melyek között számos jelentős vírus és fitoplazma vektor faj található. Kiugróan tömeges előfordulásuk főleg meleg, száraz őszökön gyakori (Sáringer, 1990), ilyenkor akár az Auchenorrhyncha összes faja között is dominánsak lehetnek. A *Psammotettix alienus* (Cicadellidae) kabóca a gabonafélék fontos kártevője, és a búzatörpülés-vírus (WDV, Geminiviridae) (Vacke, 1961) egyetlen ismert vektora, amely komoly kárt okoz a gabonafélék számára. A *P. alienus* nyálhüvelytermelő penetrációval táplálkozik, az általa hordozott vírus leadásának/felvételének, gazdanövényről gazdanövényre való terjedésének egyetlen módja, ha az állat a floémből szív, melynek elérése időt vesz igénybe. A táplálkozás alatt a kabóca mozdulatlan, menekülésre csak korlátozottan (késleltetve) képes, így a ragadozó zavarása alatt álló egyed jelentős kockázatot vállal (Backus, 1988; Zhang és mtsai, 2012).

##### **1.4.1.1 A *Tibellus oblongus* faj általános jellemzői**

A sovány karolópók [*Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802)] (1.ábra) a futópókok családjának (Philodromidae) képviselője. Utótteste karcsú és hengeres, ami a pókoknál ritka tulajdonság (Szalkay, 1979). A Philodromidae családba tartozó fajok nem szőnek hálót, és többnyire a földfelszín felett, fűszálakon, lombozaton vadásznak (Nentwig és mtsai, 2013). A *Tibellus oblongus* a *Psammotettix alienus* kabócafajhoz hasonlóan mezőgazdasági területeken gyakori, Magyarország agrárterületeinek 10 legjelentősebb

agrobiont faja közé sorolják (Buchar és Ružička, 2002; Samu és Szinetár, 2002). Samu és munkatársai (2013) leírták, hogy a *Tibellus oblongus* négy megvizsgált élőhelytípus közül a táblaszegélyeken mutatja a legnagyobb mértékű dominanciát. Hazánkban, több más országokhoz hasonlóan, néhány faj jelenléte domináns a gabonatóblákban: *Pardosa agrestis*, *Meioneta rurestris*, *Oedothorax apicatus*, *Pachygnatha degeeri*, *Tibellus oblongus*. A gabonatóblákra jellemző pókfaunáról összességében elmondható, hogy háromnegyed részben a fent említett néhány agrobiont fajból tevődik össze (Samu és mtsai, 2001).

Rovarszívóval és talajcsapdával 17 éves (1994-2011) gyűjtőmunka során, a lágyszárú növényeken a leggyakoribb pókfajnak a *Tibellus oblongus* bizonyult. A gyűjtéseket 4 élőhely típusban végezték, összesen 62 élőhely foltról és 6 régióból. A *Tibellus oblongus* juvenilis-szubadult állapotban telet át. Az első kifejlett egyedek áprilisban jelennek meg, és őszig bezárólag megtalálhatóak, június után azonban számuk csökken. A szaporodási időszak májusra tehető, a kispókok pedig már a következő hónapban jelen vannak. A gyűjtési eredmények alapján május és október között leginkább a juvenilis egyedek tömegesek. A *Tibellus oblongus*ra vonatkozó eredmények szerint a pókpopuláció nyár végén éri el a csúcát az agrárterületeken (Samu és mtsai, 2013).



**1. ábra:** *Tibellus oblongus* pókfaj.

Fotó: Tholt Gergely

#### 1.4.1.2 A *Psammotettix alienus* általános jellemzői

A gabonafélék egyik leggyakoribb és kártevőként számon tartott mezeikabóca faja, a csíkos gabonakabóca [*Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851)] (Auchenorrhyncha: Cicadellidae) (2. ábra), mely a búzatörpülés-vírus (Wheat Dwarf Virus) egyetlen ismert vektora (Vacke, 1961). A csíkos gabonakabóca floémszívó, 1-es típusú oligofág: tápnövényköre a pászitfűfélék (Poaceae) családjába tartozik (Nickel és Remane, 2002; Biedermann és Niedringhaus, 2004). Ugyanakkor gyakran nagy egyedsűrűségben figyelhető meg az állat kétszikű állományokban is. Koppányi (1976) nagy egyedszámban írta le a fajt lucerna állományokban. Sáringer (1989) szerint tápnövényei megegyeznek a *Marcosteles laevis* (törpe gabonakabóca) fajjal, mely számos kétszikű fajon, például lucernán, vörösherén, repcén, kenderen és szőlőn is megtalálható. Szintén gyakori faj parlagfű állományokban is (Kiss és mtsai, 2007). Kártételének jelentősége elsősorban nem a szivogatások, hanem a vírusátvitel következménye. A *Psammotettix alienus* nagy tömegben fordul elő gabonák árvakelésében, melyek így fontos szerepet töltenek be a populációk fenntartásában. Ezen túlmenően az ilyen táblák vírusfertőzöttsége is igen magas, így jelentős mértékben hozzájárulnak az őszi vetésű gabonátáblák megfertőződéséhez, melyet adott évben a kabócák utolsó nemzedéke fertőz (Manurung és mtsai, 2005). Észak-Európában évente két nemzedéke figyelhető meg (Schiemenz, 1969). Magyarországon az éghajlati adottságoktól, illetve az aktuális év időjárásától függően két-három nemzedéke fejlődik évente, bár a második és harmadik generáció fenológiaiilag nem különíthető el a hosszan tartó tojásrakási időszakok miatt (Sáringer 1989, 1990). A második nemzedék imágói késő nyáron jelennek meg és késő ősziig megfigyelhetőek, de aktivitásuk a hőmérséklet csökkenésével mérséklődik. Kifejlett állapotban az állat 5-7 mm hosszú. Ősszel a nőtények a tojásaikat frissen kelt ősziárpára és más növényekre rakják áttelelni, a növények levelének epidermiszébe süllyesztve, esetenként a levéllemezen található meg. Az áttelelő tojásokból a lárvák tavasszal kelnek ki, és öt fejlődési stádiumon mennek keresztül kora nyárig, amikor is elérik a kifejlett állapotot (Giustina és mtsai, 1991; Guglielmino és Virla, 1997). A napok egyre rövidülő hossza a dormanciát segíti, a tojások kikelését pedig késlelteti. Az embrionális és posztembrionális fejlődést sok környezeti tényező, főként a hőmérséklet jelentős mértékben befolyásolja (Manurung és mtsai, 2005). Aratáskor, illetve a gabona

száradásakor a kabócaéknak alternatív gazdanövényeket kell keresniük, ekkor tömegesen vándorolnak a gabonátáblákat övező gyepszegélyekre is (Samu és mtsai, 2013). A *Psammotettix* génusz ismert természetes ellenségei a *Dryinidae* és a *Pipunculidae* családba tartozó parazitoid darazsak, illetve legyek (Guglielmino és Virla, 1997).



**2. ábra:** A *Psammotettix alienus* kabócafaj imágója tápnövényen.  
Fotó: Tholt Gergely

#### **1.4.1.3 A búzatörpülés-vírus– Wheat Dwarf Virus (WDV)**

A búzatörpülés-vírus egy perzisztens, cirkulatív, non-propagatív, gabonafertőző vírus. A vektor fertőzőképessége tehát nem vész el a vedlés következtében, ugyanakkor a vírus nem szaporodik az állatban, a lerakott tojásokba sem kerül át. A fertőzött növények sárga színűek, leveleik csavarodnak, gyakorta jelenik meg a növényeken levélnekrózis is (3. ábra). A szövetelhalás szintén egy gyakran tapasztalható tünet. A fiatal korban fertőzött növények alacsony méretűre nőnek, valamint rossz bokrosodás jellemzi őket, de gyakran a kalászosodás elmaradása is, így a vírus nagy termés kiesést is okozhat. A vírushatás gyakran okozza a növények pusztulását (Gáborjányi, 1990).



**3. ábra:** A búza törpülés vírus (WDV) tünetei

kép: <http://www.kwizda.hu/13885>

Vacke (1961) szerint a növények érzékenyebbek a fertőzésre az egyleveles fenológiai stádiumban, mint idősebb korokban. A növények a szárbaszökéskor válnak ellenállóvá (Lindblad és Sigvald, 2004). A betegséget az utóbbi évtizedekben Európa több országában egyre több helyen mutatták ki (Lindblad és Waern, 2002).

Az őszi búza elsődleges fertőződése ősszel történik meg, amikor a kabóca imágók az újonnan vetett táblákra vándorolnak (Lindblad és Waern, 2002). Az elsődleges, őszi vírusterjedésért csakis az imágók felelősek, melyek jellemzően a gabona árvakelésen szaporodnak fel, a vírussal együtt (Manurung és mtsai., 2005). Lindblad és Sigvald (2004) szerint az elsődleges WDV terjedés idején a fertőzések aránya alacsony. Ez az eredmény szemben áll egy korábbi, franciaországi kutatással (Fohrer és mtsai, 1992), ami jól tükrözi, hogy még Európán belül is akad különbség a búzatörpülés területenkénti epidemiológiája között.

Tavasszal és kora nyáron egy másodlagos terjedés következik be, ahol az előző ősszel megfertőzött növényekből a frissen kikelt juvenilis kabócák felveszik és tovább terjesztik a vírust. A juvenilis egyedek az imágókhoz hasonlóan szintén képesek a vírus terjesztésére. Noha szárnyatlanok, mégis rendkívül mobilisak, már a kezdeti fejlődési szakaszokban is (Lindblad és Sigvald, 2004).

Az időjárás és a gabona vetési ideje sokféleképpen befolyásolja a *Psammotettix alienus* populációdinamikáját. Egy közép-svédországi kutatás eredményei azt mutatták, hogy a kora ősszel vetett gabonátáblák nagyobb arányban szenvedtek kárt a búzatörpüléstől,

mint a késő ősszel vetettek. A búza korai vetésekor a kedvezőbb időjárási feltételeknek köszönhetően, a növények csírázása után a fagy beálltáig hosszabb idő marad a kabócáknak az aktív mozgásra és ezáltal a vírus átvitelére. Ennek következtében ráadásul a tojásrakás intenzitása is nő, ami a következő évben még több utódot eredményez. Így tehát a korai vetéssel megnő mind a WDV elsődleges, őszi terjedésének, mind a másodlagos, tavaszi, juvenilis kabócák általi terjedésének lehetősége (Lindblad és Waern, 2002).

A parlagon hagyott földek minél későbbi felszámolása is drasztikus növekedést biztosít a vektor populációk számára, hiszen ezek rengeteg alternatív tápnövényt biztosítanak, ráadásul a vírusnak a gabonákon kívül számos gazdanövénye van a fűfélék között (Lindblad és Arenö, 2002; Lindblad és Waern, 2002).

#### **1.4.2 A vizsgált pók-bogár-hőmérséklet modell rendszer**

Az organikusán termesztett uborka – uborka bogár – két pókfaj, mint természetes ellenség tritrofikus rendszere egy rendkívül releváns modellrendszer a trofikus kölcsönhatások hőmérsékletérzékenységének tanulmányozására.

Annak ellenére, hogy fontosak a tökfélék a termesztésben, az ökológiai gazdálkodók nagyrészt elkerülik termesztésüket, mert a rovarok okozta kártétel és a kórokozók terjedése akár 80%-os veszteséget is okozhat a terményben (Adams és Riley, 1997). Az egyik legfontosabb kártevő az amerikai uborka bogár [*Diabrotica undecimpunctata howardi* (Barber, 1947)]. Mind a hagyományos, és az ökológiai gazdálkodók is az uborkabogarat és az általa terjesztett baktériumos hervadást rangsorolják a legfontosabb, és legkevésbé kontrollálható veszélynek az uborka- és töktermesztésben (Bessin, 2003). A jelenlegi ökológiai termesztési opciók magukban foglalják a polipropilén szövet sortakarást, hogy a kártevők ne jussanak be, organikus növényvédő szerek használatát és megfelelő ültetési időpontok választását (Schmidt és mtsai, 2014). Ebben a gyakorlatban a sortakarás alkalmazása nagyban megnöveli a hőmérsékletet a növények körül.

A természetes ellenségek, mint például a pókok fontosnak bizonyultak az ökológiai termesztésben, mert a szezon elején képesek csökkenteni a bogarak egyedszámát, ami

a termés növekedését eredményezte (Snyder és Wise, 1999; Snyder, 1999). A farkaspókok jelenlétének köszönhetően pedig az uborka bogarak megváltoztatják a viselkedésüket, a táplálkozási aktivitásuk csökkent, ami 50%-kal kisebb növényi kártételt eredményezett (Williams és mtsai., 2001; Williams és Wise, 2003).

Mivel a pókok hatékony ragadozók és hasznosak a biológiai növényvédelemben, számos tanulmány megjelent arról, hogy a hőmérséklet hogyan befolyásolja a közvetlen és a közvetett hatásukat a kártevőkre. Barton (2011) a legelőökoszisztémájában vizsgálta a felmelegedést, aminek a növényevőkre nem volt közvetlen hatása, viszont a pókok aktivitása csökkent, ami miatt a növényevők kisebb ragadozó kockázatnak lettek kitéve. Lubin és Henschel (1990) szintén azt vizsgálta, hogy a magas nappali hőmérséklet korlátozza a pókok vadászattal töltött idejét, ugyanakkor a magasabb hőmérséklet megnöveli a növényevők aktivitását. Ez azt jelenti, hogy többet fognak az adott gazdanövényből fogyasztani (Bale és mtsai, 2002). Egy régebbi szabad földi kísérletben azt mutatták ki, hogy a sáskák úgy tudják csökkenteni a pókokkal való találkozást és predációt, hogy aktívabbak napközben, amikor a legmagasabb a hőmérséklet, mivel a pókok kevésbé aktívak ilyenkor, a hő stressz elkerülése érdekében (Schmitz és mtsai, 1997). A kölcsönhatások eredménye függ az egyes fajok és egyedek hőűrítő képességétől. Mivel az azonos trofikus szinten lévő különböző fajok eltérő toleranciával rendelkeznek, a komplementer fajoknak nagy szerepe lehet a táplálékláncokban különösen, ha sok a ragadozó faj (Duffy és mtsai, 2007; Northfield és mtsai, 2014). Ennek tükrében egy kísérletben kimutatták, hogy a szőlőkárosítók természetes ellenségei között a szinergista hatás nő, ha emelkedik a hőmérséklet (Drieu és Rusch, 2017).

#### **1.4.2.1 A *Tigrosa helluo* általános jellemzői**

A *Tigrosa helluo* (Walckenaer 1837) (Araneae: Lycosidae) farkaspók megtalálható egész Észak-Amerikában, főleg a keleti államoktól Colorado-ig, Délkelet Kanadában és Mexikóban.

Nagyméretű pókfaj, a nőstények a 18-21 mm hosszúságot is elérhetik, a hímek 10-12 mm-esek. A középső pár szemtől egy jól látható világos csík húzódik végig az előtesten. Az utótesten egy szélesebb világosabb sáv található, aminek sötétebb a körvonala és a mintája egy lándzsahegyre emlékeztet (4. ábra). Az előtest hasi oldala teljesen fekete,

az utótest hasi oldalán viszont lehetnek világosabb foltok. A nőstények általában sötétebb barna árnyalatúak, világosabb lábakkal, a hímek világosabbak, az utótesten a folt pedig sötétebb. A nőstények egész évben megtalálhatók, a hímek késő tavasztól kora őszig. A füves mezőket kedvelik és a mellettük elterülő erdők szegélyét. A *Tigrosa helluo* nem ás tárnát, de például kövek, ágak alatt, vagy repedésekben készíthet magának bújóhelyet (Williams és Wise, 2003). A farkaspókfajok többségéhez hasonlóan a *Tigrosa helluo* is elsősorban éjszakai állat, ha egy elemlámpával sétálunk este egy erdő szélén, láthatjuk a fűben a szemeik csillogását.



**4. ábra:** *Tigrosa helluo*

Fotó: [https://en.wikipedia.org/wiki/Tigrosa\\_helluo#/media/File:Wolf\\_Spider\\_-\\_Tigrosa\\_helluo,\\_Meadowood\\_Farm\\_SRMA,\\_Mason\\_Neck,\\_Virginia.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Tigrosa_helluo#/media/File:Wolf_Spider_-_Tigrosa_helluo,_Meadowood_Farm_SRMA,_Mason_Neck,_Virginia.jpg)

#### 1.4.2.2 A *Pisaurina mira* általános jellemzői

A *Pisaurina mira* (Walckenaer 1837) (Araneae: Pisauridae) csodáspók az egyik legközségesebb faj az Amerikai Egyesült Államok keleti részén, de megtalálható Kanadában, Közép-Amerikában, és Európában is. Vadászó pók, főleg füves, bokros területeken fordul elő. A nőstények teste 11–19 mm, a hímek valamivel kisebbek, 9–14 mm hosszúak (Milne és Milne, 1980; Pfeffer, 1989) (5. ábra). A hímek és a nőstények egyaránt sárgásbarna színűek és világos- vagy sötétbarna sáv fut az utótest közepén, amit egy fehér vonal vesz körbe (Leftwitch, 1976). A hímek párzáskor „ajándékot” visznek a nősténynek, az elejtett rovar pókselyembe csomagolva ajánlják fel, amely gesztust többször meg is ismételhetik. Ha a nőstény még nem kész a párzásra elüldözi a hímeket, de ha elfogadja a felajánlott ajándékot, általában megtörténik a kopuláció. A párzási időszak körülbelül június közepétől július közepéig tart. A nőstény a tojásokat egy kokonba rakja, amit aztán a csáprágóival fog, és visz magával, amíg ki nem kelnek a kispókok. Ezután a nőstény egy védett helyet keres, és ott levelek között sűrű hálósövedéket készít, ami „óvodaként” szolgál, innen ered a család angol elnevezése "nursery web spiders". A nőstény a közelben marad a kispókok első vedléséig. Miután azok képesek elhagyni a hálósövedéket, a nőstény is továbbáll (Grzimek, 1972; Milne és Milne, 1980; Pfeffer, 1989).



**5. ábra:** *Pisaurina mira*

Fotó: Stone Lark (2011)

<https://bugguide.net/node/view/524810>

#### 1.4.2.3 A *Diabrotica undecimpunctata howardi* általános jellemzői

Az amerikai uborkabogár [*Diabrotica undecimpunctata howardi* (Barber 1947)] (Chrysomelidae) polifág kártevő, elsősorban a kukoricát, és a tökféléket károsítja, de megtalálható egyéb mezőgazdasági területeken is (Krysan, 1986). Észak-Amerikában súlyos mezőgazdasági károkat okoz és az ellene való védekezés igen költséges (Krysan és Miller, 1986). A bogarak nagy jelentőséggel bírnak a tök (*Cucumis melo*) és az uborka (*Cucumis sativus*) termesztők számára, mivel a baktériumos hervadás vektorállatai (Bessin 2010). Az imágók telelnek levelek alatt, majd márciusban bújnak elő, és a párzás után a nőtények áprilistól kora júniusig rakják a tojásaikat. A lárvák a gyökereken, a talajban fejlődnek, míg a kifejlett rovarok a növények leveleivel és virágaival táplálkoznak (Sorensen, 1999). A terméseket is károsítják, a rajtuk képződő hegszövet miatt csökken a piaci értékük (Snyder 2012). Az imágók 5-7 mm hosszúak, és 2.8-4 mm szélesek. A szárnyfedők élénk sárga vagy zöldessárga színűek, és 12 fekete pötty található rajtuk. A fej és a lábak feketék, és a szintén fekete csáp körülbelül 1,6 mm hosszú (Godfrey és mtsai, 1998; Sorensen, 1999) (6. ábra). Általában 2 nemzedékük fejlődik évente. Az imágók főleg a reggeli és a késő délutáni órákban aktívak (Webb, 2010). A *Pseudomonas lachrymans*, ami a baktériumos hervadás egyik kórokozója, a bogarak gyomrában telel át, és az USA-ban a közép- és keleti államokban okozza a legsúlyosabb károkat (Alston és Worwood, 2008). Tavasszal az áttelelő imágók az ürülékükkel terjesztik szét a baktériumot, ami a fiatal leveleken a rágási sebeken keresztül hatol be a növénybe, ahol gyorsan felszaporodik a szállító szövetrendszerben, és eltömíti azokat, ami a hervadásos tüneteket okozza (Bessin, 2010; Webb, 2010). Az amerikai uborkabogár egyéb betegségek vektora is, például: Tök mozaik vírus, Uborka mozaik vírus, Bab mozaik vírus és Kukorica klorotikus foltosság vírus (Alston és Worwood, 2008). Snyder (2012) szerint a bogarak elleni biológiai védelem sikeresebb lehet, ha több ragadozó fajt (például: különböző pók fajokat, ragadozó bogarakat, ragadozó atkákat) vetünk be ellenük, mint ha csak egy ökológiai természetben engedélyezett növényvédőszert, gombát vagy nematódát próbálnánk használni.



**6. ábra:** *Diabrotica undecimpunctata howardi* imágó

Fotó: Mark Fowler (2005)

<https://bugguide.net/node/view/29805>

#### **1.4.2.4 A klímaváltozás hatása a préda-predátor kapcsolatokra**

A ragadozó-hatás potenciálisan ökológiai rendszereken keresztül is befolyásolhatja, hogy egy kártevő állat hogyan funkcionál egy ökoszisztémában a tápláléklánc alacsonyabb szintjein (Schmitz és mtsai, 2008), illetve formálhatja az ökológiai interakciókat (Gallagher és mtsai, 2016).

Ezen kölcsönhatások elemei, a ragadozó aktivitás, teljesítmény és a préda állat ragadozó-elkerülő viselkedési formájának sikeressége mind függ a környezeti faktoroktól. Ha figyelembe vesszük a globális klímaváltozást, gazdasági jelentősége lehet ezeknek a faktoroknak a természetes ellenség-kártevő állat rendszerben, kimondottan akkor, amikor mind az átlagos nyári hőmérséklet, mind a hőmérséklet változékonysága növekedni fog (Fischer és mtsai, 2012).

Ezek az éghajlati szélsőségek, például a hóhullámok (Schar és mtsai, 2004) gyakoribb előfordulását eredményezhetik, ami nagy hatással lehet az ökológiai rendszerekre (Jentsch és Beierkuhnlein, 2008). A természetes ökoszisztémákon végzett vizsgálatok (Allan és mtsai, 2015; Tran és mtsai, 2016) azt sugallják, hogy a ragadozó-zsákmány kölcsönhatások eredménye különösen érzékeny a hőmérsékletre, mivel a fajok hőmérséklet-tűrésbeli különbségei nagyban befolyásolhatják azt (Ohlund és mtsai, 2015).

Az agroökoszisztémákban a természetes ellenségek – kártevők közötti kölcsönhatások a biológiai növényvédelmi kutatások középpontjában állnak, mivel a növényvédelmi folyamatok hatékonyságának minden változása rendkívül fontos gazdaságilag is.

Nemcsak a globális éghajlatváltozásból eredő magasabb hőmérsékletek várhatóak, hanem a bizonyos mezőgazdasági gyakorlatok, például az üvegházi termesztés (Zilah-Balogh és mtsai, 2007), a műanyag mulcs és a fóliatakarás által okozott hőmérséklet különbségek (Nair és Ngouajio, 2010; Wadas és Kosterna, 2007) szükségessé teszik, hogy tanulmányozzuk, hogyan változnak a különböző kölcsönhatások a megváltozott hőmérsékleti körülmények között. Bale és munkatársai (2002) kutatásaiban vizsgálták, hogyan változnak növekvő hőmérséklet hatására a növényi kártevő kölcsönhatások.

Újabb tanulmányok foglalkoztak azzal a kérdéssel is, hogyan reagálhatnak a növényevő – természetes ellenség kölcsönhatások az éghajlatváltozásra (Diehl és mtsai, 2013; Aguilar-Fenollosa és Jacas, 2014), de további vizsgálatokra van szükségünk ahhoz, hogy megértsük a hőmérséklet emelkedése milyen hatással van a komplex, multitrofikus és nem konzumptív rendszerekre (Barton és Schmitz, 2009; Dyer és mtsai, 2013).

### **1.5 Pókgyomortartalom-vizsgálat**

Mivel Magyarországon még nem történt pókgyomortartalom-vizsgálat, így csak külföldi irodalmakat tudtam felhasználni ehhez a fejezethez. Néhány információ a pókok táplálkozási szokásairól direkt vizsgálattal is megállapítható, de a legpontosabb eredmények az úgynevezett gyomortartalom-vizsgálattal érhetők el. A megfogalmazás tulajdonképpen nem teljesen pontos, mivel a pókok gyomortartalmának vizsgálata során nem csupán magát a gyomrot vizsgálják, hanem a teljes emésztőrendszer vizsgálatát elvégzik.

Egy kísérlet során azt vizsgálták meg, hogy a Linyphiidae két alcsaládjának, az Erigoninae és a Linyphiinae pókok levéltetvek zsákmányolását hogyan befolyásolja más lehetséges préda állatok jelenléte. A gyomortartalom-vizsgálat során megállapításra került, hogy a nőstény egyedek mindkét alcsaládban több levéltetvet fogyasztottak, mint a hím példányok, valamint az, hogy a Linyphiinae nőstény pókok még az Erigoninae nőstényeknél is többet. Más rovarok jelenléte nem befolyásolta, hogy mennyi tetvet

fogyasztottak a Linyphiinae pókok, viszont az Erigoninae példányoknak a zsákmányolási arányát nagymértékben befolyásolta a *Collembola* fajok jelenléte. A levéltetű fehérje a pókokban egy hét elteltével is kimutatható volt, de a mennyisége ez idő alatt fokozatosan csökkent (Harwood és mtsai, 2004).

Egy másik kísérlet vizsgálata egy kávéültetvényben a kávé legfőbb kártevőjének, a *Coccus viridis* pajzstetű predátorainak kutatására terjedt ki. A vizsgálat arra a hipotézisre épült, miszerint ez a kártevő a lombzatban élő pókfajok lehetséges táplálékát jelentheti. Emellett a pókok és egy másik kártékony faj, az *Aularche* sáska közötti lehetséges predátor-préda kapcsolatot is vizsgálták. A kávénövény levelein élő pókfajokat gyűjtöttek be az analízishez. Három pókfaj gyomortartalmából *Coccus viridis*, négy pókfajból *Aularches sp.* volt kimutatható (Kumar és Regupathy, 2009).

Egyes kísérletek a zsákmányállatok DNS-ének predátorban történő kimutathatóság idejére fektették a hangsúlyt. A kimutathatósági idők között jelentős eltérések tapasztalhatók, amint az a következő néhány példából látható.

Egy vizsgálatban *Oxyopes salticus* és *Misumenops sp.* pókokat *Rhopalosiphum maidis* levéltetű példányokkal etettek. A pókok szöveteiből az etetés utáni 12 óráig tudták még kimutatni a *Rhopalosiphum maidis* DNS-ét (Matthew és Shufra, 2003).

Egy másik kísérlet során laboratóriumi körülmények között PCR technika segítségével a *Pardosa cribata* farkaspókok emésztőrendszeréből *Ceratitis capitata* fúrólégy fajjal történő etetést követően 12 órán belül teljes mértékben ki tudták mutatni a kártevőnek számító gyümölcslégy DNS-ét. Az etetést követő 96 órában ez az érték 37 %-ra csökkent le (Monzó és mtsai, 2010). Beszámolnak olyan kísérletről is, amelyben az elfogyasztott préda a pókgyomorból 24 órával az etetés után is még teljes mértékben kimutatható volt (August és mtsai, 2003).

További példaként megemlíthető az a kísérlet, amelyben mezőről gyűjtött farkaspókokból (*Pardosa sp.*) mutattak ki *Rhopalosiphum padi* levéltetű DNS maradványait. Laboratóriumi etetést követően megállapították, hogy 3,7 óra volt az az időtartam, amikor a levéltetű maradványai a pókok 50 %-ból még kimutatható volt. Bár az élőhelyen a vizsgált időben alacsony volt a tetvek száma, a 372 begyűjtött farkaspók példány PCR vizsgálata során két egymást követő évben (2004 és 2005) a pókok 26 %-ból illetve 19 %-ból kimutatható volt a *Rhopalosiphum padi* DNS, vagyis a begyűjtött példányok a gyűjtést megelőzően néhány órán belül fogyasztottak *Rhopalosiphum padi*

levéltetűt. A *Pardosa* fajok, mint lehetséges biokontrollok szerepe az *Rhopalosiphum padi* elleni védekezésben a kísérlet hatására felértékelődött (Kuusk és mtsai, 2008).

Érdemes megemlíteni azt a vizsgálatot is, amelyben 70-70 *Pardosa nigra* és *Pardosa saturator* példány szöveteiből mutatták ki az *Acheta domestica* DNS-ét. A két pókfajból a zsákmányállat 50 %-a átlagban 79,2 óráig volt kimutatható. Az egyik faj szöveteiből (a kísérlet leírása nem említi melyik) 200 óra után, míg a másik faj szöveteiből 150 óra után is kimutatható volt a DNS (Sint és mtsai, 2011).

A fent említett példák jól szemléltetik a gyomortartalom-vizsgálatok lényegét. Ennek a technikának a segítségével megállapítható, hogy a predátor által elfogyasztott zsákmányállatok DNS-e jelen van-e a predátorok szervezetében, és ha igen mennyi ideig lehet azt kimutatni belőle.

### 1.5.1 A polimeráz láncreakció

A DNS kutatás alapjait jelentő módszer az egészségügyben és élettani kutatásokban is egyaránt gyakran használt PCR technika, vagy polimeráz láncreakció. A PCR (Polymerase chain reaction) nukleinsav sokszorozó eljárás, amely laboratóriumban, vagyis in vitro körülmények között, ellenőrzött módon történik. Segítségével egy kiválasztott DNS szakaszt (szekvencia) lehet vizsgálat céljából megsokszorozítani (enzimatis amplifikáció). Előnyeként megemlíthető, hogy a DNS-t nem szükséges klónozni, mivel a primer szekvencia a bázispárosodás alapján specifikusan jelöli ki a megsokszorozandó DNS szakaszt (Sarkadi, 2007).

Egy PCR reakció létrejöttéhez a következő komponensek szükségeltetnek:

- Templát DNS: a DNS minta, amely a lemásolandó szekvenciát tartalmazza.
- DNS-polimeráz (termostabil Taq-polimeráz): olyan enzim, amelynek segítségével megtörténik az új DNS szál szintézise. Egy indító oligonukleotid, a primerek segítségével képes lemásolni, így megkettőzni a DNS szálát (Dezső és Nagy, 2005).
- PCR-primerek: két primer határozza meg a lemásolandó szakasz elejét, és a végét.

- Dezoxiribonukleozid trifoszfátok (dNTP-k): Adenin (A), Timin (T), Citozin (C), Guanin (G) bázisok, amelyekből az új DNS-szál felépül.
- Egyéb összetevők: puffer (biztosítja a reakcióhoz a megfelelő közeget), enzim stabilizátor, valamint  $MgCl_2$ , ami a polimeráz működéséhez szükséges (Sarkadi, 2007).

A reakció automatizált, a PCR-készülékben játszódik le. A ciklusok alatt különböző hőmérsékletre van szükség a különböző fázisokhoz. A készülék programozható termosztáttal van ellátva, amely a reakció egyes szakaszainak végbemenéséhez szükséges hőmérsékletet biztosítja (Nyitrai és Pál, 2013).

A reakciók három ciklusban játszódnak le:

1. A DNS láncok szétválasztása 15-60 másodperces 94-97°C-ra történő felmelegítéssel megy végbe (denaturációs fázis).
2. A primerek hibridizálása (anneálás), az elegy 50-70°C-ra való lehűtésével történik, és 30-60 másodpercig tart. Az anneálási hőmérséklet első sorban a primerek olvadási hőmérsékletétől függ, de a módszer beállításánál ezt minden esetben optimalizálni kell.
3. A DNS szál szintézise, vagy extenziója. A reakció elegyben található dezoxiribonukleozid trifoszfátok (dNTP) polimerizációja első sorban akkor történik, amikor a minta hőmérsékletét 72°C-ra, azaz a Taq-polimeráz optimális működési hőmérsékletére állítják be. A primerek elongációja 5'→3' irányban folyik a PCR-termék méretétől függően 1-3 percig (Dezső és Nagy, 2005).

### **1.5.2 Primer tervezés**

A PCR reakciók létrejöttéhez elengedhetetlen a megfelelő primer tervezés. Primereknek nevezzük a rövid, mesterséges DNS-szakaszokat, amelyek kevesebb, mint 50 nukleotidból (általában 18-25 bp) állnak. Ezek komplementerek az amplifikálandó DNS-szakasz elejével és végével, bázispárokat képesek kialakítani velük. A DNS-templáthoz a kezdő- és végpontokon hozzákapcsolódnak, ahová a DNS-polimeráz kötődik, ami ezután egy új DNS-szál szintetizálását kezdi meg.

A primertervezés, azaz a primerek nukleotid sorrendjének meghatározása során információra van szükségünk a vizsgálni kívánt DNS szekvenciáját illetően. Jelenleg már hatalmas mennyiségű genetikai információ áll rendelkezésre, amelynek nagy része letölthető az interneten nyilvánosan elérhető adatbázisokból. A megfelelő primerek kiválasztása, megtervezése fontos a sikeres PCR szempontjából. Kereskedelmi forgalomban kapható primertervező szoftverek nagyban segítik ezt a feladatot. Ezek a programok a letöltött DNS-szekvenciát betöltve megadják az adott kísérlet elvégzéséhez legalkalmasabb primerpár bázissorrendjét (Dezső és Nagy, 2005).

A primer tervezésnek van néhány feltétele, aminek teljesülnie kell:

- A primer hosszúsága 18-22 bp esetén optimális. Ez a hossz elég ahhoz, hogy a primerek a templáthoz kötődhessenek.
- 52-58 °C oladási hőmérsékletű ( $T_m$ ) primerekkel érhető el a legjobb eredmény. Az oladási hőmérséklet a primerek esetében azt a hőmérsékletet jelenti, ahol a dupla szálú DNS láncok egy láncúvá bomlanak fel. Fontos, hogy a primerek oladási hőmérséklete közel azonos legyen.
- A glutamin (G) és citozin (C) tartalomnak 40-60 % és közel megegyezőnek kell lenni.
- A két primer pár oladási hőmérsékletének különbsége ne legyen több, mint 5 °C.
- A primerek másodlagos szerkezete szintén gyengébb kötődést eredményezhet.
- A specifikusság érdekében kerülendő a homológia (Das és Dash, 2015).

Fontos ismerni a DNS-szakasz azon szekvenciáját, amin a primert elhelyezik. Amennyiben egy bizonyos faj e szekvenciája nem ismert, akkor rokon szekvenciákat kell keresni. Ezeket az adatokat adatbázisokból lehet elérni, például Génbankból. Számítógépes programok segíthetik a szekvenciák tervezését (Putnoky, 2014).

### **1.5.3 DNS szekvenálás**

DNS szekvenálás alatt azt a folyamatot értjük, amely során egy DNS molekula nukleotid sorrendje megállapításra kerül (Nyitrai és Pál, 2013). Kétféle szekvenálási módszer

ismert, leggyakrabban használt a Sanger-féle DNS-szekvenálás, a másik módszer Maxam és Gilbert nevéhez kötődik (Sarkadi, 2007).

A Sanger-féle eljárás során első lépésként a DNS-t két szárra hasítják. A cél egy adott szakasz párjának leolvasása. Négy darab kémcsőbe téve négy külön keveréket hoznak létre, minden kémcsőbe bekerül ez a szakasz, továbbá A, C, G és T bázisok elegye. Egy enzim, az úgynevezett DNS-polimeráz I kapcsolódik a primerhez, melynek segítségével történik az új szál szintetizálása. A folyamat során a polimeráz az új DNS szálhoz komplementer új nukleotidokat kapcsol a kérdéses szegmenshez. A polimeráz addig építi a szálát, amíg el nem éri a lánczáró fehérjét, a A, C, G, T bázisok módosított változatát (ddA, ddC, ddG, ddT), melyek mindegyike négy különböző fluoreszkáló színnel vannak megjelölve. Ezekről hiányzik a további kapcsolódást lehetővé tevő csoport, ezért, ha ezek beépülnek egy láncba, akkor az nem képes növekedni tovább, mivel az újabb elem nem tud mihez kapcsolódni. Ennek eredménye az lesz, hogy olyan részmásolatok jönnek létre, melyek minden esetben ugyanott kezdődnek és egy adott betűre végződnek: az első kémcsőben T-re, a másodikban A-ra és így tovább. Ekkor lezárul a DNS szintézis, és az enzim leválik. Ez a folyamat többször megismétlődik. A DNS-fragmentek ezt követően egy szekvenáló gépbe kerülnek, amiben a szakaszok méret szerint szétválogatásra kerülnek. A szakaszokat áram segítségével (elektroforézis) végig vezetik poliakrilamid gélen, amiben a nagyobb méretű fragmentek jobban lelassulnak, így nem jutnak olyan messzire, mint a kisméretűek, tehát a térben elkülönülnek. Ez a módszer a poliakrilamid gélelektroforézis (PAGE). A molekula szakaszokat ezután lézerrel megvilágítva gerjesztik, ezáltal a színekkel megjelölt lánczáró fehérjéket elérve, azok különböző színű fényeket bocsátanak ki. Végül a kibocsátott fénynek a hullámhosszát műszerrel mérik, és a színekből előáll a karaktorsor (Nyitrai és Pál, 2013).

A másik DNS szekvenálási módszer a Maxam-Gilbert-szekvenálás, amely kémiai eljárásról alapszik. Először radioaktívan jelölik meg az egyszálú DNS-mintát, utána négy részre osztják. Kémiai ágensekkel kezelve roncsolási reakciókat végeznek rajta, ami során egy-két bázis elbomlik. A nukleotid párok mentén (A+G, G, C+T, C) a DNS-ben törések keletkeznek (Garai, 2013), és különböző hosszúságú, illetve jelölt és jelöletlen DNS-szakaszok jelennek meg. Autoradiográfiás detektálással a DNS-szakaszt a bázisok

hiányából, valamint a megtett távolságból következtetve lehet meghatározni (Sarkadi, 2007).

#### **1.5.4 A gélelektroforézis**

A DNS fragmentek szétválasztására használt módszer a gélelektroforézis nevű eljárás. A reakció egy úgynevezett futtató-kádban játszódik le, amiben egy anód és katód közötti potenciálkülönbségből származó egyenfeszültség hatására a DNS-t alkotó negatív töltésű nukleinsavak a negatív pólus (katód) felől a pozitív pólus (anód) felé vándorolnak (Nyitrai és Pál, 2013). A reakció létrejöttéhez szükséges egyenfeszültséget két tápegység biztosítja. A reakció közegét egy tengeri algából nyert porózus anyag, az agaróz alkotja, aminek térhálós szerkezete a DNS-molekulákat méretük szerint más-más távolságra engedi eljutni. A nagyobb méretű fragmentek kisebb távolságra, míg a kisebb méretűek távolabb tudnak a gélben vándorolni. Az agaróz gél porszerű formában hozzákeverik megfelelő összetételű pufferhez, és ezt közel 100 °C-on felmelegítik, majd hűlés közben műanyag „fésűt” tesznek bele, amit a gél megszilárdulása után kihúzva a minták betöltéséhez megfelelő helyek, „zsebek” alakulnak ki. A kádat folyékony pufferrel töltik fel, amin keresztül az áram képes a táblán futni, ezáltal a fragmentek elmozdulását biztosítva. A mintákhoz a gélzsebekbe helyezésük előtt rendszerint festékanyagot, illetve glicerint adnak hozzá. A festék (általában brómfenolkék) segítségével megállapítható, hogy hol tart épp az elektroforézis, míg a nagy sűrűségű glicerinnel feladata, hogy a mintákat a zsebek alján tartsa. A gél lehűlése után a láthatóság miatt etídium-bromidot adnak hozzá, amely a DNS-hez hozzákapcsolódva UV fény hatására fluoreszkál (Wunderlich, 2014).

Egy ismeretlen DNS molekula mérete a futási távolságot ismerve megállapítható, hogyha mellé a géltre olyan DNS molekulákat is felviszünk, amelyeknek a mérete már ismert. Ez az úgynevezett DNS létra, amely különböző bázispár méretű DNS molekulákból áll.

Ahogy arról már szó volt, a hosszabb molekulák a gélben kevésbé mozdulnak el, míg a kisebb molekulák könnyebben elmozdulva, „távolabbra” jutnak a gélben. A „létra”

bázispárjának számából le lehet olvasni, hogy a kérdéses fragment milyen bázispár hosszúságú (Nyitrai és Pál, 2013).

## 2 Célkitűzések

Az eddigiekben ismertetteket négy különböző megközelítéssel, kutatási iránnyal tanulmányoztuk. A vizsgálataink célkitűzéseit ismertetem a következő alfejezetekben.

### 2.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai

A populációs kölcsönhatások vizsgálata során elengedhetetlen szempont a szezonális előfordulások figyelembevétele. A *Tibellus oblongus* juvenilis-szubadult stádiumban telet át. Az első kifejlett egyedek áprilisban jelennek meg, és őszig bezárólag megtalálhatóak, június után azonban számuk csökken. A szaporodási időszak májusra tehető, a kispók pedig már a következő hónapban jelen vannak. A gyűjtési eredmények alapján május és október között leginkább a juvenilis egyedek tömegesek. A *Tibellus oblongus*ra vonatkozó eredmények szerint a pókpopuláció nyár végén éri el a csúcspontját az agrárterületeken, és a *Psammotettix alienus* kabócáról korábban leírtak alapján a két faj populációjának tetőzési ideje nagyjából egybeesik. A fentiek alapján a térbeli és az időbeli találkozás feltételei is teljesülnek a *Tibellus oblongus* és a *Psammotettix alienus* esetén.

Nem elég azonban a térbeli és időbeli találkozás, trofikus kapcsolatot is feltételeznünk kell a két vizsgálandó faj között, vagyis, hogy a préda a predátor kedvelt prédatípusai közé tartozik-e. Samu és munkatársai (2013) prédapreferencia kísérleti eredményéből kiderül az is, hogy a *Tibellus oblongus* elfogadja zsákmányállatának a *Psammotettix alienus* fajt, és nemcsak olyan mértékben preferálja, mint a kontroll állat *Drosophila melanogaster* harmatlegyet, hanem ugyanolyan jól fejlődik is rajta.

A következő két tanulmányban a kabóca természetes ellenségét, a *Tibellus oblongus* (Araneae: Philodromidae) agrobiont pókfajt használtuk. A faj leggyakrabban a füves növényzet levélszintjén fordul elő, füveken vagy gabonaféléken, pontosan abban a mikrohabitatban, ahol *Psammotettix alienus* is táplálkozik.

### 2.1.1 Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban

Annak érdekében, hogy megértsük a pókok és a vektorként szolgáló növényi kártevők közötti komplex kölcsönhatásokat, fontos, hogy dokumentáljuk, hogyan befolyásolják a ragadozók a kártevő rovarok viselkedését. Az NCE-kre összpontosítva azt feltételeztük, hogy a kabócák megváltoztatják a táplálkozási tevékenységüket és viselkedésüket, amikor predációs kockázatnak vannak kitéve.

Célkitűzésünk az volt, hogy bebizonyítsuk, hogy (a) a kontrollcsoporthoz viszonyítva a kabócák táplálkozása csökken, (b) a mozgásmintázat változása észlelhető, és (c) a floémből való táplálkozás is csökken, amit a mézharmat termelés pontosan jelez. Azt feltételeztük továbbá, hogy (d) azonos predációs kockázat esetén a kevesebb táplálékkeresési mozgással és táplálkozási aktivitással rendelkező egyedek nagyobb túlélési valószínűséggel rendelkeznek. Ennek teszteléséhez két kabócát és egy pókot raktunk egy mezokozmoszba, és összehasonlítottuk az „áldozatok” és a „túlélők” mozgási mintázatát és aktivitását.

### 2.1.2 Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban

Ebben a kísérleti beállításban szintén azt vizsgáltuk, hogy a *Tibellus oblongus* pókfaj jelenlétével miként fejt ki indirekt zavaró hatást a *Psammotettix alienus* kabócára, és hogy a ragadozó zavarástól szignifikánsan romlik-e a kabóca táplálkozási sikeressége.

Ezt a kapcsolatot most a mikrohabitat és az egyedek szintjén vizsgáltuk. A pókok kabócákra kifejtett hatását egyedenként figyeltük meg. Az indirekt hatás megfigyeléséhez meg kellett akadályozni a tényleges predációt, de biztosítani kellett a préda és predátor találkozását, egymás érzékelését. Hipotéziseink szerint a pók jelenléte befolyásolja a kabócák táplálkozási viselkedését, oly módon, hogy kevesebb lesz a sikeres penetrációk száma, mint a pók nélküli kontroll csoportnál. Bizonyítandó, hogy a hatást nem egyszerűen egy pók nagyságú állat zavaró jelenléte, mozgása okozza, egy olyan kezelést is alkalmaztunk, ahol a kabócákat nem pók, hanem közönséges szipolyposka (*Aelia acuminata*) (Hemiptera: Pentatomidae) jelenlétében vizsgáltuk.

## 2.2 A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai

Kutatásunk célja az volt, hogy kiderítsük milyen hatással lehet a felmelegedés a kártevők gyérítésére és a károsításukra egy zöldség növényen. Laboratóriumi kísérleteinkben egy fontos kártevőt, és két pók fajt vizsgáltunk különböző hőmérsékleten.

A fő kérdés az volt, hogy a magasabb hőmérséklet növelni vagy csökkenteni fogja-e a ragadozó hatást egy tritrofikus rendszerben. A vizsgált ökológiai gazdálkodásban termesztett uborka és tök-félék termesztés technológiájában a megemelkedett hőmérséklet egy akut probléma, amit nem csak a klímaváltozás okozta gyakoribb nyári hőhullámok okoznak, hanem maga a termesztés technológia miatt használt sor takaró anyagok, amik alatt még jobban felmelegszik a levegő. Két pók faj és az amerikai uborkabogár különböző reakcióját vizsgáltam melegebb hőmérsékleten, illetve a fajok közötti kölcsönhatásokat, és valamint, hogy ezek végül hogyan hatnak a növényen okozott kártételre. Feltételezésem az volt, hogy a hőmérséklet emelkedésével nőni fog a bogarak és a pókok aktivitása, valamint nő a predáció, ami kisebb kártételt fog eredményezni.

A feltételezéseinket azzal vizsgáltuk, hogy

- (a) meghatároztuk a hőtűrő képességét az uborkabogárnak és a két pók fajnak, és
- (b) elemeztük a tritrofikus rendszer hőmérséklet függését, a pókok hatását a bogarak mortalitására, aktivitására és a kártételre.

## 2.3 Pókgyomortartalom vizsgálatok

Mivel Magyarországon nem végeztek még pókgyomortartalom-vizsgálatra vonatkozó kísérleteket, és csak kevés külföldi publikáció érhető el ebben a témakörben, ezért a célunk az volt, hogy megfelelő módszert dolgozzunk ki, amely alapján ki tudjuk mutatni a *Psammotettix alienus* DNS-és *Tibellus oblongus* pók szöveteiből. A DNS kimutathatósági módszer kidolgozása segíthet abban, hogy későbbi kutatások során választ kapjunk arra, hogy természetes élőhelyén is fogyasztja-e a sovány karolópók a csíkos gabonakabócat. Amennyiben sikerül a kabóca DNS-t kimutatni a pókok szöveteiből, úgy arra is lehet következtetni, hogy mennyi időn belül történhetett a zsákmányolás.

### **3 Anyag és módszer**

#### **3.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai**

##### **3.1.1 Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban**

###### **3.1.1.1 A kísérleti állatok gyűjtése és tartása**

A laboratóriumi tenyészetek elindításához *Tibellus oblongus* és *Psammotetix alienus* egyedeket budapesti és székesfehérvári gabonaföldekről gyűjtöttük fűhálóval és D-vac rovarporszívóval. A gyűjtést követően a kabócákat klímaszobában tartottuk (L / D: 16/8 h, 23/16 °C) cserepekbe ültetett, lehálózott fiatal árpa növényeken (*Hordeum vulgare* L. cv MV Jubilant). A juveniliseket elkülönítve tartottuk, csak adult egyedeket használtunk a kísérletekben. Az ismétlésekhez véletlenszerűen kiválasztott állatokat 30 percig éhezettük, és meghatároztuk a nemüket. A pók egyedeket ugyanolyan körülmények között tartottuk műanyag üvegcsékben, amelyek alja gipsszel volt kiöntve, hogy a vízforrást, és a páratartalmat biztosítsuk. Hetente kétszer *Drosophila melanogaster* legyekkel etettük a pókokat. A ragadozó kezeléshez a laboratóriumi állományból véletlenszerűen választottuk ki a pókokat, a testtömeg-tartomány 5–15 mg volt. A kísérlet előtt a pókok egy hétig nem kaptak táplálékot az éhségszint standardizálása miatt. Testtömegüket a kísérletek előtt 0,1 mg pontossággal mértük. Minden egyes pókot és kabócát csak egyszer alkalmaztunk kísérleteinkben, és a túlélő egyedeket utána szabadon engedték.

###### **3.1.1.2 Viselkedési megfigyelések**

A viselkedési kísérleteket mezokozmosz arénákban végeztük pók jelenlétében és hiányában. Minden aréna egy 10 cm átmérőjű edényből állt, amelybe 3 árpa növény 2-3 leveles állapotban volt ültetve steril talajba. Az edényeket 6 cm átmérőjű, 20 cm magas plexiüveg-hengerekkel zártuk le, és hálóval fedtük le a tetejüket. Az arénák azonos környezeti körülmények között voltak elhelyezve (hőmérséklet: 23 °C, relatív páratartalom: 30-50%).

A kísérletek során az állatok arénába való elhelyezését követően megfigyeltük a viselkedésüket, és rögzítettük a viselkedési események idejét és időtartamát, amihez az Observer XT szoftvert (11. változat, Noldus Information Technology, Wageningen, Hollandia) használtuk.

### 3.1.1.3 A mozgásaktivitás megfigyelései

A mozgásaktivitás kísérletek 29–42 percig tartottak. Ezeket két sorozatban, 2012. augusztus-november és 2013 október-novemberi között végeztük. A következő viselkedési eseményeket rögzítettük: (1) predáció sikeressége, (2) mozgásaktivitás, amelyeket külön-külön rögzítettünk a pókok és a kabócák esetében, (3) mozdulatlan periódusok, amelyek kölcsönösen kizárták a mozgó eseményeket; (4) kabócák mézharmat-termelése, (5) a pókok táplálkozása. A kísérletek során három arénát figyeltünk meg egyszerre: pók kezelés, kabóca-kontroll és pók-kontroll (1. táblázat). Két variációban futtattuk a kísérleteket: egyet, ahol egy kabócát figyeltünk meg (1L), és egyet, ahol kettőt (2L). Ezt „kabóca szám” változónak neveztük (1. táblázat).

**1. táblázat:** Kísérleti elrendezés, L=kabóca, S=pók, zárójelben a kísérletek száma

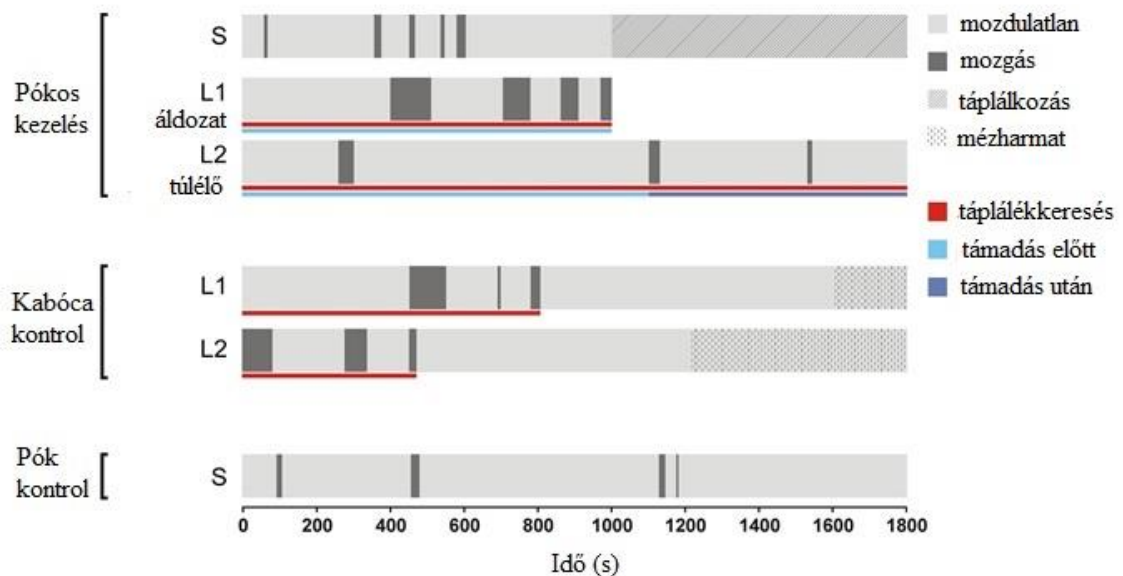
Megfigyelés	Kabócák száma	Pókos kezelés	Kabóca kontroll	Pók kontroll
Etetés (3h)	2L	LLS (N=44)	LL (N=44)	
Mozgási aktivitás (30 perc)	1L	LS (N=96)	L (N=44)	S (N=96)
	2L	LLS (N=100)	LL (N=100)	S (N=100)

Ha egy viselkedés mesterségesen ért véget (például a kabócát elkapta a pók), akkor az utolsó viselkedést befejezetlennek (censored) tekintettük. Ezeket a hiányos viselkedéseket a változókba soroltuk be, de a statisztikai tesztekben nem vettük figyelembe az időtartamukat.

A 2L-es beállítások esetében az egyik kabócát egy kis ezüst-ragasztóval jelöltük meg, ugyanezt az anyagot alkalmazzák az elektro-penetrográfós vizsgálatokban (Tholt és mtsai, 2015). Ennek a jelölésnek nem találtuk hatását arra, hogy ez befolyásolná a kabóca túlélését (függetlenségi teszt;  $\chi^2_1 = 0.15$ ,  $P = 0.695$ ). A 2L-es kísérletek fő oka az volt, hogy összehasonlítsuk a leendő áldozatok és túlélő egyedek viselkedését, és

nyomon követhettük a túlélő kabócák viselkedését, miután a pók megtámadta a másik egyedet.

A táplálékkeresés során bekövetkezett mozgási tevékenységeket „foraging period” -ként rögzítettük, ami a konkrét táplálkozást megelőző periódus volt. A mézharmattermelés mindig helyhez kötött, mozdulatlan esemény során történt. Mivel a gyakran hosszadalmas időre van szükség ahhoz, hogy a kabócák elérjék a floémet a szúrósertéikkel (Tholt és mtsai, 2015), az egész helyhez kötött eseményt úgy tekintettük, amelynek során a mézharmat a táplálkozási folyamat részeként keletkezett, és ezért kizártuk a táplálékkeresési periódusból (7. ábra). Ha a kabóca nem táplálkozott, akkor a vizsgálat minden eseményét táplálékkeresési periódusnak tekintettük.



**7. ábra:** A mozgásaktivitás megfigyeléseinek vázlatos ábrázolása egy 2L kísérletben. Az aktivitási mintázat és a táplálkozási események szürke árnyalatokkal, a táplálékkeresés pirossal, a támadás előtti periódus világoskékkel, a támadás utáni sötétkékkel van jelölve.

A predáció hatását a „predation period” változóként rögzítettük, és két szintjét határoztuk meg, a „pre-attack” és a „post-attack” periódusokat. Az „áldozatok” viselkedését csak a „pre-attack” támadás előtti időszakban lehetett értelmezni, de a „túlélő” egyed viselkedését a támadás előtti és utáni időszakok között is összehasonlítottuk. A támadás utáni időszakokban a pókok a teljes vagy majdnem teljes periódust ténylegesen a zsákmányuk elfogyasztásával töltötték (a pókok táplálkozási

periódusai a megfigyelések végéig nem fejeződtek be 127-ből 113 esetben). Összehasonlítottuk egymással azokat az eseteket, amelyekben a predáció megtörtént (N = 53) azokkal, ahol a pók jelen volt, de nem történt zsákmányszerzés (N = 47).

#### **3.1.1.4 A táplálkozás megfigyelései**

A táplálkozási megfigyeléseket 3 órás kísérletekben végeztük, és a kabóca táplálkozási időtartamára összpontosítottunk; a mozgási aktivitását itt nem rögzítettük. Ezek a hosszabb megfigyelések azért voltak szükségesek, mert gyakran mind a táplálkozás megkezdése, mind a teljes táplálkozási idő hosszabb volt, mint a mozgási aktivitás megfigyeléseinek időtartama. Csak 2L variációban futtattuk ezeket a kísérleteket (1. táblázat), és mivel a pók viselkedését most nem figyeltük meg (a ragadozáson kívül), nem volt pók kontroll csoport. 2013 áprilisában végeztük ezt a kísérletsorozatot.

#### **3.1.1.5 Statisztikai analízis**

A válaszváltozókat, a véletlenszerű kifejezéseket, a rögzített prediktorokat és a megfigyelt változókat részletesen felsoroltuk a 2. táblázatban. Lineáris kevert hatásmodelleket (LME) alkalmaztunk a ragadozók hatásának elemzésére a táplálkozási mozgások különböző aspektusaiban az R 3.1.0 'nlme' csomagját használva (Pinheiro és Bates, 2000; R Development Core Team, 2014). A kísérleti egységeket random faktorként használtuk. Ennek szükségességét megvizsgáltuk a modellek összehasonlításával az adott tényezővel és anélkül, a valószínűségi arány tesztek alkalmazásával. Ha a random hatások elhanyagolhatóak voltak, az LME modelleket lineáris modellekre (LM) cseréltük. Az összes illesztett modellt az összes magyarázó változó bevonásával kezdtünk (fő hatások és specifikus kölcsönhatások), majd az egyes lépésekben a legmagasabb P-értéket kizártuk, amíg csak  $P \leq 0.05$  maradt a végleges modellekben (Grafen és Hails, 2002). A végső modellek AIC és Akaike értékeit az 1. számú melléklet tartalmazza. Az illesztett modellek követelményeit plot diagnosztikával ellenőriztük. A végső modellekben a prediktorok paraméterbecslését és a standard hibákat az 1. számú melléklet mutatja.

Feltételezhető, hogy ha egy kabócát a gazdanövényén elhelyezünk, végül elkezd táplálkozni; mint ahogy a táplálkozás elkezdődött, elkerülhetetlenül egy bizonyos időpontban véget fog érni. Ezért a táplálkozási megfigyelési adatállományt a JMP 6.0 (SAS Institute, 2005) túlélés-elemző platformján használva elemeztük az első táplálkozás idejét („time to feeding”) és az táplálkozás időtartamát („duration of feeding”). Cox Proporational-Hazards (CPH) modellt (Cox, 1972) alkalmaztunk, amelyet hatékonyan használnak az esemény-idő adatokhoz más táplálkozási tanulmányokban (Wajnberg és mtsai, 2003).

**2. táblázat:** Viselkedési válaszok (D), és lehetséges prediktorok (I), melyeket az illesztett modellekben függő és független változóként használtunk, és a megfigyelt változók (O) a Chi négyzet tesztek arányaiban.

Változó	Leírás	Típus
mozgások száma	mozgási események száma	D/folyt.
mozgási események időtartama	mozgási események időtartama	D/folyt.
táplálkozás időtartama	kabócák táplálkozással töltött ideje	D/folyt.
mozgás % táplálékkeresési időszak idő	a táplálékkeresési időszak hány %-a a mozgással töltött idő	D/folyt.
táplálkozásig eltelt idő	egy esemény kezdési ideje	I/folyt
tárgy	a kezdési ideje az első táplálkozási eseménynek	I/folyt
kísérlet	a megfigyelt egyed	I/rnd blokk
sorozat	egy mezokozmosz aréna megfigyelései	I/rnd blokk
pók	egy időben párhuzamosan megfigyelt kísérletek	I/rnd blokk
predáció	pók jelenléte egy kísérletben (pókkezelés/kontroll)	I/nominális
préda	predációelőfordulása egy kísérletben (igen/nem)	I/nominális
státusz	a kabóca egyed áldozattá vált-e (igen/nem)	I/nominális
ivar	kabóca státusz (kontroll/áldozat/túlélő)	I/nominális
mozgási állapot	kabócák ivara (nőstény/hím)	I/nominális
kabóca szám	a préda mozgási állapota (a predáció pillanatában)	O/nominális
táplálkozási státusz	kabócák száma a kísérletekben (1L/2L)	I/nominális
predációs időszak	a kabóca táplálkozni kezdett-e (mézharmat termelés) a kísérlet alatt	O/nominális
megfigyelés időtartama	kísérleten belül támadás előtti és utáni időszak	I/nominális
pók tömeg	a kísérleti megfigyelés időtartama	I/folyt
	a pók egyedek tömege (mg)	I/folyt

Ha a táplálkozás a megfigyelés vagy egy predációs esemény végéig nem kezdődött el, vagy nem fejeződött be, akkor ezeket az eseteket befejezetlennek (censored) jelöltük.

A predáció pillanatában a mozgó vagy mozdulatlan „túlélő” vagy „áldozat” kabócák esetében proportion tesztek alkalmaztunk, és a Chi négyzet tesztet a gyakoriságuk függetlenségének tesztelésére (a táplálkozó/nem táplálkozó egyedek, áldozatok vagy

túlélők lesznek-e). A változókat logaritmikus- (időtartam változók), vagy négyzetgyök-transzformációnak (mozgásszám változók) vetettük alá, hogy javítsuk a normális eloszláshoz való illeszkedésüket. Valamennyi vizsgálat kétoldalú volt, ahol  $\alpha = 0.05$ . Az 1. számú mellékletben összefoglaltuk az ismertetett statisztikai modelleket.

Statisztikai modelleket és a predációs kockázat hatásainak kérdéseit csoportosítottuk:

1. kérdés: A pók jelenléte befolyásolja-e a kabócák aktivitását? A predációs kockázat („pók” változó, a pók jelenléte / hiánya) hatását a kabócák mozgási aktivitási mintájára a táplálékkeresési időszak alatt a mozgó események időtartamára, az mozdulatlan események időtartamára, a mozgások számára és a táplálékkeresési periódus alatt eltöltött mozgások százalékos arányára modelleztük (1. számú melléklet).

2. kérdés: Ha a predáció és az azt követő zsákmányfogyasztás megtörténik, az hatással van-e a másik kabócára? A tényleges predáció hatását („predation” változó, predációs szintek: igen / nem) a túlélőkre 2L-es vizsgálatokban vizsgáltuk a „predation period” két szintje (a támadás előtti / utáni periódusok) közötti mozgási aktivitási minta összehasonlításával. A „predációs időszak” és a „ragadozó” hatását a kabócák mozgásainak számára és mozgási események átlagos időtartamára LME modellekkel elemeztük (1. számú melléklet).

3. kérdés: A pókok jelenléte hatással van-e a kabócák táplálkozására? A 3 órás táplálkozási megfigyelések adatai alapján CPH-modelleket használtunk a táplálkozás időtartamának leírására. A táplálkozásig eltelt idő modellbe belevettük a kabócák nemét is, de a táplálkozás időtartamának modelljében nem, mert a pók kezelései vizsgálatokban csak 2 nőstény és 8 hím kabóca kezdett enni, míg a kontroll vizsgálatokban 28 nőstény és 22 hím táplálkozott.

Mind a táplálkozási megfigyelések, és a mozgásaktivitás-megfigyelések adatit külön-külön vizsgáltuk a kabóca táplálkozási státusza (evett / nem evett), és a pók-jelenléte (jelenlét / kontroll) valamint a kabóca táplálkozási státusza és zsákmánya mivolta (áldozat / túlélő) közötti függetlenséget.

4. kérdés: A kabócák aktivitása előre jelzi, hogy áldozattá válnak-e? Megvizsgáltuk, hogy melyik mozgásaktivitási mintázat bizonyult jobbnak a ragadozás elkerülésének

érdekében, és kielemeztük, hogy mik azok a viselkedésbeli különbségek, amik egy kabócát „áldozattá” vagy „túlélővé” tesznek. Egyik megközelítésben, figyelembe véve a támadás előtti időszakot, összehasonlítottuk a mozgások számát és a mozgási események átlagos időtartamát a túlélők és az áldozatok között (kizárva a kontroll kabócákat). Összehasonlítottuk táplálékkeresési periódusokat alatt mozgással eltöltött százalékos arányt a kontroll, túlélő és áldozat egyedek között. Egy másik megközelítésben, elemeztük, hogy a mozgás vagy a mozdulatlanság („movement state” változó szintjei) volt a valószínűbb viselkedés, amely a predáció pillanatában történt.

5. kérdés: A kabócák aktivitása összefügg-e a pókok aktivitásával? A pókok és a kabócák aktivitása közötti összefüggést ugyanazon kísérleten belül mind a mozgások számára, mind a mozgási események átlagos időtartamára elemeztük a támadás előtti időszakban (1. számú melléklet). Mivel a pókok mozgási eseményeinek száma és mozgási időtartamai (log-transzformálva, hogy javítsák a normál eloszláshoz való illeszkedést) korreláltak, ezen a két változón elvégeztünk egy fő komponens elemzést (PCA), és az első fő összetevőt tekintettük alapvetőnek. Az első komponens, a pók aktivitása, pozitívan korrelált mindkét mozgási méréssel, és a teljes variancia 66% -át tette ki.

### **3.1.2 Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban**

#### **3.1.2.1 A kísérleti állatok gyűjtése és tartása**

A labortenyészet létrehozásához először szükség volt a kísérletben felhasználni kívánt állatok begyűjtésére. A *Tibellus oblongus* pókokat részben Székesfehérvár, részben Budakeszi külterületén található gyepekből, illetve a későbbiekben az MTA ATK Növényvédelmi Intézet kísérleti parcelláiról, fűhálóval gyűjtöttük. A fűhálózott anyagot műanyag ládába szórtuk, majd innen egyeléssel válogattuk ki a pók egyedeket. A kiválogatott pókokat egyesével műanyag fiolákba helyeztük, melyeket szivacs dugóval zártunk le. A fiolák alsó negyede gipsszel kevert szénporral volt kiöntve, ami biztosította a páratartalmat és az ivóvizet. A számozott fiolákat klímaszobában helyeztük el

(fotoperiódus: 16h/8h, hőmérséklet: 24°C / 16°C). A pókok heti két alkalommal kaptak ecetmuslicát tápláléknak.

Az *Aelia acuminata* poloskákat a pókokhoz hasonlóan, fűhálózással gyűjtöttük be az MTA ATK NÖVI kísérleti parcelláiról, valamint két Páty település melletti gyepről. A poloska faj a kabócahoz hasonlóan gabonakártevő, saját gyűjtési tapasztalatok szerint élőhelye megegyezik a másik két vizsgált fajéval. A poloska morfológiáját tekintve mind színben, mind méretben hasonlít a *Tibellus oblongus* fajhoz, azonban feltételezésünk szerint a kabóca számára nem jelent fenyegetést, legfeljebb kompetítorként.

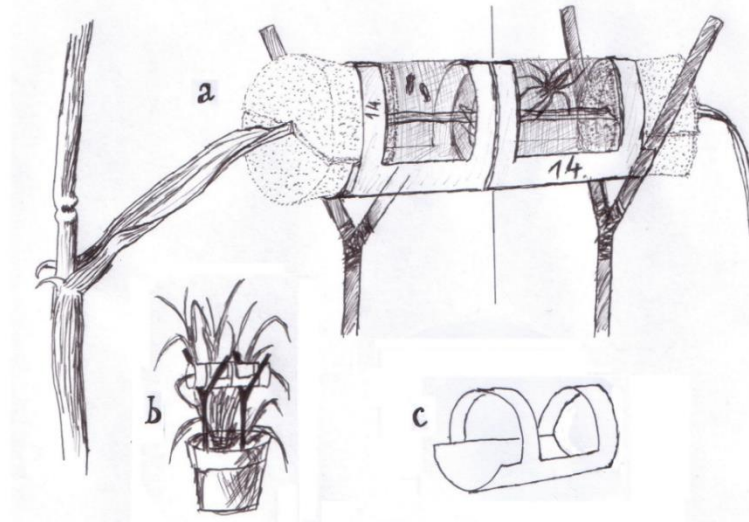
A *Psammotettix alienus* kabócákat benzinmotoros D-vac rovarszívóval (Samu és Sáropataki, 1995) gyűjtöttük a MTA ATK NÖVI melletti gabonatóblákról. A 2-3 percig tartó szívások anyagát fátyolfólia-zsákba szórtuk. A kabócákat és poloskákat ezután vagy a helyszínre vitt, vagy már csak a laborban előkészített, cserépbe vetett tavaszi árpa (*Hordeum vulgare* cv MV Conchita) növényekre raktuk. A növényeket cserepenként finom szövésű hálóval fedtük le. Mind a poloska-, mind a kabócatenyészetet, a pókokhoz hasonlóan klímaszobában, mesterséges megvilágítás mellett tartottuk. A kabócákat a kísérleteket megelőzően korcsoportok szerint válogattuk úgy, hogy a kísérletekben lehetőség szerint hasonló korú imágókat tudjunk felhasználni.

A kabócákat generációnként új növényre telepítettük át, ezáltal elválasztva egymástól a különböző kohorszokat. *Hordeum vulgare* cv MV Conchita árpanövény szemterméseit előzőleg összepréselt, cellulózhálóval körülvett tőzegkorongokban csíráztattuk ki (Jiffy, 30 mm-es tőzegkorong), majd csírázás után ezeket cserepekbe ültettük, és üvegházban neveltük. A tenyészetek tápnövényeként felhasznált növényeket 1l úrtartalmú cserepekbe ültettük, majd bokrosodásig neveltük. A kísérletekben használt növényeket hasonló módon, de csupán 3-5 leveles állapotig neveltük.

### **3.1.2.2 A kísérleti elrendezés**

A kísérletekhez kifejlesztettünk egy mikroizolátort (8. ábra). A név arra utal, hogy a kísérletekkel a mikrohabitatot modellezzük, az állatok egy környezetbe, egy levélre

kerülnek, vizuális és szagingerek, valamint vibrokommunikáción keresztül érzékelik egymást, mégis el vannak szeparálva, és a tényleges predáció nem következhet be.



**8. ábra.** A mikroizolátor elhelyezkedése a kísérlet idején. *a* – az izolátor a levélen, benne a kísérleti állatokkal; *b* – az izolátor helyzete a cserepes növényen; *c* – az izolátor egyik felének műanyag váza. Rajz: Pertics Botond

Az izolátor saját készítésű, 32 mm átmérőjű és henger alakú. Gerince (a henger palástján, hosszában) és bordázata (a hengerpaláston 4 helyen, keresztben) műanyagból készült, a cső felületének nagy részét azonban finom szövésű hálóval borított ablakok alkotják. A henger két vége nyitott, ezeket szivacs dugó zárja le. Az izolátort két félből ragasztottuk össze, melyeket egymástól szintén finom háló választ el. A két fél hossza külön-külön 35 mm, a gerinc mentén 40 mm. A szivacs dugók, illetve a középső elválasztó háló közepén egy-egy bevágás található. Ezek a vágások úgy vannak kialakítva, hogy a levél teljes szélességében átférjen rajtuk, és a szivacs, illetve a háló szorosan illeszkedjen a levélre. A szivacs dugók által lefedett levélrész nem károsodik, a növényt nem éri hatás, és így ez a módszer a leírt kísérleteket sem befolyásolja.

A kísérletek előtt a mikroizolátorokat a növényekre helyeztük, olyan módon, hogy a növény egy kiválasztott levele keresztül lett fűzve az izolátoron egy csipesz segítségével. Az izolátorok két, hurkapálcikából készült állványra kerültek, ügyelve arra, hogy a növény izolátorba fűzött levele ne törjön, vagy csavarodjon sehol.

Az első kísérlet során a szártól távolabb eső, disztális rekeszbe az izolátor felhelyezése után pók (kezelt) vagy poloska (kontroll 1) került, vagy a rekesz üresen maradt (kontroll 2). A szárhoz közeli, proximális rekeszbe egy hím vagy egy nőstény kabóca került, ismétléstől és kezeléstől függően (3. táblázat). Összesen 6 kísérleti napon folyt megfigyelés, naponként 30 ismétlés volt, ebből 10-10 minden kezelésre, 5 pedig az egyes kezelésekhöz tartozó hímekkel v. nősténnyel végzett ismétlések száma. Összesen tehát 180 ismétlés volt az első kísérlet alatt.

**3. táblázat:** Az első kísérlet elrendezése és ismétlésszámai. A második és harmadik oszlopban a mikroizolátor két felének tartalma látható az első oszlop szerinti kezeléstípusnak megfelelően. A proximális félben hím/nőstény kabóca került elhelyezésre. Az utolsó oszlopban az adott sorban szereplő cellák ismétlésszámai

láthatók.

	proximális fél	disztális fél	ismétlésszám
kezelt	♂	pók	30
	♀		30
kontroll 1	♂	poloska	30
	♀		30
kontroll 2	♂	üres	30
	♀		30

**4. táblázat:** A második kísérlet elrendezése és ismétlésszámai. A második és harmadik oszlopban a mikroizolátor két felének tartalma látható az első oszlop szerinti kezeléstípusnak megfelelően. A proximális félben csak nőstény kabóca került elhelyezésre. Az utolsó oszlopban az adott sorban az ismétlésszámok láthatók.

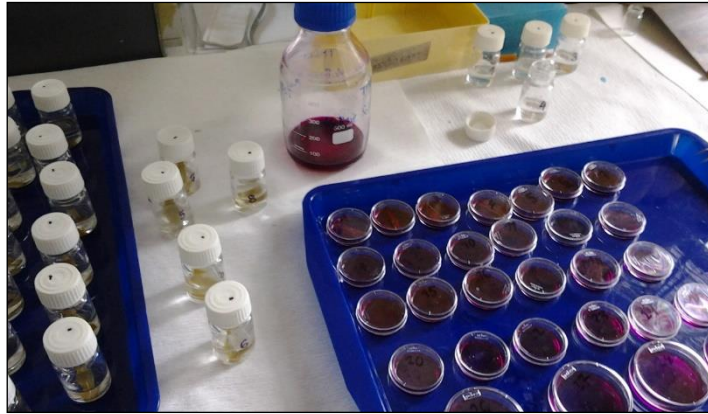
	proximális fél	disztális fél	ismétlésszám
kezelt	♀	pók	40
kontroll	♀	üres	40

A második kísérlet elrendezése néhány dologban különbözött az elsőtől (4. táblázat). Itt már csak nőstény kabócákat figyeltünk meg, poloska kontroll csoport nélkül. A kísérlet a felrakástól számítva 24 órán keresztül zajlott ( $\pm 30$  perc), összesen 80 ismétléssel.

A kísérletek klímaszobában, hosszúnappalos megvilágításon, 24°C-os hőmérsékleten zajlottak. Egy növényre csak egy izolátor került, a cserepek ötösével lettek elhelyezve egy műanyag tálcán. A pókos kezelések egy különválasztott fülkében lettek elhelyezve, annak érdekében, hogy a pókok szaga ne befolyásolja a kontroll csoportok viselkedését.

A kísérletekben juvenilis pókok, valamint adult kabócák voltak felhasználva, ez utóbbiakat a kísérlet kezdete előtt ivar szerint szétválogattuk. A kiválasztott pókok az éhségszint standardizálása érdekében a kísérletek előtt egy hétig éheztek, testtömegük átlagosan 10 mg ( $\pm 1$  mg) volt. Míg a kabócák csak egyszer, a pók és a poloska egyedek több ismétlésben is felhasználásra kerültek.

A kísérletek végén az izolátorokba fogott leveleket levágtuk a növényekről. A kabócákat rovarszippantó cső segítségével eltávolítottuk, majd egyesével kis üvegcsövekben fagyasztóba kerültek. A pókok visszakerültek a saját fioláikba, a poloskák pedig lehálózott növényekre. Az izolátorokból a levelet kiszedtük, ügyelve arra, hogy ne sérüljön az a levélszakasz, ami a kabócák rekeszében volt a kísérlet során (kb. 2 cm), és a nyálhüvelyek megfestése és számolása céljából levágtuk. Ezeket a levéldarabokat derítő oldattal (desztillált víz: 99%-os glicerín: 85%-os tejsav 1:1:1 térfogatarányban keverve, Backus és mtsai., 1988) töltött, számozott üvegfiolákba helyeztük. A fiolák termosztátba 70 °C-ra kerültek egy éjszakára, majd a leveleket kiszedtük az oldatból, és festékanyaggal (McBride-oldat: 0,2% savas fukszin 95%-os etanol és vízmentes ecetsav 1:1 térfogatarányú keverékében oldva) teli kisméretű Petri-csészékbe kerültek átlagosan 6 órán keresztül, szobahőmérsékleten (8. ábra). Ezután a leveleket PBS-oldatban átmostuk, megszabadulva a felesleges festékanyagtól, majd a levelek újból derítő oldatba kerültek egy éjszakára, termosztátban 70 °C-ra. A megfestett leveleket 70%-os alkoholban, Eppendorf-csövekben tároltuk. A festési eljárás végeztével a leveleket fénymikroszkóp alatt vizsgáltuk meg, és megszámláltuk a festékanyaggal megszínezett nyálhüvelyeket.



**9. ábra.** Festési eljárás. A Petri csészékben McBride-oldat, az üvegfiolákban a derítő oldat látható a levelekkel. Fotó: Beleznai Orsolya

Az első kísérletben vizsgált levelek esetében pusztán a nyálhüvelyek számát vettük figyelembe, a második kísérlet levélmintáin azonban a penetrációk irányát és a nyálhüvely útját is megvizsgáltuk, mert a penetrációk száma nem feltétlenül mutatója a táplálkozási sikerességnek. Előfordul ugyanis, hogy a kabóca nem éri el a szállítószövetet a növényben, mégis hagy nyálhüvelyet a szövetek közt, ami a szállítószövet-keresés idején is termelődik. Hogy pontosabb képet kapjunk a táplálkozási siker romlásáról, két szívástípust kell elkülöníteni: floémet nem érő – tápanyagfelvétel szempontjából sikertelen, valamint floémet érő – tápanyagfelvétel szempontjából sikeres penetrációt. Ezen kívül a szívás iránya szerint elkülönítettünk szín, illetve fonák felől történő szívást, hogy többet lehessen megtudni a folyamatról.

Az izolátorokról kiszedett kabócákat felboncoltuk, és megvizsgáltuk, ha parazitált volt az egyed, akkor kizártuk a mérésekből. Az adatok elemzéséhez és a modellezéshez a JMP 10 és az R program 2.15.2 verzióját használtuk.

## **3.2 A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai**

### **3.2.1 A kísérleti állatok gyűjtése és tartása**

A kísérleteket egyesével 11 cm átmérőjű cserepekbe vetett tök növényeken [*Cucurbita maxima* (Duchesne, 1786), Thiram-kezelt "Blue Hubbard" fajta] végeztük a Kentucky Egyetem Rovartani Tanszékén Kentucky (1100 South Limestone St, Lexington, KY 40546), hosszú nappalos megvilágítással (16:8 (L:D)), 25°C-on, 2014 őszén. A kísérletekhez hasonló méretű, 2 sziklevelű és 2 valódi levelű növények lettek kiválasztva.

Az uborkabogarakat Lexington, Kentucky, USA környéken gyűjtöttük kísérleti- illetve szabadföldi termesztésű tök földekről, 2014 szeptemberében. Fűhálózás után az egyedek rovar szippantóval lettek kiválogatva a halóból, majd 11 cm átmérőjű, 15 cm magas műanyag tároló edényekbe kerültek, melyeknek legáteresztő háló volt a tetején. Minden ilyen edény el lett látva friss vízzel és tök levelekkel, valamint a laboratóriumban szobahőmérsékleten (22 °C) hosszú nappalos megvilágítással (18:6 (L:D)) lettek elhelyezve. A kísérletekben két pók fajt, mint az uborkabogár két fontos természetes ellenségét használtuk.

A pókokat egyeléssel gyűjtöttük éjszaka, a Kentucky Egyetem Északi Farmjáról (1925 Research Farm Road, Lexington, KY USA) 2014 szeptemberében, majd szobahőmérsékleten, hosszú nappalos megvilágítás mellett tartottuk 7 cm átmérőjű, 5 cm magas műanyag fiolákban egyesével. *Drosophila melanogaster* léggel ad libitum lettek etetve kétszer egy héten, illetve megnedvesített vatta golyó került minden edénybe. A kísérletek előtt minden egyed saját azonosító számot kapott, le lett mérve, illetve 2 napig éhezett. Az összes állat a gyűjtéstől számított 1 hónapon belül részt vett a kísérletekben.

### **3.2.2 A fajok kritikus hőmérsékleti maximuma**

Az uborkabogár és a két pók faj hőtűrő képességének leírásához, meghatároztam a kritikus hőmérsékleti maximum értéküket. A kritikus hőmérsékleti maximum fogalmat eredetileg Cowles és Bogert (1944) vezette be és úgy fogalmazták meg, hogy ez az a

hőmérsékleti pont, amikor a mozgásszervi aktivitás rendszertelen lesz és az állat elveszti a képességet, hogy elmeneküljön ebből a helyzetből, ami végül az pusztulásához vezet. Mindhárom faj 20 egyedéből kiválasztottam 10-et a kontrollcsoportba, majd ezek végig szobahőmérsékleten voltak tartva, míg a többi állatot egy hőmérséklet vezérelt kamrába helyeztem, ahol folyamatosan növekvő hőmérséklet mellett figyeltem őket. A kamrában a hőmérséklet körülbelül 1°C-kal emelkedett öt percenként, kezdve 21°C-ról egészen 48 °C-ig, ami HOBO (HOBO U23 Pro v2 Temperature/Relative Humidity Data Logger - U23-001-ONSET) hőmérsékleti adat rögzítővel volt mérve percenként. Az egyedek minden reakcióját, ami akaratlagos mozdulatnak tűnt (például támadás, futás, mászás) válasz reakcióként rögzítettem minden ötödik percben. Hogy különbséget tudjak tenni az inaktív és a nem reagáló egyedek között, a farkaspókokat gyengéden egy fa pálcával böktem meg, míg a bogarak és a csodáspókok edényét finoman megkocogtattam, mivel ezek az állatok a nyitott edényből kiszöktek volna. Általában, amikor az egyedek már olyan állapotban voltak, hogy nem reagáltak a zavarásra, az extrém hő stressz jeleit mutatták, például összehúzódtak a lábaik, vagy az oldalukon/hátukon feküdtek. A kísérletek 2014 október 14-én zajlottak. A gyűjtött adatokból statisztikai analízissel lett meghatározva a fajok kritikus hőmérsékleti maximuma, az a CTM50 érték, ami azt a hőmérsékletet jelöli, ahol az egyedek 50%-a nem adott válasz reakciót.

### **3.2.3 A hőmérséklet hatása a tőknövény – uborkabogár – pók tritrofikus rendszerre**

Hogy felderítsük a hőmérséklet és a predáció sokrétű hatását az uborkabogarak mortalitására, aktivitására és kártételére, beállítottunk egy kísérletet két hőmérsékleti értékkel és három predációs szinttel (predátor kezelés). Öt ismétlésben hajtottuk végre a kísérleteket a pókkezelés × hőmérsékletszint kombinációban (n = 20) és 10 ismétlésben a kontroll × hőmérsékletszint kombinációban (n = 20). A kísérleteket mezokozmoszban végeztük, amibe egyetlen tők növény volt ültetve. A mezokozmoszokat úgy hoztuk létre, hogy (10,5 cm átmérőjű, 30 cm magas) akrilüveg hengereket helyeztünk a cserépbe ültetett tők növények köré, úgy, hogy a hengerek alsó szélé 1-2 cm mélyen talajfelszín alá került és a tetejüket finom hálóval borítottuk. 22 °C-on és 38 °C-on is n = 20 vizsgálatot végeztünk. A mezokozmoszokat a fenti hőmérsékletekre beállított

klímakamrákban helyeztük el, és egy perces időközönként mértük a kamrák belsejében a hőmérsékletet a HOBO adatrögzítővel. Minden egyes ismétlésnél három uborkabogarat helyeztünk el egy mezokozmoszban. Mindkét hőmérsékleten a ragadozó jelenlétének három szintje volt: (a) ragadozó nélküli kontroll, (b) egy farkaspók „lycosid” jelenléte, vagy (c) egy „pisaurid” csodáspók jelenléte. A pókkal végzett vizsgálatokban 15 perces bogár-akklimatizációs periódus után a hengereket enyhén megdöntöttük, hogy lehetővé tegyünk a pók gyors behelyezését a talajszintre. A mezokozmoszokat egy óras időközönként  $t = 0$  és  $t = 6$  óra között ellenőriztük, és rögzítettük a három uborkabogár túlélését, helyzetét és táplálkozási aktivitását. A pozíció szintje lehetett a talaj felszínén vagy a levelek alatt levő növényi száron, amely az „alacsony” kategóriába tartozott, vagy az alsó levélen, illetve a levél fölött, amely a „magas” kategóriába tartozott. A táplálkozás szintjei a következők voltak: „táplálkoztak” (aktívan fogyasztották a növényt) vagy „nem táplálkoztak”. A kártételt mindkét levélen és a száron a levélterület becsült százalékos aránya és a bogár rágásnyomok által érintett száraztömeg százalékos aránya határozta meg (0% = nincs kár, 100% = teljes kár). A mezokozmosz kísérleteket 2014. október 14-16. között végeztük.

#### **3.2.4 Statisztikai elemzés**

Az összes elemzést az R v. 3.3.2 verziójában végeztük. Összehasonlítottuk a három ízeltlábú faj klímakamrában adott hőmérsékleti válaszgörbéit egy általánosított lineáris vegyes modell alkalmazásával, binomiális eloszlással, és logit link funkciót használva ('glmer' funkció az lme4 csomagban (Bates és mtsai, 2015)). Az ízeltlábú fajokat faktorként, az egyes egyedeket pedig random faktorként kezeltük. A modellezett logisztikai görbék becsült együtthatóiból számítottuk a CTM50 értékeket és azok konfidencia intervallumait (Sebaugh, 2011), amelyek azt a hőmérsékletet adták, ahol az egyedek 50% -a várhatóan nem reagál.

A tritrofikus rendszerben a következő válaszokat rögzítettük: bogár mortalitás, bogár aktivitás és a bogár növényen okozott kártétele. A mortalitást a vizsgálat végén a halott állatok aránya adta. A bogár aktivitásának három válaszváltozója volt: (a) a „táplálkozási

arány” (FR) ami minden egyes órában a megfigyelések során ténylegesen táplálkozó, élő bogarak arányát képviselte; (b) az „átlagos táplálkozási arány” (MFR) ami az FR-értékek átlaga az óránkénti megfigyelések között; (c) az „átlagos pozíció-arány” (MPR), az élő bogarak aránya „magas” pozícióban a mezokozmoszban az óránkénti megfigyelések során és a megfigyelések átlagában (MPR = 1, ha minden bogár helyzete „magas”, MPR = 0, ha minden bogár helyzete „alacsony”). A „növényi károsodás” válaszváltozót a két levélen és a száron megfigyelt kártétel átlagos százalékaként számítottuk ki.

Mind a növényi károsodást, mind az MFR-t egy lineáris modellben modelleztük, a hőmérséklet-és ragadozó kezeléssel és kölcsönhatásukkal magyarázó tényező változóként. Az MFR esetében a válasz változót négyzetgyök transzformálással kaptuk. A bogár mortalitás és az MPR esetében nulla variancia volt bizonyos kezelési kombinációknál (22 °C-on minden állat élt, és 38 °C-on a bogarak „alacsony” pozícióban voltak a farkaspókos kezelésnél); ezekben az esetekben az adatokat elkülönítettük és a ragadozó kezelés hatásait külön-külön vizsgáltuk 22 °C-on és 38 °C-on. A mortalitás 22 °C-on és az MPR 38 °C-on esetek vizsgálatokor Kruskal-Wallis tesztet alkalmaztunk, Dunn post-hoc vizsgálattal és Holm valószínűség-korrekcióval. A mortalitást 38 °C-on generalizált lineáris modellel, binomiális eloszlással és logit link függvény használatával modelleztük. Fischer-féle egzakt tesztel vizsgáltuk továbbá a kontrollcsoporton belüli hőmérsékletek közötti spontán mortalitást. Az MPR-t 22 °C-on lineáris modellel modelleztük, amely tartalmazza a ragadozó kezelést, mint az egyetlen magyarázó változót. A táplálkozási aktivitás hőmérsékletfüggő időbeli tendenciáját (ismételt mérések FR adatait) általánosított becslési egyenletek (GEE) és binomiális eloszlás [„geeglm” funkció a „geepack” csomagban (Halekoh és mtsai, 2006)] segítségével modelleztük. Ebbe a modellbe a hőmérsékletet, a ragadozó kezelést, az órát és az óra és a hőmérséklet közötti kölcsönhatást vettük bele, valamint szabályoztuk az időbeli autokorrelációt (Halekoh és mtsai, 2006). A modell illeszkedését minden esetben grafikusán ellenőriztük, a reziduálisok és a QQ plotok ellenőrzésével. A modellezett hatások szignifikanciáját a beépített „anova” vagy a „car” R csomag (Fox és Weisberg, 2011) „Anova” funkciójával teszteltük a 3. típusú varianciaanalízissel. A kezelési szintek közötti különbség szignifikanciáját az átlagok többszörös összehasonlításával értékeltük Tukey kontrasztok használatával a „lsmeans” R csomagban (Lenth, 2016).

### 3.3 Pókgyomortartalom vizsgálatok

#### 3.3.1 A kísérleti állatok gyűjtése és tartása

A pókokat 2015 júniusától kezdődően szeptember végéig gyűjtöttük be Páty, Szigetszentmiklós, Mezőföld, Zsámbék, Bicske és Nagykovácsi külterületein. Az állatokat gabonatáblákban, táblaszegélyeken, árvakelésben, tábla melletti gyepeken gyűjtöttük, benzinmotoros D-vac rovarszívóval, illetve fűhálóval, és a már fentebb említett módszerekkel klímaszobákban helyeztük el őket, hosszúnappalos megvilágítás mellett (14 óra világos periódus 23 °C-on, 8 óra sötét periódus 16 °C-on). A pókok hetente egy alkalommal 5 ecetmuslicát kaptak táplálékkul.

#### 3.3.2 A kísérleti beállítás

A *Tibellus oblongus* példányok közül 36 egyedet kiválogatva hét teljes napig éhezettük őket. A pókokat külön- külön megszámozott fiolákba helyeztük. Ezután valamennyi állatnak egyenként 3 *Psammotettix alienus* példányt adtunk, viszont ezután a kísérlet során már többet nem etettük meg őket. A megettetett állatokat három óra elteltével külön fiolákba helyeztük át azért, hogy további táplálkozásuk a kísérletünk eredményét ne befolyásolja. Az etetés után ½, 1, 3, 6, 12, 24, 48, 72, 120, 168, 240 és 336 óra elteltével lefagyasztottuk a pókokat -80 °C-os fagyasztóba téve őket.

Kísérletünk következő lépéseként a lefagyasztott állatokból DNS-t vontunk ki. A művelethez minden lefagyasztott példányt steril eppendorf csőbe tettünk át.

1. Pipettával kimérve a fiolákba 100 µl Extraction Solution-t (Sigma-Aldrich E7526) adtunk a fiolákban levő pókokhoz. Óvatosan összekevertük, kicsit összenyomkodva a pókokat, hogy a kivonó szer minél jobban kifejthesse hatását, majd az egészet néhány másodpercre Vortex gépbe (FVL-2400N, Mini-centrifuge/Vortex Combispin) helyeztük bele.
2. A rázatást követően 10 percre 95°C-on inkubáltuk a mintákat.
3. Ezután szintén pipettával 100 µl Dilution Solution-t (Sigma-Aldrich D5688) adtunk hozzá, majd ismét rázatás következett.

4. A mintákat 4°C-on hűtőben tároltuk.

A mintáinkat a Csertex Kft.-hez küldtük szekvenálni.

Egy másik kivonó szert (*QIAamp DNA Mini Kit*) is alkalmaztunk a DNS kinyeréséhez, hogy összehasonlítsuk a kivonó kitek hatékonyságát.

1. A mintaszövetekből 10–50 mg-ot egy 1,5 ml-es mikrocentrifuga csőbe helyeztünk, ezután hozzáadtunk 180 µl mennyiségű ATL puffert.
2. 20 µl K proteináz hozzáadása után rázattuk a mintát, majd 56 °C-on egy éjszakán keresztül inkubáltuk, amíg a szövet teljesen feloldódott.
3. 200 µl AL puffert adtunk a mintához, ezután 15 másodpercig pulzálan rázattuk.
4. A mintához 200 µl (96–100 %-os) etanolt adtunk hozzá, majd 15 másodpercig pulzáva rázattuk. Ezután 5 percig szobahőmérsékleten inkubáltuk a mintát. Röviden centrifugáltuk az 1,5 ml-es mikrocentrifuga csövet, hogy így a cseppeket eltávolítsuk a fedőről.
5. A keveréket QIAamp Spin Column-ba (a 2 ml-es gyűjtőcsőben) helyeztük bele, majd 10 000 rpm-en 1 percig centrifugáltuk. A QIAamp Spin Column-ot egy tiszta 2 ml-es gyűjtőcsőbe helyeztük bele.
6. A QIAamp Spin Column-hoz 500 µl AW1 puffert adtunk hozzá, majd 10 000 rpm-en 1 percig centrifugáltuk. A QIAamp Spin Column-ot egy tiszta 2 ml-es gyűjtőcsőbe helyeztük.
7. Hozzáadtunk 500 µl AW2 puffert, és teljes sebességen (14 000 rpm) három percig centrifugáltuk.
8. A QIAamp Spin Column-ot egy új 2 ml-es gyűjtőcsőbe helyeztük, és teljes sebességen (14 000 rpm) egy percig centrifugáltuk.
9. A QIAamp Spin Column-ot egy tiszta 1,5 ml-es mikrocentrifuga csőbe tettük és 100 µl desztillált vizet adtunk hozzá. Miután szobahőmérsékleten 5 percig inkubáltuk, még 10 000 rpm-en egy percig centrifugáltuk.
10. A DNS-oldatokat 4 °C-on tartottuk a PCR-elemzés elvégzéséig.

A primer tervezést *BioEdit Sequence Alignment Editor* prorammal végeztük. Az NCBI génbankból töltöttük le a *Psammotettix* nembe tartozó fajok, egyéb kabóca fajok, valamint a *Tibellus oblongus* szekvenciáit.

A *Psammotettix* COI (citokróm c oxidáz I) génjén 5'-3' irányban olyan lókuszeket kerestünk, ahol a bázisok különböznek a többi állatfaj COI génjén ugyanabban a lókuszbán található bázistól. Ezzel a módszerrel faj- illetve génusz specifikus primereket terveztünk. Úgy terveztük a primert, hogy nagyjából 20 bázist foglaljon magába, és guaninra végződjön. A forward primert és a reverse primert 224 bázis távolságra terveztük egymástól. A *Primer 3* program segítségével ellenőriztük, hogy a tervezett primerek képesek lesznek-e a DNS-szakasz szintetizálására.

Következő lépésben a pókgyomortartalom analízist végeztük el PCR-rel. Az általunk előzőleg megtervezett, és a Sigma-Aldrich Co. cég által előállított két primert (forward és reverse) először 6000 RPM-en centrifugáltuk néhány másodpercig. Molekuláris tisztaságú vizet (Accugene) pipettáztunk mindkét primerhez külön-külön, így egy úgynevezett törzsoldatot kaptunk. Ezt az oldatot még tovább, kilencszeresére hígítottuk. Meghatározott mennyiségű puffer, nukleotidok, taq enzim és a törzsoldat segítségével egy mixet állítottunk össze a PCR protokollunk alapján (5. táblázat).

**5.táblázat:** Az általunk kidolgozott PCR protokoll

Komponensek	Mennyiség ( $\mu\text{L}$ )	Mix ( $\mu\text{L}$ )
10x puffer Thermo Scientific	5	20
Nukleotidok Thermo Scientific	1	4
Primer Pár: 1: 262F 2: 483R	1 1	4 4
Taq enzim Thermo Scientific	0,25	1
DNS minta	1	4
ddH <sub>2</sub> O	40,75	163
<b>Mix mennyiség:</b>	<b>50</b>	<b>200</b>

Ezt a kapott vegyületet a pókokból már korábban kivont DNS-hez pipettáztuk hozzá. Negatív kontrollt és pozitív kontrollt is végeztünk. A negatív kontroll segítségével kizártuk, hogy más esetleges szennyeződés kerüljön a mixbe. A pozitív kontrollhoz a kabóca DNS-t használtuk fel.

PCR gépben 50 ciklus alatt futtattuk a mintákat (95 °C - 30 sec, 57 °C - 30 sec, 72 °C - 15 sec).

Agarózból és TAE pufferből gélt készítettünk, amelybe mintafelvívő fésűt helyeztünk. A kész PCR termékhez Loading Dye festéket adtunk hozzá, majd a mintafelvívő fésű által kiadott zsebekbe sorba bepipettáztuk a mintáinkat, a negatív és pozitív kontrollal együtt. A géldokumentációs berendezésben a kék fényben láthatóvá válnak a gélben lévő DNS sávok.

Kísérletünkben két dolgot vizsgáltunk még meg a DNS kimutathatósággal kapcsolatban. Az egyik, hogy a kabóca mennyisége befolyásolja-e a kimutathatóságot. Ehhez a vizsgálathoz 1 illetve 3 kabóca egyedből vontuk ki a DNS-t.

Megnéztük továbbá, hogy két különböző típusú kivonószer különbözik-e kimutathatóságban az elektroforézis lefutása után. A vizsgálatban használt kivonószerek *QIAamp DNA Mini Kit* és az *Extraction Solution* voltak.

A hígítási sor egy ismert koncentrációjú törzsoldatból adott oldószer adagolásával készített, oldatonként egyre kisebb koncentrációjú és egyre hígabb összetételű oldatsor (Kerepesi, 2005).

A kabóca hígítási sorát a 6. táblázat szerint készítettük el. A hígított oldatokat a kabóca DNS és desztillált víz összekeverésével kaptuk meg.

**6. táblázat:** *Psammotettix alienus* DNS hígítási sora

DNS mennyiség	Deszt. víz mennyiség	Kapott hígított oldat
1 µl	9 µl	10 x
1 µl	19 µl	20 x
1 µl	49 µl	50 x
1 µl	99 µl	100 x
1 µl	499 µl	500 x
1 µl	999 µl	1000 x

Kísérletünk részeként non-target tesztet is végeztünk, több ízeltlábú faj bevonásával. A teszt lényege az, hogy leellenőrizzük, hogy a tervezett primerek hozzákötődnek-e más fajok DNS-éhez. Ha képesek hozzákötődni, az azt jelzi, hogy nem jól terveztük meg a primereket. Ahogyan egy korábbi fejezetben már szó esett róla, a tervezés lényege az, hogy fajra specifikus primereket állítsunk elő, amik más faj DNS-éhez nem tudnak hozzácsatlakozni.

A rovarokból hasonló módszerrel nyertük ki a DNS-t, mint a pókokból, az eljárás menete megegyezik a fentebb leírtakkal.

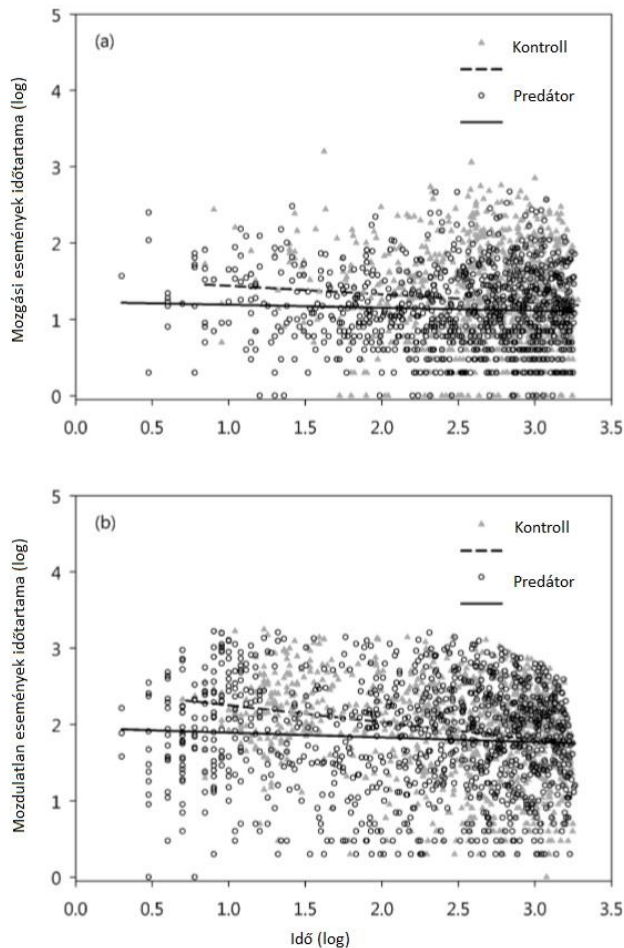
## 4 Eredmények és értékelésük

### 4.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai

#### 4.1.1 Viselkedés megfigyelések mezokozmoszban

Az észlelt predációs kockázat hatását a mozgási mintákra a kérdéseink szerint csoportosítva összefoglaltuk:

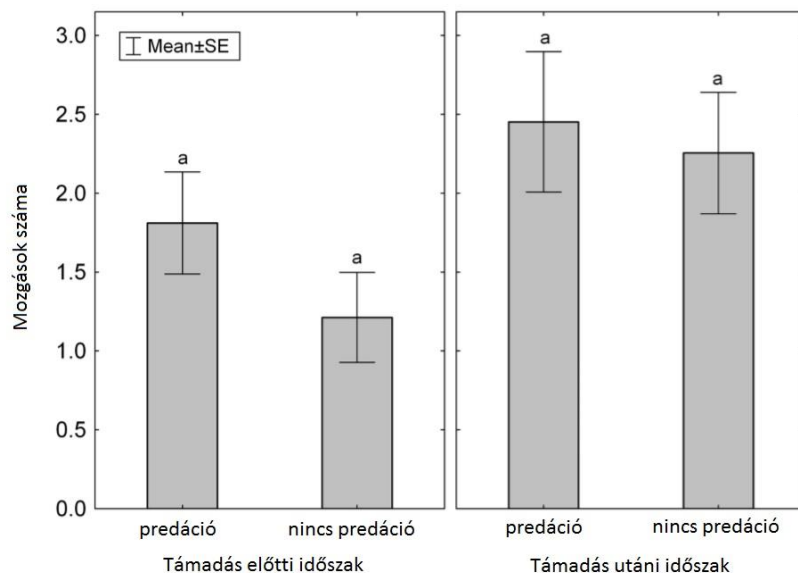
1. kérdés: A kabócák megváltoztatták mozgásaktivitásukat a táplálékkeresés során, ha predációs kockázatnak voltak kitéve. Megállapítottuk, hogy mind a mozgó, mind a mozdulatlan események átlagos időtartama szignifikánsan rövidebb, ha egy pók jelen volt (10. ábra).



**10. ábra:** A mozgási és mozdulatlan események időtartamának változása az idő függvényében. Kapcsolat az esemény és az esemény időtartamának kezdete (a log-transzformált is) között a mozgás során (a), és a helyhez kötött (b) időszakban a táplálékkeresés alatt.

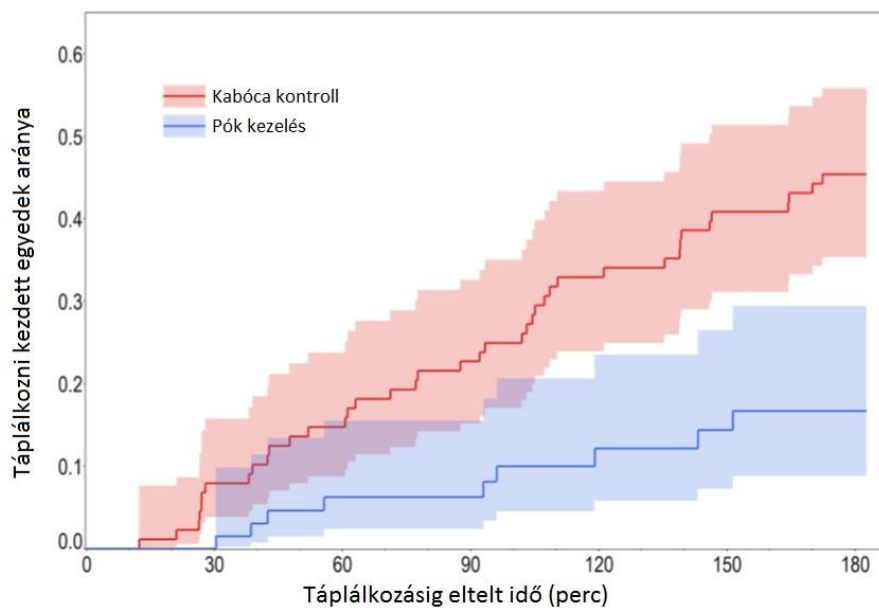
Tehát az összes mozgási minta lerövidült, ami több mozgási eseményt eredményezett, és emiatt szignifikánsan több mozgási esemény volt a pókos kezelésekben (1. melléklet). Ugyanakkor a rövidebb, de több mozgási esemény nem változtatta meg a pók jelenlétében a kabócák teljes mozgással töltött idejét (1. melléklet). Mind a mozgó, mind a mozdulatlan események időtartama idővel szignifikánsan csökkent (1. melléklet). Továbbá a mozgási események időtartama hosszabb volt a hímeknél, mint a nőstényeknél, amikor egy pók jelen volt (1. melléklet), és a mozdulatlan események időtartama hosszabb volt, amikor két kabóca volt jelen (1. melléklet). Egyik esetben sem voltak szignifikánsak a pók × idő interakciók (1. melléklet).

2. kérdés: Megállapítottuk, hogy a 2L-es vizsgálatokban, ahol egy kabóca áldozatul esett, a túlélő egyed gyakrabban mozgott a támadás utáni időszakban (amelynek során a pók az áldozatot fogyasztotta), mint a támadás előtti időszakban. Ha azonban mesterséges pre- és post-attack periódust jelölünk ki az olyan esetekre, ahol a pók jelen volt, de nem történt predáció, akkor az ugyanezen időszakokban összehasonlított kabócák nem mutatnak különbséget sem a mozgások számában (11. ábra, 1. melléklet) vagy a mozgó események időtartamában (1. melléklet). Így az áldozatul esett egyed predációja nem gyakorolt szignifikáns hatást a túlélő egyedek mozgási aktivitási mintájára.



**11. ábra:** A túlélő kabócák mozgással töltött periódusainak száma a támadás előtti és utáni időszakokban, ahol történt predáció, és ahol nem. A betűk azt jelzik, hogy a csoportok egyike sem volt szignifikánsan eltérő ( $P = 0,05$ ) a Tukey HSD teszt szerint.

3. kérdés: A pókok jelenléte többnyire a kabócák táplálkozásának késleltetését eredményezte; a pókos kezelések során az az idő amíg a kabóca enni nem kezdett szignifikánsan hosszabb volt a kontrollcsoporthoz képest (1. melléklet, 12. ábra). A hím kabócák korábban kezdtek táplálkozni, és az ivar és a pókkezelés közötti kölcsönhatás azt mutatta, hogy a hímek táplálkozásáig eltelt idő szignifikánsan hosszabb volt a pók jelenlétében, mint a nőstények esetében (1. melléklet). A táplálkozási események időtartamát nem befolyásolta jelentősen a pók jelenléte (1. melléklet).



**12. ábra:** A kabócák táplálkozásáig eltelt idő az egyes kezelésekben. A kék vonal a pókos kezelést, a piros vonal a kabóca kontroll vizsgálatokat jelöli.

A mozgási aktivitás kísérletek kontrollcsoportjában (amelyek nagyjából 30 percig tartottak), a kabócák 27% -a kezdett táplálkozni, míg a 3 órás táplálkozási kísérletek kontrollcsoportjában ez az arány 45,5% volt. Mind a mozgási, mind a táplálkozási megfigyelések esetében a pókos kezelésekben ezek a számok jelentősen alacsonyabbak voltak, 3,7% és 10,2% (1. melléklet).

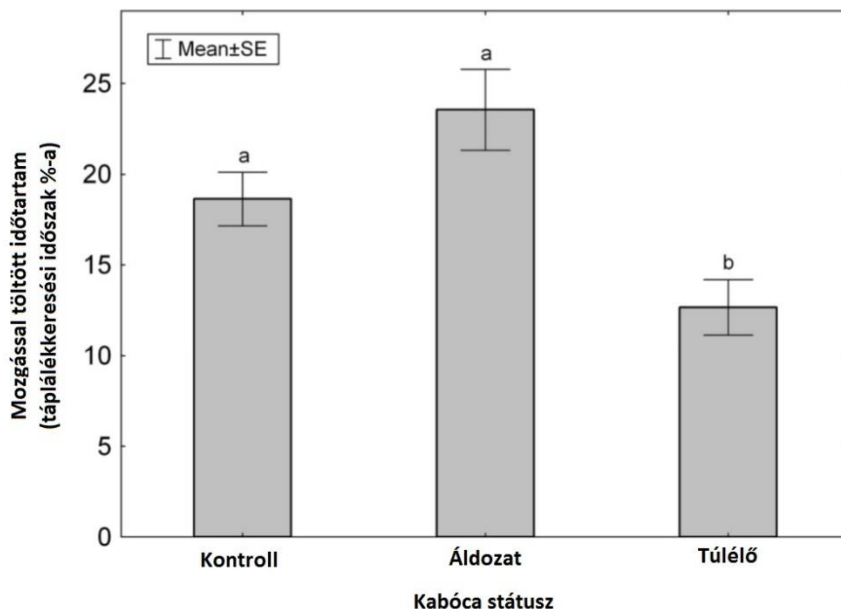
A kabócák aktivitása, beleértve a táplálkozást is, befolyásolta az áldozattá válásuk esélyeit. Míg a pókos kezelésekben kevesebb kabóca táplálkozott, azok az egyedek, amelyek táplálkoztak, kisebb predációs kockázatnak voltak kitéve (7. táblázat), amely a táplálkozási megfigyelésekben szignifikánsnak bizonyult (1. melléklet). Abban a négy esetben, amikor mind a táplálkozás, mind a predáció bekövetkezett, a pók azután

támadta meg a kabócát, miután az befejezte az táplálkozást, és elkezdett mozogni. Egyik kabóca sem volt azalatt zsákmányul ejtve amíg táplálkozott.

**7. táblázat:** A táplálkozni kezdett kabócák száma, és az áldozatul esett kabócák száma a kezelésekben.

Táplálkozási státusz	Táplálkozási megfigyelések			Mozgási megfigyelések		
	Pók kezelés		Kontroll	Pók kezelés		Kontroll
	áldozat	túlélő		áldozat	túlélő	
táplálkozott	1	8	40	3	8	80
nem táplálkozott	44	35	48	132	152	216
összesen	45	43	88	135	160	296

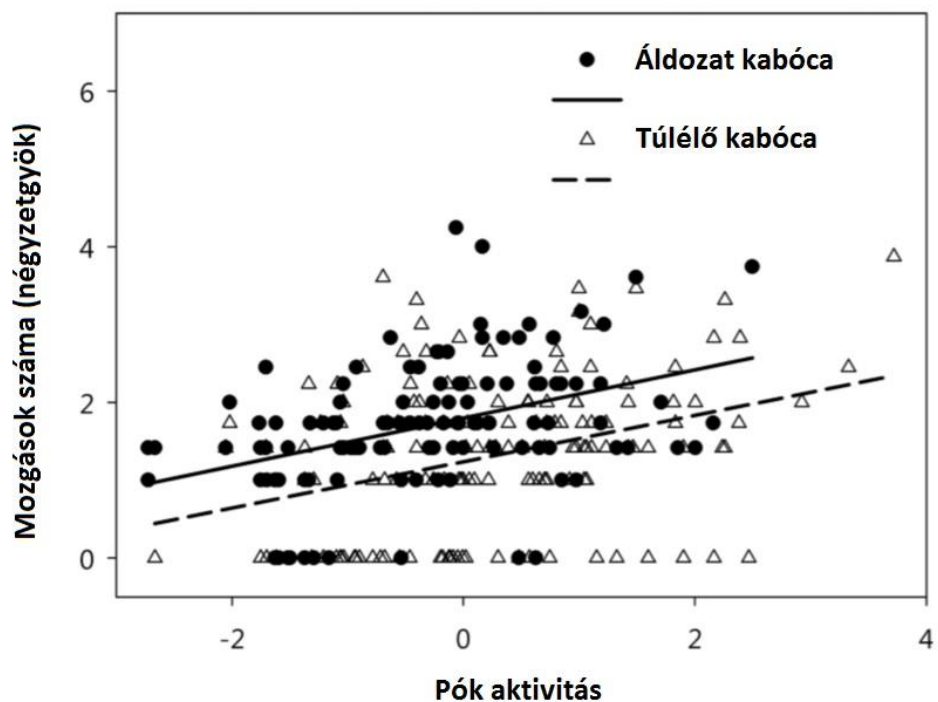
4. kérdés: Azok a kabócák, amelyek áldozatok lettek, gyakrabban mozogtak, mint a túlélők (1. melléklet), de ez az átlagos mozgási időtartamra nem volt hatással (1. melléklet). Az áldozatok és a túlélők kontrollcsoporttal való összehasonlítása azt mutatta, hogy a táplálékkeresés során mozgással töltött idő százalékos aránya szignifikánsan különbözött ezekben a csoportokban (13. ábra, (1. melléklet)). A túlélők kevesebb ( $P = 0,018$ ), az áldozatok több időt töltöttek mozgással, mint a kontroll egyedek ( $P = 0,051$ ) (13. ábra).



**13. ábra:** A kabócák teljes mozgással töltött ideje a kontrollban, az áldozatként és a túlélőként a táplálékkeresési idő százalékában kifejezve. A különböző betűkkel jelölt csoportok szignifikánsan különböznek a  $P = 0,05$ -nél a Tukey HSD teszt szerint.

A kabócák mozgási aktivitása nem volt független a zsákmánnyá válás valószínűségétől (1. melléklet) az áldozatok 74,7%-a mozgott a predáció pillanatában, míg a túlélők között az egyedek 9,9%-a mozgott.

5. kérdés: A kabócák mozgás száma szignifikánsan korrelált a pókok aktivitásával (1. melléklet). Ha a pókok többet mozogtak, a kabócáknál is megnövekedett a mozgási események száma (14. ábra, 1. melléklet). A „zsákmány” változó (szint: áldozat / túlélő) hatása ebben a modellben is jelentős volt, ami azt jelenti, hogy az áldozat és a túlélő egyedek különböztek mozgási aktivitásukban (14. ábra). A kabócák mozgási eseményeinek időtartamát csak a pókok mozgási eseményeinek száma befolyásolta (1. melléklet).

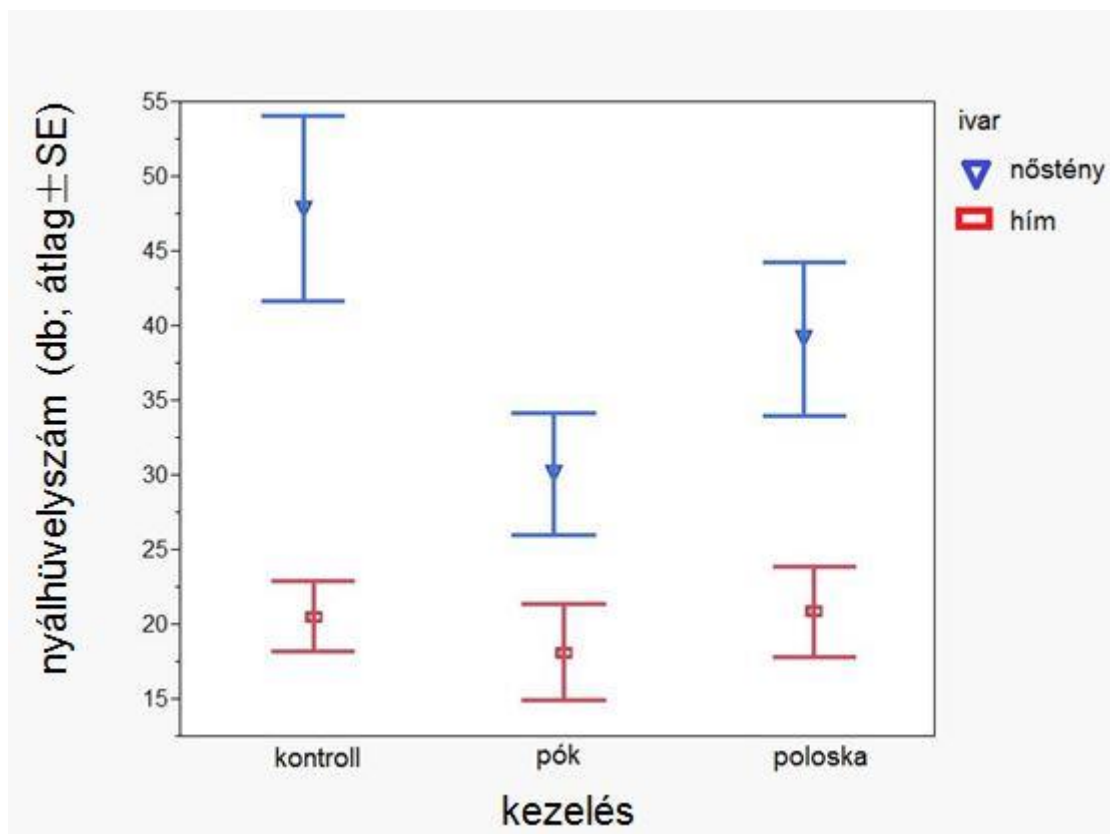


**14. ábra:** A pókok aktivitása és a kabócák mozgási eseményeinek száma közötti kapcsolat. A pók aktivitását a pókok mozgási eseményeinek számából és időtartamából számított PCA első komponensként fejeztük ki.

## 4.1.2 Viselkedés megfigyelések mikrokozmoszban

### 4.1.2.1 Penetrációk száma

A penetrációk számának vizsgálatakor az elemzések eredményét a 15. ábra szemlélteti. A hím és a nőstény állatok átlagai között jelentős eltérés mutatkozott, a nőstények mindhárom kezelésben többet táplálkoztak. Jól látható az is, hogy a kezelések átlagai között eltérés mutatkozik: a pókkal kezelt csoportban mindkét ivar esetén kisebb a nyálhüvelyszám átlaga a kontroll csoportokhoz képest. A poloskával kezelt (kontroll 1) csoportban szintén kevesebb a csoportátlag értéke, mint a sima kontroll csoportnál (kontroll 2).



**15. ábra:** A nyálhüvelyszám a kezelés függvényében, ivar szerint felbontva. Az x tengely a kezelést (üres kontroll-kontroll 2, pók -kezelt, poloska-kontroll 1), az y tengely a nyálhüvelyszám darabszámát tünteti fel. A kék átlagábrák a nőstények, a pirosak pedig a hímek nyálhüvelyszám átlagait jelölik ± standard hiba (SE).

Ugyanakkor megfigyelhetjük még, hogy a pókkal kezelt és a két kontroll csoportba tartozó nőstények nyálhüvelyszám átlagai közt lényegesebb eltérés van, sokkal meredekebb az esés, mint a hímek esetében, ezért interakciót feltételezünk a kezeléstípus és az ivar között.

Mivel ismételt méréses adatokkal dolgoztunk, és hiányzó értékek is előfordultak (végleges N=173), ezért lineáris kevert modellt alkalmaztunk (lme). A nyálhüvelyszám független változóként, a kezeléstípus, az ivar, és a kettő interakciója (függő változók) fix hatásként, a kísérletes napok száma pedig random hatásként szerepelt. A modell eredménye szerint a kísérletes napok által képviselt variancia komponens elhanyagolható volt (=1%), ezért a random faktor kikerült a modellből. A végleges, lineáris modell (glm): nyálhüvelyszám ~ kezeléstípus × ivar. A modell eredménye szerint a nőstények szignifikánsan többször táplálkoztak, mint a hímek ( $t=-4,63$ ;  $p<0,001$ ).

Továbbá a pókos kezelésnél szignifikánsan kevesebb volt a nyálhüvelyszám, mint a sima kontroll (kontroll 2) csoportnál ( $t=-2,96$ ;  $p=0,003$ ).

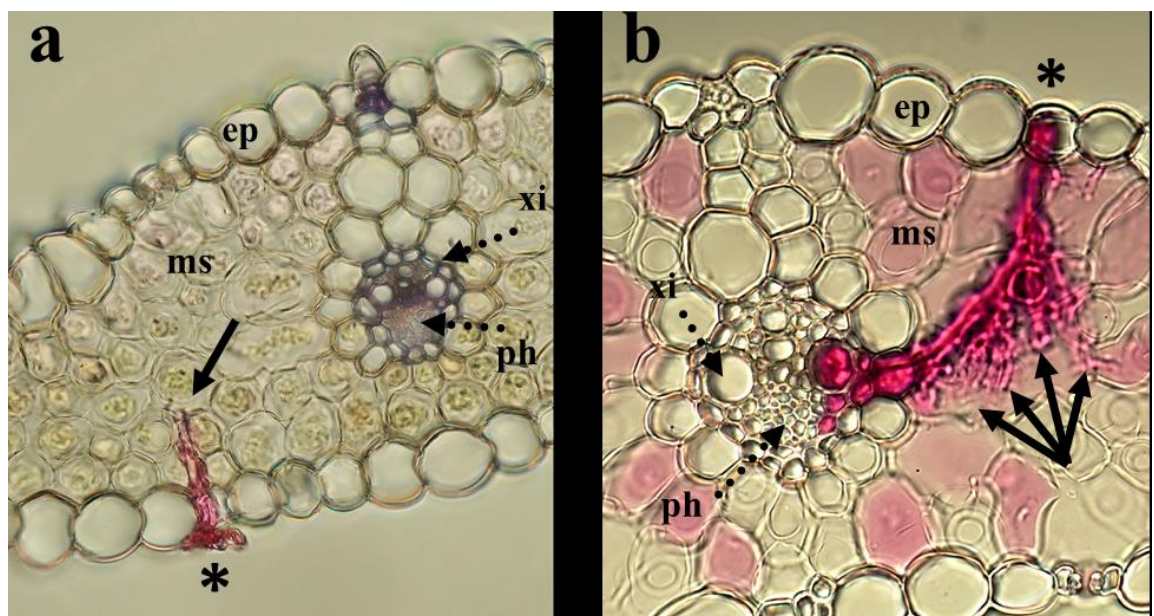
A poloskás kontroll csoport (kontroll 1) nyálhüvelyszám átlaga nem tért el szignifikánsan az sima kontrolltól ( $t=-1,47$ ;  $p=0,14$ ), viszont a pókos kezeléstől sem ( $p=0,13$ ). A kontroll csoporthoz képest azonban a hatások emellett is jól látszanak: a pók egyértelműen zavarólag hat, a poloska jelenléte viszont nem befolyásolja a nyálhüvelyszámot. Az ivar és a kezelések közti interakció nem mutatott erősen szignifikáns eredményt ( $t=1,81$ ;  $p=0,072$ ), azonban a p-érték jelez egy csekély hatást, amit érdemes megvizsgálni. A pókkal kezelt és nem pókkal kezelt hímek közti nyálhüvelyszám eltérés az ábra alapján is csekélyebb volt, mint a pókkal kezelt és nem pókkal kezelt nőstényeké. Feltehetően azért, mert a nőstények a táplálkozási kényszer miatt eleve több tápanyaggal rendelkeznek, mint a hímek, és a pók jelenlétében nem érzik akkora szükségét a táplálkozásnak. Lehet, hogy ez az interakció további kísérletek során, az ismétlésszám növekedésével szignifikánssá válhat. A nőstények a hímekhez képest azonban, összességében még így is többet táplálkoznak.

ANOVA modell szerint az ivar hatása erősen ( $df=1$ ;  $F=31,53$ ;  $p<0,001$ ), a kezelés hatása viszont csak marginálisan szignifikáns ( $df=2$ ;  $F=2,63$ ;  $p=0,074$ ). Habár a nyálhüvelyszám a modelldiagnosztikai ábrákon közelítőleg normális eloszlást mutatott, egy másik modellben ezt a változót logaritmikusan transzformálva (és a többi paraméteren nem

változtatva) a kezelés hatása is szignifikánssá vált ( $df=2$ ;  $F=3,07$ ;  $p=0,049$ ), ebben az esetben a kezelési csoportok szignifikancia szintjei, és így a kísérlet eredményei nem változtak.

#### 4.1.2.2 Penetráció sikeressége

A korábban leírtak szerint floémet nem érő (sikertelen) és floémet érő (sikeres) penetrációkat különítettünk el, ezen kívül megállapítottuk azt is, hogy a levél melyik oldaláról indultak a nyálhüvelyek (16. ábra).



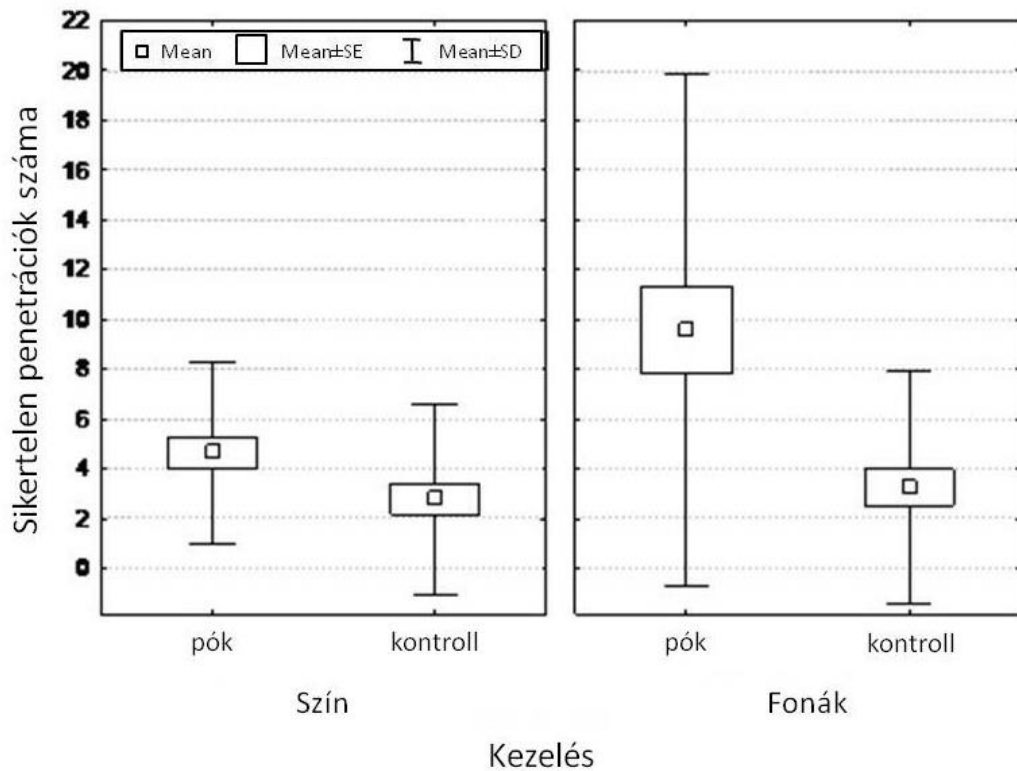
**16. ábra:** Sikertelen (a) és sikeres (b) szívástípus félvékony metszeteken. \*=penetráció kezdete, ep=epidermisz sejtek, ms=mezofillum sejtek, ph=floém, xi=xilém.

Fotó: Tholt Gergely

Jól látható, hogy a sikertelen szívás esetében a rózsaszínű nyálhüvely nem éri el a szállítószövetet, míg a sikeres szívásnál eljut a floémig

A sikeres és a sikertelen szívások esetében is lineáris modellt (glm) alkalmaztunk, a független változó logaritmizálásával.

Az eredmények alapján elmondhatjuk, hogy sikertelen penetrációk esetében a pókkal kezelt csoportoknál szignifikánsan több a nyálhüvelyek száma, mint a kontrollnál ( $t=-5,77$ ;  $p<0,001$ ) (17. ábra). Ez főleg a fonákon szembetűnő, de a színen is megfigyelhető.



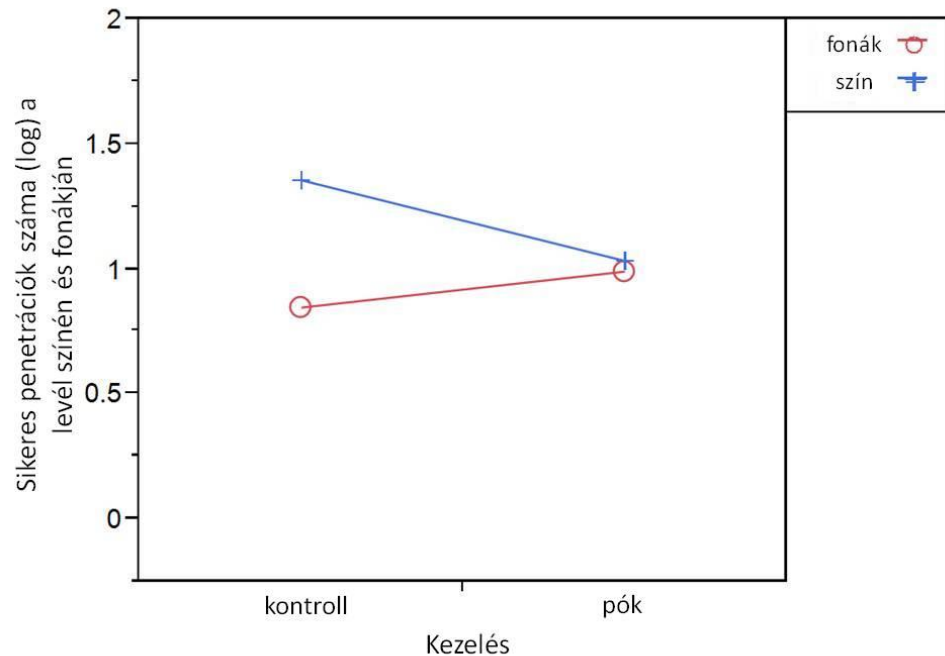
**17. ábra:** Sikertelen penetrációk száma a kezelés függvényében a színen, illetve a fonákon. Az x tengelyen a kezelést, az y tengelyen a penetrációk számának átlagait láthatjuk (mean=átlag, SE=standard hiba, SD=szórás).

Összességében a fonákon szignifikánsan több a sikertelen szívás, a pókkal kezelt csoportoknál erőteljesebb a kontraszt ( $t=2,91$ ;  $p=0,004$ ).

Az interakció – vagyis az, hogy a pók hatására a két felszínen más mértékben változik meg a szívások száma a kontrollhoz képest – nem mutat erős szignifikanciát ( $t=-1,92$ ;  $p=0,057$ ), de az ábrán lehet látni, hogy a két meredekség között van némi különbség.

Mivel a színen és a fonákon a kontroll csoportok között nem mutatkozik különösebb eltérés, így a sikertelen penetrációk számának elemzéséből nem derül ki egy fontos hatás, ami azonban a 18. ábrán jól látszik, hogy a sikeres szívások a kontroll csoport

esetében a színen sokkal gyakoribbak, mint a fonákon, a különbség erős szignifikanciát mutat ( $t=-4,36$ ;  $p<0,0001$ ).



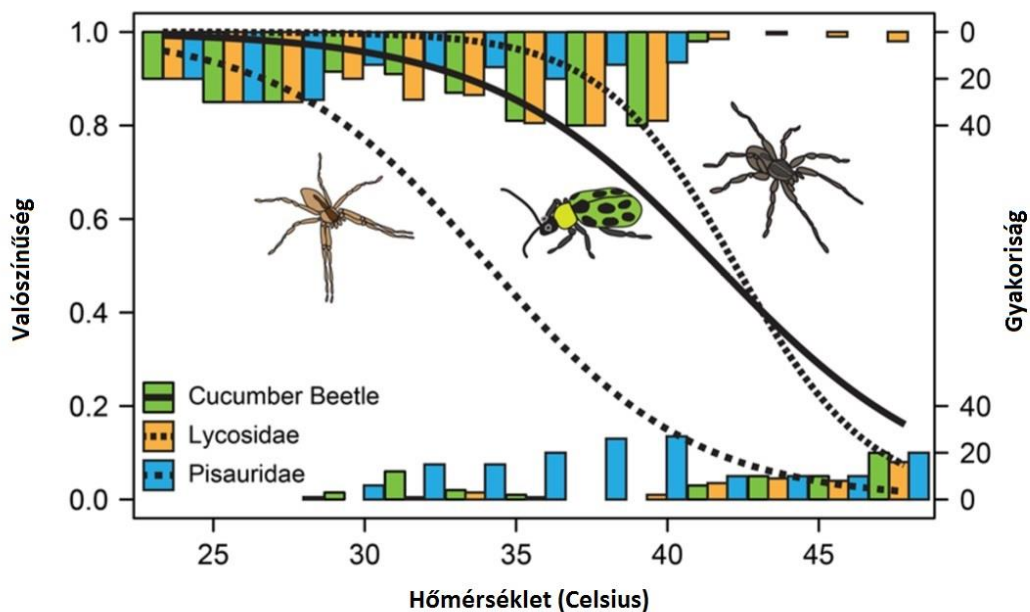
**18. ábra:** Sikeres penetrációk száma a kezelés függvényében. Az x tengelyen a kezelést, az y tengelyen a penetrációs szám átlagainak logaritmizált értékét láthatjuk. A pirossal jelölt értékek a levél fonákára, a kékek a levél színére vonatkoznak.

Ha a levél teljes egészét nézzük, akkor nincs szignifikáns eltérés a kontroll és a pókos kezelés között ( $t=1,41$ ;  $p=0,16$ ). Feltehetően itt azért nem jelentős az első kísérletben szignifikáns eltérés, mert az első kísérletben a pókkal kezelt hímek rendkívül alacsony, és a kontroll nőstények magas nyálhüvelyszám-átlagai között erősebb volt a kontraszt, ebben a kísérletben viszont csak nőstényekkel dolgoztam, így a kontroll és a pókkal kezelt csoportok nyálhüvelyszám-átlagai közti eltérés pedig csekélyebb, már nem szignifikáns. Ha viszont a levél felületét színre és fonákra osztjuk, megfigyelhető, hogy ezeken különbözőképpen mutatkozott meg a pók hatása. Itt tehát az interakció szignifikáns volt a kezelés és a levélfelszín között: pók hatására a levél színén a floémszívások száma lecsökkent a kontrollhoz képest, a levél fonákán viszont nőtt, ellentétes irányú a változás ( $t=-3,69$ ;  $p=0,0003$ ).

## 4.2 A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai

### 4.2.1 Kritikus hőmérsékleti maximum (CTM50)

Az állandó szobahőmérsékletű kontroll csoportban lévő ízeltlábúak (hőmérséklet: átlag = 21,4 °C, S.D. = 0,11 °C) az idő függvényében nem mutattak különbséget a válaszreakcióban, mindhárom faj aktívan reagált minden egyes vizsgálat során, ezért statisztikai modellt nem alkalmaztunk. Azonban a klímakamrákban a 30 °C-ot meghaladva, különböző hőmérsékleteken következett be, hogy az állatok már nem reagáltak. Az illesztett generalizált lineáris kevert modell azt mutatta, hogy a hőmérsékletemelkedésre adott válaszok jelentősen különböztek a vizsgálati állatok között (3. típusú Wald  $\chi^2$  teszt, fajok hatása:  $\chi^2 = 92,75$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0,0001$ ). A számított kritikus hőmérsékleti maximum paraméterek azt mutatták, hogy az uborkabogarak és a farkaspókok magas hő toleranciával rendelkeztek, nagyrészt átfedő konfidencia intervallumokkal (uborkabogár: CTM50 = 41,8 °C, 95% CI [40,48, 43,16]; farkaspók: CTM50 = 44,3 °C 95% CI [42,70, 45,85]), míg a csodáspók sokkal kevésbé bizonyult hőtűrőnek (CTM50 = 34,2 °C, 95% CI [33,19, 35,15]) (19. ábra).



19. ábra: A három ízeltlábú faj hőmérsékleti toleranciájára illesztett logisztikus görbék.

Az amerikai uborkabogár (*Diabrotica undecimpunctata*) (fekete vonal), a farkaspók (*Tigrosa helluo*) (sötétebb pók, kis szaggatott vonal), és a csodáspók (*Pisaurina mira*)

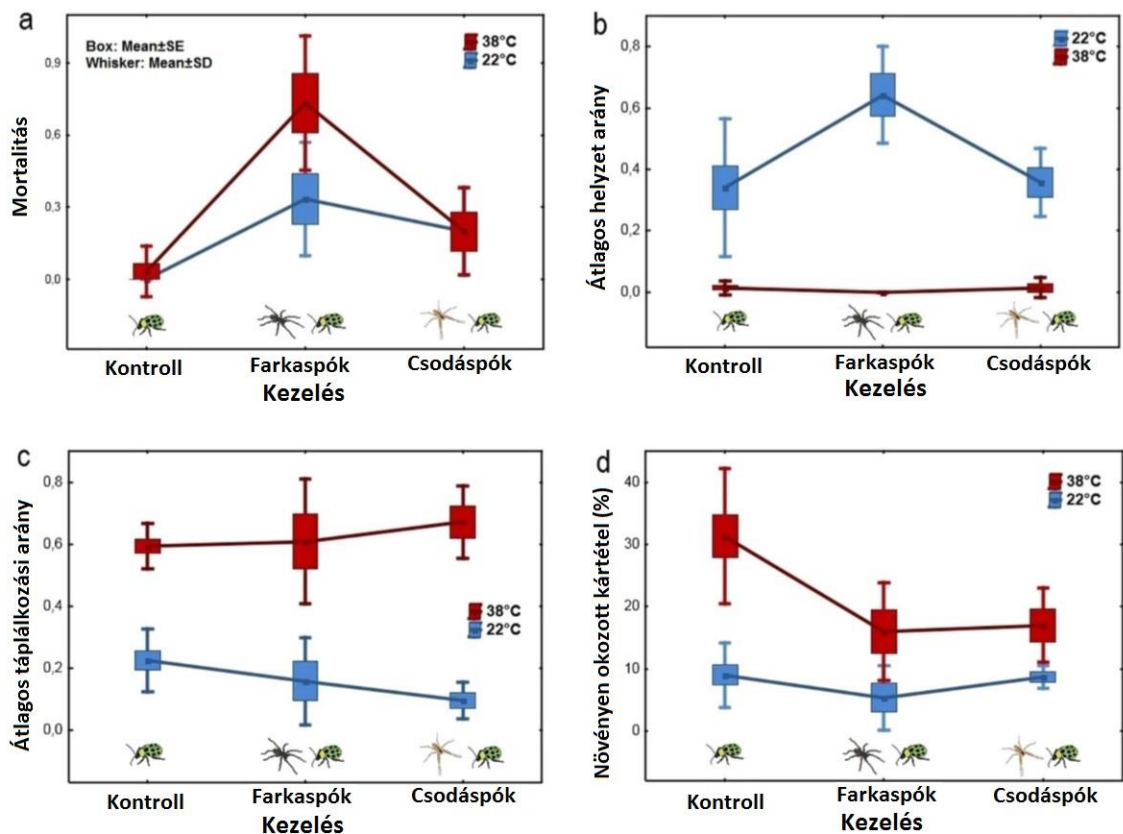
(világosbarna pók, nagy szaggatott vonal). Az oszlopok 2 °C-os lépésekkel (oszlop színek: uborkabogár zöld, csodáspók kék, farkaspók narancssárga) mutatják meg a reagáló (felső) és a nem reagáló (alsó) állatok gyakoriságának eloszlását.

#### 4.2.2 Tritrofikus rendszer

Nem találtunk különbséget a két hőmérséklet között a spontán bekövetkező bogármortalitásban (csak a kontroll eseteket figyelembe véve). 10 ismétlésben nulla mortalitást tapasztaltunk 22 °C-on (n = 30 bogár), és csak egy bogár pusztult el 38 °C-on ugyanazon ismétlésszámban (Fischer's exact test, P = 1,0). A pókok hatását a bogarak mortalitására csak a két hőmérsékleti csoportban külön-külön vizsgálhattuk, mert egyes kezelési kombinációkban nulla variancia volt. 22 °C-on szignifikáns volt a ragadozó kezelés hatása [(Kruskal-Wallis teszt:  $\chi^2 = 10,69$ , df = 2, P = 0,005; (20a. ábra)], és Dunn post-hoc teszt alapján mind a farkaspók kezelés (P = 0,003) és a csodáspók kezelés (P = 0,03) szignifikánsan magasabb bogármortalitást okozott, mint a kontrollban. 38 °C-on hasonló eredményt kaptunk; a teljes ragadozó hatás erősen szignifikáns volt [ANOVA a binomiális generalizált lineáris modellen, a ragadozó kezelés hatása: LR  $\chi^2 = 26,30$ , df = 2, P < 0,0001; (20a. ábra)], de ez csak a farkaspókoknak volt tulajdonítható, ezek a pókok okozták a legmagasabb mortalitást, ami szignifikánsan különbözött a kontroll csoporttól és a csodáspókok hatásától (kontrasztok: farkaspók-kontroll: z = 3,73, P = 0,0005; csodáspók-farkaspók: z = -2,75, P = 0,01).

Az egyes hőmérsékleti kezelések között különbözött a bogarak szint preferenciája (a hőmérséklet hatása MPR-re:  $\chi^2 = 29,71$ , df = 1, P < 0,0001), 22 °C-on magasabban helyezkedtek el a mezokozmoszokban, 38 °C-on pedig alacsonyabbra húzódtak (20b ábra). A ragadozó kezelés hatása szintén szignifikáns volt az MPR-re nézve ( $\chi^2 = 9,39$ , df = 2, P = 0,009), amely a post-hoc vizsgálat szerint a farkaspókok 22 °C-on kifejtett hatásának tulajdonítható (kontrasztok: kontroll - farkaspók: t = -4,13, df = 34, P = 0,0006, farkaspók-csodáspók t = 3,37, df = 34, P = 0,005), ami azt jelenti, hogy a bogarak feljebb helyezkedtek el a tök növényeken, ha egy farkaspók volt jelen. A magasabb hőmérsékleten azonban nem volt szignifikáns a ragadozó hatás (20b. ábra).

A táplálkozási aktivitást nagymértékben befolyásolta a hőmérséklet ( $F = 51,7$ ,  $d.f. = 1$ ,  $34$ ,  $P < 0,0001$ ), mivel a bogarak sokkal gyakrabban táplálkoztak magasabb hőmérsékleten (20c. ábra). A pókok jelenléte szintén szignifikáns volt, bár gyengébb hatást gyakoroltak az MFR-re ( $F = 4,29$ ,  $df = 2$ ,  $34$ ,  $P = 0,02$ ), amely a post-hoc teszt szerint egyedül a csodáspók jelenlétében volt szignifikáns  $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on, amely csökkentette a táplálkozási aktivitást a kontrollhoz képest ( $t = 2,78$ ,  $df = 34$ ,  $P = 0,02$ ).  $38\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on a táplálkozási aktivitást nem befolyásolta a ragadozó jelenléte. A ragadozók összességében kissé szignifikánsan eltérő hatást gyakoroltak a két hőmérsékleten (a hőmérséklet  $\times$  ragadozó kölcsönhatás:  $F = 2.72$ ,  $df = 2$ ,  $34$ ,  $P = 0,07$ ). A táplálkozási arányt óránként megfigyelve a 6 órás kísérlet során, enyhe táplálkozási aktivitás csökkenést figyeltünk meg (az óra hatása a geeglm modellben:  $\chi^2 = 3.4$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,07$ ); ez a tendencia azonban nem különbözött a két hőmérsékleten (a hőmérséklet  $\times$  óra hatása:  $\chi^2 = 0.1$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,75$ ).



**20. ábra:** Az uborkabogár válaszreakciói. A mortalitás (a), a pozíciók átlagos arányai (MPR) (b), a táplálkozás átlagos arányai (MFR) (c) és a kártétel (d) a három különböző

kezelésben (kontroll, farkaspók, csodáspók) a két különböző hőmérsékleteken (22 °C, 38 °C).

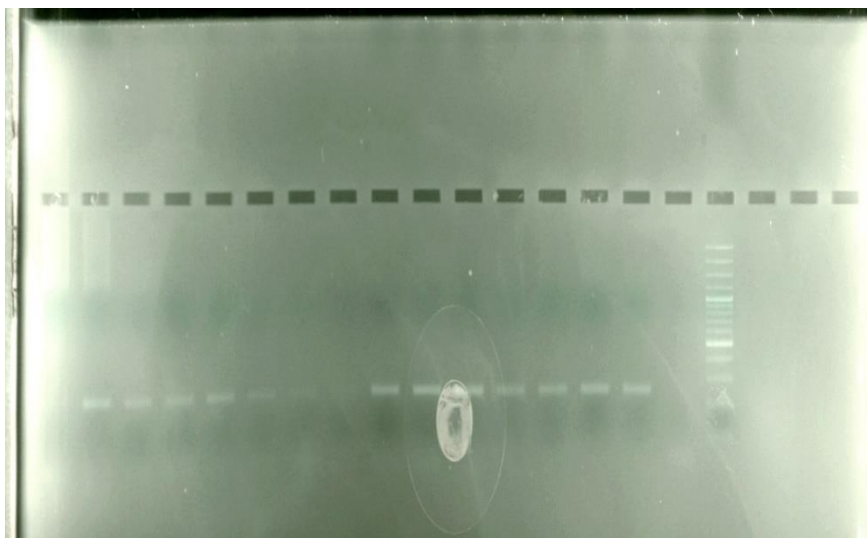
A kártétel szignifikánsan magasabb volt a 38 °C-on, mint a 22 °C-on (20d ábra, a hőmérséklet hatása:  $F = 46,75$ ,  $df = 1,34$ ,  $P < 0,0001$ ). A ragadozó kezelés önmagában nem mutatott szignifikáns hatást ( $F = 0,44$ ,  $df = 2,34$ ,  $P = 0,64$ ), de szignifikáns volt a ragadozó  $\times$  hőmérséklet kölcsönhatása ( $F = 3,92$ ,  $df = 2,34$ ,  $P = 0,03$ ), ami azt jelezte, hogy a pókok jelenléte különböző hőmérsékleten eltérő hatást gyakorolt. 38 °C-on mindkét pókfaj jelenléte jelentősen csökkentette a kártételt (kontroll - farkaspók:  $t = 3,83$ ,  $df = 34$ ,  $P = 0,001$ ; kontroll - csodáspók:  $t = 3,58$ ,  $df = 34$ ,  $P = 0,003$ ), míg 22 °C-on a kezelések összehasonlítása nem volt szignifikáns. A két pókfaj hatása nem különbözött szignifikánsan egymástól egyik hőmérsékleten sem (20d. ábra), és nem lehet kijelenteni, hogy a pókok hozzáadása a rendszerhez csökkentené a hőmérséklet hatását a kártételre, mivel a nem-kontroll esetekben a hőmérséklet hatása még mindig szignifikáns volt ( $F = 14,84$ ,  $df = 1, 17$ ,  $P = 0,001$ ), bár kisebb mértékben, mint a csak kontroll esetekben (a hőmérséklet hatása:  $F = 34,38$ ,  $df = 1,18$ ,  $P < 0,0001$ ).

### 4.3 Pókgyomortartalom vizsgálatok

#### 4.3.1 *Psammotettix alienus* DNS kimutathatósági vizsgálatok és hígítási sor

Kísérletünk első lépéseként megvizsgáltuk, hogy a *Psammotettix alienus* DNS-éhez képesek-e hozzákötődni a már korábban megtervezett primerek. Amennyiben igen, ennek látható jele fénycsíkok formájában mutatkozik meg a gélben. A 21. ábra a gélezsek tartalmát mutatja. Az 1. és 2. zsebbe 1 db, illetve 3 db *Psammotettix alienus* kabócát tartalmazó mintát helyeztünk bele. A 2. zsebben sokkal élesebben rajzolódott ki a fénycsík, mint a csupán egy kabóca DNS-ét tartalmazó zsebben. A kabóca mennyisége tehát egy adott oldatban befolyással van a DNS kimutathatóságára. Ezt támasztja alá az is, hogy a 9-15. zsebekbe három-három db kabóca DNS-ét elhelyezve szintén élesen kirajzolódtak kék fényű megvilágítás mellett a fénycsíkok (21. ábra).

Két fajta kivonószer hatékonyságát vizsgálva összehasonlításképpen a 9-11. zsebekbe, a 1-2. és 12-15. zsebektől eltérő kivonószerrel kivont mintákat helyeztünk el. Míg az előbbiekbe *QIAamp DNA Mini Kit*-el kivont mintákat helyeztünk, addig az utóbbiakba *Extraction Solution*-el kivont mintákat tettünk bele. A 21. ábrán látható, hogy a *QIAamp DNA Mini Kit*-el kivont minták élesebben jelentek meg a képen, tehát a kivonószer típusa egyértelműen hatással volt a DNS kimutathatóságára a mintából. A 16. zsebbe helyezett negatív kontroll nem hozott eredményt, ami azt jelzi, hogy az elegy összeállításakor nem történt szennyeződés.



**21. ábra:** *Psammotettix alienus* DNS kimutatása, illetve hígítási sora géldokumentáció készülékben.

Fotó: Beleznai Orsolya

A zsebek tartalmát a 8. táblázat foglalja össze.

### 8. táblázat: A 19. ábrán bemutatott gélfotón szereplő zsebek tartalma

Zseb	Templát
1	<i>Psammotettix alienus</i> (1 db)
2	<i>Psammotettix alienus</i> (3db)
3	<i>Psammotettix alienus</i> (10x)
4	<i>Psammotettix alienus</i> (20x)
5	<i>Psammotettix alienus</i> (50x)
6	<i>Psammotettix alienus</i> (100x)
7	<i>Psammotettix alienus</i> (500x)
8	<i>Psammotettix alienus</i> (1000x)
9	<i>Psammotettix alienus</i> (7-es minta)
10	<i>Psammotettix alienus</i> (8-as minta)
11	<i>Psammotettix alienus</i> (9-es minta)
12	<i>Psammotettix alienus</i> (16-os minta)
13	<i>Psammotettix alienus</i> (17-es minta)
14	<i>Psammotettix alienus</i> (12-es minta)
15	<i>Psammotettix alienus</i> (13-as minta)
16	- kontroll

A kabóca DNS kék fényvel gerjesztve 10 x-es, 20 x-os és 50 x-es hígításban még jól kivehető fénycsíkokat eredményezett az elektroforézis során. Azonban már 500 x-os illetve 1000 x-es hígítás mellett nehezebben volt kimutatható a DNS. Ezt különösen jól mutatja az, hogy 1000 x-es hígítás alatt (6. hígítási lépés) a fénycsík már sokkal halványabb a 10 x-es hígításhoz képest (1. hígítási lépés) (21. ábra).

Kísérletünkben olyan DNS-létrát használtunk, amelynek fokai 100 bp léptékűek. Ahogy az korábban a *Primer tervezés* résznél be lett mutatva, 224 bp hosszúságú szekvenciákat terveztünk, és ahogyan a 21. ábra mutatja, a fénycsíkok a második (200 bp), illetve a harmadik fok (300 bp) között rajzolódtak ki.

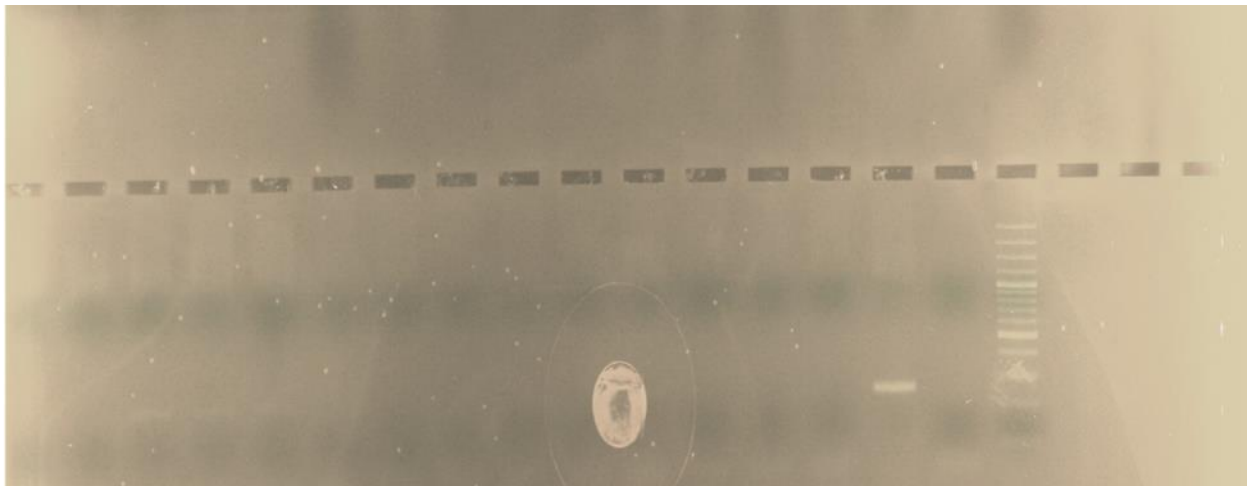
#### 4.3.2 Non-target teszt eredményei

*Non-target* tesztet végeztünk összesen 16 rovarfajjal, köztük a *Psammotettix alienus* fajjal. A tesztben felhasznált fajokat a 9. táblázat mutatja.

**9. táblázat:** Non-target tesztben használt rovarfajok

Zseb	Templát
1	<i>Sitobion avenae</i>
2	<i>Schizaphis graminum</i>
3	<i>Rhopalosiphum padi</i>
4	<i>Macrosteles sp.</i>
5	<i>Drosophila melanogaster</i>
6	<i>Anisoplia austriaca</i>
7	<i>Diabrotica virgifera</i>
8	<i>Halticinae</i>
9	<i>Nabis fesus</i>
10	<i>Stenotus binotatus</i>
11	<i>Chrysolina fatuosa</i>
12	<i>Tibellus oblongus</i>
13	<i>Pisaura mirabilis</i>
14	<i>Pardosa agrestis</i>
15	<i>Psammotettix alienus</i>
16	- kontroll

A 22. ábrán jól látható a kapott eredmény, miszerint egyedül a *Psammotettix alienus* fajt tartalmazó zsebnél volt látható fénycsík, más fajoknál viszont nem. Tehát az általunk tervezett primerek specifikusan működtek, a PCR folyamat során egyedül a *Psammotettix alienus* DNS szálához voltak képesek hozzákapcsolódni.

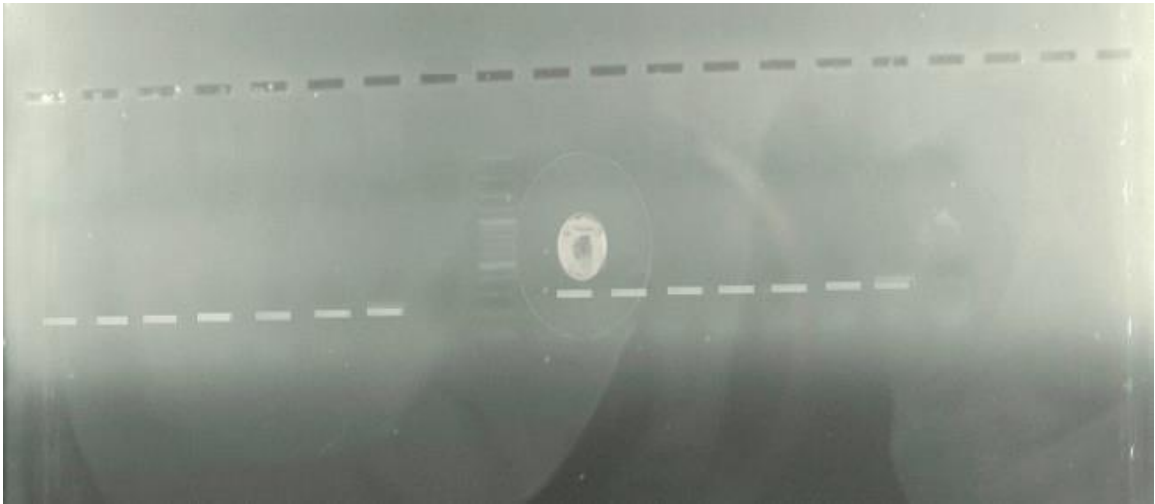


**22. ábra:** Non-target teszt eredménye géldokumentációs készülékben

Fotó: Beleznai Orsolya

#### 4.3.3 A *Tibellus oblongus* gyomortartalom vizsgálatának eredményei

Ahogy arról már korábban szó volt, a pókokat meghatározott időnként (1/2 h, 1 h, 3h stb.) hármásával fagyasztottuk le. Két időegység után egy-egy pozitív kontrollt, negatív kontrollt, illetve DNS létrát használtunk. A ½, 1, 3 és 6 órás mintákat egy gélen futtattuk le (23. ábra), a többi minták külön gélen futottak (24. ábra).

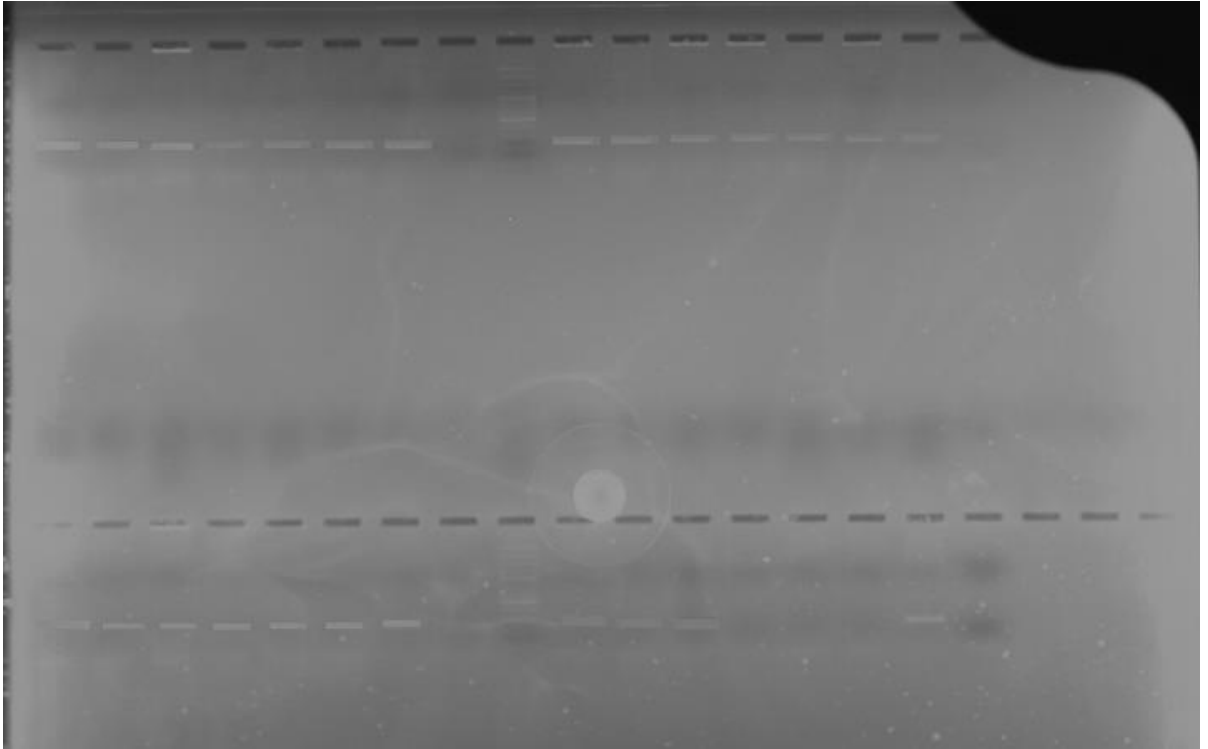


**23. ábra:** A *Psammotettix alienus* DNS-ének kimutatása ½, 1, 3 és 6 órás *T.oblongus* mintákból

Fotó: Beleznai Orsolya

A 168 órás minták kék fénnel gerjesztve szemmel még jól látható fényt emittáltak, a 240 órás minták már kevésbé éles fénycsíkokat adtak a vizsgálatunk során. A *Tibellus oblongus* szöveteiből tehát 240 órával (10 nap) az etetést követően is sikerült a kabóca DNS-t kimutatni. Az etetés után 336 órával (2 hét) a lefagyasztott pókokból *Psammotettix alienus* DNS maradványokat már nem lehetett kimutatni (24. ábra).

A pozitív kontroll (*P. alienus* DNS) szintén fénycsíkot adott, a negatív kontrollt tartalmazó mintáknál viszont értelemszerűen nem volt látható fénycsík, mivel a minta a kabóca DNS-ét nem tartalmazta. A gélzsebekben található minták tartalmát a 10. táblázat foglalja össze. Az első három adat a fél órás, a következő három az egy órás adatok, majd a pozitív, és negatív kontroll.



**24. ábra:** A *Psammotettix alienus* DNS-ének kimutatása 3, 6, 12, 24, 48, 72, 120, 168, 240 és 336 órás *Tibellus oblongus* mintákból

Fotó: Beleznai Orsolya

**10. táblázat:** *Tibellus oblongus* gyomortartalom vizsgálatának protokollja

Zseb	Templát
1	<i>Tibellus oblongus</i> 1
2	<i>Tibellus oblongus</i> 2
3	<i>Tibellus oblongus</i> 3
4	<i>Tibellus oblongus</i> 1
5	<i>Tibellus oblongus</i> 2
6	<i>Tibellus oblongus</i> 3
7	+ <i>P. alienus</i> kontroll
8	- kontroll
9	DNS létra
10	<i>Tibellus oblongus</i> T1
11	<i>Tibellus oblongus</i> T2
12	<i>Tibellus oblongus</i> T3
13	<i>Tibellus oblongus</i> T4
14	<i>Tibellus oblongus</i> T5
15	<i>Tibellus oblongus</i> T6
16	+ <i>P. alienus</i> kontroll
17	- kontroll
18	<i>Tibellus oblongus</i> T7
19	<i>Tibellus oblongus</i> T8
20	<i>Tibellus oblongus</i> T9
21	<i>Tibellus oblongus</i> T10
22	<i>Tibellus oblongus</i> T11
23	<i>Tibellus oblongus</i> T12
24	+ <i>P. alienus</i> kontroll
25	- kontroll
26	DNS létra
27	<i>Tibellus oblongus</i> T13
28	<i>Tibellus oblongus</i> T14
29	<i>Tibellus oblongus</i> T15
30	<i>Tibellus oblongus</i> T16
31	<i>Tibellus oblongus</i> T17
32	<i>Tibellus oblongus</i> T18
33	+ <i>P. alienus</i> kontroll
34	- kontroll
35	<i>Tibellus oblongus</i> T19
36	<i>Tibellus oblongus</i> T20
37	<i>Tibellus oblongus</i> T21
38	<i>Tibellus oblongus</i> T22
39	<i>Tibellus oblongus</i> T23
40	<i>Tibellus oblongus</i> T24
41	+ <i>P. alienus</i> kontroll
42	- kontroll
43	DNS létra
44	<i>Tibellus oblongus</i> T25
45	<i>Tibellus oblongus</i> T26
46	<i>Tibellus oblongus</i> T27
47	<i>Tibellus oblongus</i> T28
48	<i>Tibellus oblongus</i> T29
49	<i>Tibellus oblongus</i> T30
50	+ <i>P. alienus</i> kontroll
51	- kontroll

## 5 Megvitatás, következtetések és javaslatok

### 5.1 A pók-vektor-kórokozó kaszkád hatások vizsgálatai

#### 5.1.1 Viselkedés megfigyelése mezokozmoszban

A viselkedési megfigyelések egyértelműen kimutatták, hogy a kabócák a táplálékkeresési és táplálkozási viselkedésük megváltoztatásával reagáltak a predációs kockázatra. A mozgási és a mozdulatlan események is fokozatosan rövidebbé váltak, és több mozgási esemény volt megfigyelhető, ami abból is adódhat, hogy a kabócák érzékelték a jó táplálkozási helyeket a leveleken. Más vizsgálatokban kimutatták, hogy a gyenge érzékszervi jelek is arra ösztönzik a táplálékkereső állatokat, hogy még nagyobb energiabefektetéssel keresgéljenek, ha egy jó táplálkozó hely van a közelben (Hein és McKinley, 2012). Feltételezhetjük tehát, hogy az energiaszint, vagyis az éhség is felelős a megnövekedett mozgásaktivitásért a táplálékkeresés során (Zhang és mtsai, 2013).

Úgy tűnik, hogy az predációs kockázat hatással van erre a trendre, és még jobban arra ösztönzi az állatokat, hogy többet mozogjanak. Ennek eredményeként a *Psammotettix alienus* kabócának több, de rövidebb ideig tartó mozgási eseménye volt, amikor egy pók jelen volt az arénában. Ezzel a megállapítással ellentétben a kezdeti hipotézisünk a csökkent aktivitást feltételezte, amely a ragadozóellenes magatartás gyakori típusa, mint például a lecsökkent mozgási aktivitás (Bell és mtsai, 2006), és a tetszhalál (Honma és mtsai, 2006). Azonban a megnövekedett mozgási aktivitás nem feltétlenül veszélyes a zsákmányra (Lima, 2002) és feltételezhető az is, hogy egy helyben maradó/védekező zsákmányállatot az idő múlásával könnyebben észrevesznek a ragadozók (Martín és mtsai, 2009). Emellett a ragadozó jelenléte kölcsönhatásba léphetett a zsákmány fizikai stresszválaszával, amit Hawlena és Schmitz (2010) is kimutatott egy tanulmányban. Egy másik kísérletben azt tapasztalták, hogy az éhezésből származó stressz megváltoztatja a ragadozóellenes viselkedését az *Acyrtosiphon pisum* levéltetű fajnak (Villagra és mtsai, 2002).

Köztudott, hogy levéltetvek esetében egy elpusztult fajtárs által kibocsátott riasztó jelek – például alarm feromonok érzékelése – szerepet játszanak a ragadozó észlelésében a

ragadozóellenes reakciók kiváltásában (Fievet és mtsai, 2008). A kísérleteinkben azonban nem találtunk erre a mechanizmusra utaló jelet a *Psammotettix alienus* esetében, mivel a kabócák ugyanazt a reakciót adták a pókok jelenlétére, függetlenül attól, hogy azok zsákmányoltak-e másik kabócát vagy nem.

Dinamikus kapcsolat volt a kabócák és a pókok mozgása között. A kabócák a kontroll vizsgálatokban mozogtak legkevésbé, és megnövekedett aktivitással reagáltak az aktívan mozgó pókokra. Azonban az áldozatul esett egyedek még ennél is jelentősen több mozgást mutattak. A kabócák táplálkozás közben nem mozoghatnak, és azok az egyedek, amelyek a pók jelenlétének ellenére táplálkoztak, kisebb valószínűséggel váltak zsákmánnyá, sőt, egyetlen táplálkozó kabócát sem zsákmányolt pók a kísérleteinkben. Így paradox módon azok az egyedek, amelyek a gyakoribbá vált mozgás „tipikus válaszát” adták a ragadozó jelenlétében, végül áldozatokká váltak, és azok az egyedek éltek túl, amelyek nem mozogtak annyit.

Szóval, az egyes egyedek miért növelték mozgással töltött idejüket egy pók jelenlétében, míg mások csökkentették azt? Az áldozatok tökéletlen viselkedése a predációs fenyegetés során lehet egy magyarázat. Welton és munkatársai (2003) kimutatták, hogy ez előfordulhat, mert gyakran nincs második lehetőség a predációs kockázat megismerésére. Lehetséges, hogy a megfigyelt viselkedés adaptív lehet a laboratóriumon kívül, például különböző ragadozó denzitás mellett (Englund, 1997; Bowler és mtsai, 2013). Továbbá az általunk megfigyelt reakciók általánosak lehetnek, ami a több ragadozó fajhoz való alkalmazkodást jelenti (Lone és mtsai, 2014), illetve számos különböző ragadozóelkerülő taktikát (Preisser és mtsai, 2007). A kabócáknak különféle pók ragadozói vannak (Wisniewska és Prokopy, 1997; Hogg és Daane, 2014), amelyek a sit-and-wait stratégia variációit használják, de számos aktívan kereső ragadozó ízeltlábú természetes ellenségeik is vannak, például ragadozó rovarok (Straub és mtsai, 2013), fátyolka lárvák (Daane és mtsai, 1996) és katicabogarak (Barcos és mtsai, 2014). Az aktívabb ragadozókhöz való alkalmazkodást a megfigyeléseink is alátámasztják, mivel a kabócák aktivitása pozitívan korrelált a pók aktivitásával. Ha ez a reakció az észlelt tökéletlen viselkedés oka, az azt sugallja, hogy a ragadozók sokszínűsége növelheti a zsákmány állatok sérülékenységét, mivel nem tudnak annyi különböző ragadozó taktikákhoz alkalmazkodni.

A gyakori táplálkozás elengedhetetlen a szívogató rovarok számára, mert rosszul tűrik az éhezést, hiszen könnyen kiszáradnak, ha nem jutnak elég növényi nedvhez (Pompon és mtsai, 2014). Kísérletekben kimutatták, hogy az éhezés mértékének fokozatos növekedése több táplálékkeresési mozgást váltott ki az *Aphis fabae* levéltetű esetében (Hardie és Schlumberger, 1996). A monofág *Uroleucon jaceae* levéltetű fajnál a nem gazdanövényen történő táplálkozás a szervezet legyengülését eredményezte, és ez rosszabb menekülési stratégiát váltott ki ragadozók jelenlétében (Stadler és mtsai, 1994). Már 1,5 óra éhezés jelentős viselkedésbeli változásokat produkálhat (Klingauf, 1987). Ezek a példák rávilágítanak a táplálkozás, a kondíció és a ragadozó ellenes viselkedés közötti lehetséges kompromisszumra, ami kiválthatta a *Psammotettix alienus* paradox módon megnövekedett mozgási aktivitását.

Alapvető predikciónkat, miszerint a predációs kockázat negatívan befolyásolja a táplálkozást, részben alátámasztottuk, mivel a kabócák jelentősen késleltették táplálkozásukat, és sokkal kevésbé táplálkoztak a pók jelenlétében. A táplálkozás abbahagyása egy predátor jelenlétében a legelterjedtebb nem letális ragadozó hatás (Brown és Kotler, 2004), kezdve a poszméhek virág visszautasító magatartásától karolópókok jelenlétében (Reader és mtsai, 2006), a szarvasok lecsökkent táplálkozásáig, miután visszatelepítették a farkasokat a Yellowstone Nemzeti Parkba (Laundre, 2001). A növényi nedvekkel táplálkozó szipókás rovarok esetében egy kezdeti energiabefektetés szükséges, hogy a növényi szövetek között megfelelő szállítóedénynyaláb elemeket találjanak. Mivel a szájszerv penetrációja egyaránt egy metabolikusan magas költség és a menekülési lehetőség csökkenésének kockázata is, maga a döntés, hogy elkezdje-e a táplálkozást az, aminek a predációs kockázattól függenie kéne. A megfigyelt késleltetett táplálkozás sikeres elkerülő stratégia lehet egy átlagos ragadozóval szemben; azonban a megfigyelések során ténylegesen táplálkozó egyedek jelentősen alacsonyabb predációs kockázatnak voltak kitéve, ami azt jelenti, hogy ez a stratégia nem optimális egy 'sit-and-wait' vadász stratégiájú pók ellen.

### 5.1.2 Viselkedés megfigyelése mikrokozmoszban

Ha a predátor-elkerülő stratégiák élettanilag költségesek a préda számára, például, ha a préda kevesebb időt tud a táplálék felkutatására és elfogyasztására szánni, akkor a ragadozó akár a jelenlétével is hatással lehet a prédaállat életciklusára, növekedésére, fejlődésére, túlélésére, csökkenthetik abundanciáját, fekunditását, a préda szaporodási esélyét (Danner és Joern, 2003; Preisser és Bolnick, 2008). Kabócák esetében, ha a táplálkozási siker romlik, csökkenhet az egyedek túlélési esélye a kevesebb tápanyagfelvétel miatt, ami kihathat az egyedek fitneszére. A nőstény kabócák nagyobb nyálhüvelyszám átlagai arra engednek következtetni, hogy a nőstények gyakrabban táplálkoznak, mint a hímek, és a tojásrakáshoz szükséges tápanyagot a kabóca csak a floémszívásból tudja felvenni, így a táplálkozás a nőstények esetében nem csupán az egyed tápanyagszükségletének kielégítésére szolgál, hanem szerepe van a megfelelő tojásszám elérésében. Korábbi vizsgálatokban kimutatták, hogy a *Psammotettix alienus* által lerakott tojásszám drasztikusan csökken egy táplálkozásgátló inszekticid hatására (Komáromi és mtsai, 2013). A növényvédő szer teltségérzetet vált ki az állatokból, ezért azok nem táplálkoznak, nincs penetráció, ami elérné a floémet. Amennyiben egy ragadozó ízeltlábú is hasonló táplálkozás zavaró hatást fejt ki, a sikeres penetrációk számát csökkentheti, ami befolyásolni fogja a kabócák szaporodását és populációméretét.

Kísérleteinkben bebizonyítottuk, hogy a kabóca természetes ellensége, a *Tibellus oblongus* pókfaj a puszta jelenlétével képes indirekt zavaró hatást kifejteni a kabóca táplálkozási folyamataira. Az első kísérlet eredményei alapján elmondhatjuk, hogy a kabócák összességében kevesebbszer kezdenek bele a penetrációba pók jelenlétében.

Kiderült az is, hogy a nőstények szignifikánsan többször táplálkoznak, mint a hímek. Ez azzal magyarázható, hogy a nőstényeknek sokkal több tápanyagra van szüksége, hiszen tojásokat kell rakniuk, ami sok szempontból energiaigényes. Ezért a nőstényekre erősebben hatott a pók jelenléte, mint a hímekre. Ez a hatás ugyan csak marginálisan szignifikáns, de mutat egy trendet, és ez feltehetően abból adódik, hogy a nőstényeknek több floémből történő táplálkozás szükséges, ezért pók jelenlétében kevésbé kockáztatják meg a hosszabb ideig tartó táplálkozást.

A kísérletek során azt is vizsgáltuk, hogy a pókhoz hasonló testmérettel rendelkező kompetitor poloskafaj hogyan befolyásolja a *Psammotettix alienus* penetrációját. Noha az eredmények azt mutatták, hogy a poloska és a pók hatása egymástól nem tér el szignifikánsan, a kontroll csoporthoz képest a pók hatása szignifikáns különbséget mutatott, a poloska viszont nem hatott zavarólag a kabócákra. Ez erősödik annak tükrében, hogy amíg a poloska a növényből történő táplálkozása alatt megsérti a levelet, és az ebből adódó stressz következtében termelt növényi védekezőanyagok feltehetően befolyásolják a kabóca táplálkozását, addig a pók a növényre semmiféle károsító hatást nem fejt ki, a jelenléte azonban még így is zavaróbb a kabócára nézve, mint a poloské. Mindez arra enged következtetni, hogy a kabócát leginkább nem egy bármely más fajhoz tartozó egyed jelenléte zavarja meg a táplálkozásban, hanem kifejezetten a potenciális és közelben lévő ragadozó fejt ki ezt a hatást.

Eredményeinkből látszik, hogy pók jelenlétében a sikeres szívások száma csökkent a színén, viszont megnőtt a fonákon, és a sikertelen szívások száma mindkét levélfelszínen nőtt. Sikeres szívások esetében a kontroll csoportnál egyfajta színpreferencia mutatkozott meg: a kabócák szignifikánsan többet szívtak a levél színéről, mint a fonákról, tehát ezt a színpreferenciát a pók lényegében megszüntette, hatására a kabócák kevésbé preferált pozícióba kényszerültek.

A hím és nőstény kabócák vírus terjesztése között nincs különbség. A ragadozó ízeltlábúak által generált hatások a kórokozó transzmissziós rátájára nézve ellentmondásosak lehetnek, és erősen függenek mind a predátor viselkedésétől, a predáció taktikájától, mind a vektorállat válaszreakciójától. Ha a ragadozó megjelenése menekülő mintázatot vált ki, úgy a vektormozgás növekszik, a lehetséges fertőzések száma megnövekedhet. Ha a vektor nem menekülő, hanem rejtőzködő magatartással válaszol, abban az esetben a helyzet- és helyváltoztatások száma csökken, kevesebb esély lesz az új növényeken való táplálkozásra. Azonban, ha a kórokozó felvételéhez és leadásához a vektornak hosszabb ideig kell táplálkoznia, a védekezési magatartás, a táplálkozás megszakítása fokozottan gátolhatja a kórokozó terjesztését (Finke, 2012). Az általunk vizsgált pók-kabóca-vírus kapcsolat jó példa az utóbbira, hiszen a búza törpülés vírus terjedéséhez hosszabb idejű és mélyebb, a floémet elérő tényleges táplálkozással végződő penetrációkra van szükség, minthogy a szállítóedényekbe történő nyáltermelés

biztosítja a WDV átvitelét (Stafford és mtsai, 2009). Tehát a zavaró hatások csökkentik a penetrációk, ennek következtében a floémszívások számát, és a sikeres vírusátvitel gyakorisága csökkenhet.

Meg kell említeni, hogy az idő is szerepet játszik a ragadozó hatások esetében. Kísérleteink során a pók kezdetben zavarólag hat, ekkor megnöveli a sikertelen szívások számát, azonban a körülmények miatt (például az állatok korlátozott mozgástere, elválasztó háló) a kabócák egyre inkább vállalják a kockázatot a táplálkozással. A természetben egy ragadozó és egy préda találkozásakor vagy bekövetkezne a predáció, vagy a préda elmenekülne. Előfordulhat sikertelen vadászat is, melynek során a préda sérül, de elszabadul, ami később akár a pusztulását is okozhatja. Mivel az izolátorban ilyen események egyikére sincs lehetőség a korlátozott mozgástér és az elválasztó háló miatt, a pókok zavarása egyre kevésbé fejt ki hatást, azonban az egyértelműen kiderült, hogy a nem letális ragadozó hatás ebben a rendszerben is jelen van.

Az eredmények tükrében feltételezhetjük, hogy a *Tibellus oblongus* pókfajnak fontos növényvédelmi hatása van a kabócapopulációk csökkentésében és a búza törpülés vírus terjedésének fékezésében.

## **5.2 A pók-bogár-hőmérséklet kaszkád hatások vizsgálatai**

Mind a megemelkedett hőmérséklet, mind a ragadozók befolyásolták a vizsgált tritrofikus rendszert sok szempontból, beleértve a hőmérséklet és a ragadozó hatás kölcsönhatását, ami végső soron a növényi kártételt is befolyásolta. A vizsgált kritikus hőmérsékleti maximum (CTM50) értékek olyan küszöbhőmérsékleteknek tekinthetők, ahol a ragadozó és a kártevő aktivitás kritikusan megváltozik úgy, hogy az befolyásolja a fajok interakcióit (Ohlund és mtsai., 2015). Azt vártuk, hogy a vizsgált rendszerben a vegetáció szintjein való elhelyezkedés fogja meghatározni a fajok hőtoleranciáját, mivel a vegetáció teteje több besugárzást kap, míg az alacsonyabb rétegek árnyékosabbak és páradúsabbak. Ennek megfelelően azt vártuk, hogy az uborkabogárnak és a csodáspóknak, amely fajok a növények lombzatában aktívabbak (Bessin, 2003; Young, 1989) magasabb hőtoleranciával kellene rendelkeznie, és ugyanúgy aktívnak maradnia

magasabb hőmérsékleten is. Ezzel ellentétben egy olyan ragadozó, ami a nappalt az állandó búvóhelyén tölti, mint például a vizsgált farkaspók *Tigrosa helluo*, kevésbé kitett a szélsőséges hőmérsékletek veszélyének (Shachak és Brand, 1983), és ezek az állatok várhatóan alacsonyabb hő toleranciával fognak rendelkezni, mint a napközben is aktív ragadozók ugyanabban a környezetben (Lubin és Henschel, 1990). Azonban várakozásainkkal ellentétben teljesen eltérő eredményeket kaptunk a fajok hőűrésével kapcsolatban. Az uborkabogár és a farkaspók nagyon hasonló és meglehetősen magas tűréshatárt mutatott a megemelkedett hőmérsékleteken, míg a levélzeten mozgó csodáspók *Pisaurina mira* bizonyult a leginkább veszélyeztetettnek a hőstresszel szemben és a legkevésbé hatásos ragadozó volt ebben a rendszerben. Annak ellenére, hogy a várthoz képest ellenkező eredményeket kaptunk a fajok hőérzékenységi sorrendjére vonatkozóan, ez lehetőséget adott a hasonló és különböző hőtoleranciával rendelkező ragadozók és kártevők közötti kölcsönhatások vizsgálatára.

Míg mindkét ragadozó alacsony hőmérsékleten növelte a bogarak mortalitását, magas hőmérsékleten csak a hőtoleráns farkaspók gyérítette a bogarakat, a hőérzékeny csodáspók elhanyagolható mortalitást okozott. A termikus tartományon belül az anyagcsere, és ennek következtében a biológiai aktivitás nőtt a hőmérséklettel (Brown és mtsai, 2004), ezért mind a ragadozó és a kártevő aktivitás várhatóan növekedni fog. Például Dell és munkatársai (2011) arról számoltak be, hogy az élőlényeknek meredekebb a hőmérsékletre adott válasza a tudatos mozgásokban, mint például a táplálékszerzés, ahhoz képest, amikor egy ragadozót próbálnak elkerülni. Ezért feltételezhető, hogy a zsákmány és a ragadozó görbéi gyakran keresztezik egymást, és ennek következtében a ragadozók támadási sikere változhat a magas hőmérsékleten. Ez azt jelenti, hogy a hőmérsékletváltozások következtében a ragadozó zsákmányolási képessége csökken, növekszik vagy változatlan marad a hőmérséklet ragadozóra és zsákmányra gyakorolt relatív hatásától függően (Kruse és mtsai, 2008). A hőmérsékleti akklimatizáció (Angilletta és mtsai, 2002) és a hőmérsékletváltozások közötti különbségek befolyásolhatják a ragadozók kaszkád hatását egy multitrofikus rendszerben (Best és mtsai, 2015), bár a jelen rendszerben az aktivitási változások hasonlóan bizonyultak a két hőmérsékleti rendszerben, ami az akklimatizációs hatás kisebb jelentőségére utal. Meglátásunk szerint, a két pókfajnak azért volt ilyen ellentétes

hatása a mortalitásra, mert a farkaspók esetében a megemelkedett hőmérséklet növelte a predációs teljesítményét, míg a csodáspók esetében ez a ragadozó hatékonyságát csökkentette.

Mivel a legtöbb környezet napközbeni és szezonális hőváltozásokat is mutat, a különböző termikus válaszokkal rendelkező különféle ragadozó fajok hatékony nyomást gyakorolhatnak szélesebb hőmérsékleti tartományokban is. Az összetett predátor hatás (MPE) különösen érzékeny lehet, ha – mint a mi esetünkben – megvan a lehetősége az intraguild predációnak vagy intraguild nem letális hatásnak (NCE) (Sitvarin és Rypstra, 2014). Ezek a hatások csökkenthetik a predáció kockázatát, de megvan a lehetősége annak is, hogy a különböző szintjein a növényzetnek különböző ragadozó taktikákkal rendelkező ragadozók nagyobb predációs kockázatot jelentenek (Symondson és mtsai, 2002). Bár nem lehet közvetlenül levezetni a kísérleti konstrukciónkból, a két pókfaj különböző teljesítménye megváltoztathatja az intraguild hatásokat is (Schmitz, 2007).

A hőmérséklet és a ragadozó jelenlétének kölcsönhatása az uborkabogarak aktivitásában változást okozott akárhol is helyezkedtek el a mezokozmoszokban. Ezzel párhuzamosan a magasabb hőmérséklet és a ragadozó jelenlétének kezelése ellentétes nyomást jelentett a bogár viselkedésére mind az aktivitás, mind pedig a táplálkozás tekintetében. A talajon aktív farkaspók jelenléte miatt a bogarak körülbelül kétharmada magasabbra húzódott a növényen, míg pók nélküli kontrollcsoportban, vagy amikor a leveleken aktív csodáspók volt jelen, a legtöbb bogár az alsóbb szinteken maradt. Azonban a farkaspók elleni antipredátor válasz magasabb hőmérsékleten felülbíráldott, ami gyakorlatilag minden bogarat arra kényszerített, hogy az alsóbb szintekre húzódjanak, kiteve magukat a predációnak. Ez valószínűleg az antipredátor viselkedés és a környezeti korlátok közötti kompromisszum (Lind és Cresswell, 2005; Brown és Kotler, 2004). Az uborkabogarak számára a hőstressz elkerülése fontosabb szükségletnek tűnt, mint a ragadozóval való találkozás valószínűségének csökkentése, feltehetően azért, mert a hőstressz magasabb mortalitási kockázatot jelent. Ezzel párhuzamosan a különféle stresszhatást okozó tényezők gyakran konfliktust okoznak az egyes alternatív lehetőségek között (Krause és Liesenjohann, 2012). A táplálkozási tevékenység és a ragadozók elkerülése közötti kompromisszumok a legutóbbi tanulmányok középpontjában álltak (Cooper és Sherbrooke, 2013; Sirot és Pays, 2011),

de a terepi tanulmányok áttekintése bizonyította a nem letális ragadozó hatások összefüggéseinek érzékenységét (Schmitz és mtsai, 2004). Az időjárás változékonyságának hatását vizsgálva nyilvánvalóvá vált, hogy a predációs kockázat és a táplálkozás közötti kompromisszumokat a környezeti tényezőktől függő túléléssel kell kombinálni, hogy pontosabban magyarázhassuk a kártevők viselkedését, és az ökoszisztémára gyakorolt hatásukat (Ovadia és Schmitz, 2004).

A gyorsabb anyagcserét és ennek következtében a magasabb energiaigényt, amit a magasabb hőmérséklet vált ki, egyensúlyozni kell a predációs kockázatot figyelembe véve. A pók – uborkabogár rendszerben a viselkedési megfigyelések azt mutatták, hogy az uborkabogarak a táplálkozási viselkedésük megváltoztatásával reagáltak a ragadozóra és a hőstresszre. Azonban kölcsönhatás volt a pókok és a hőmérsékletváltozás között is, ami azt jelenti, hogy alacsonyabb hőmérsékleten a táplálkozási aktivitás csökkent a pókok jelenlétében, míg magasabb hőmérsékleten a hatás ellentétes volt. A pókok jelenléte ellenére a magasabb általános táplálkozási aktivitás a növényzeti szint megválasztáshoz hasonlóan magyarázható: az fiziológiai igények elsőbbséget élveznek a ragadozók elkerülésével szemben. Hasonló eredményeket találtak más növénykártevő rovaroknál is, például az éhezés által okozott stressz megváltoztatta az antipredátor választ az *Acyrtosiphon pisum* levéltetűfaj esetében (Villagra és mtsai, 2002). Az éhség kölcsönhatásban volt a ragadozó elkerülésével az intraguild predációs helyzetekben is (Walker és Rypstra, 2003).

Mivel a magasabb hőmérséklet fokozott anyagcserét és ennek következtében magasabb táplálékfelvételi igényt eredményez (Brown és mtsai, 2004), megfigyeltük, hogy a növényen okozott kártétel mindig magasabb volt a magasabb hőmérsékleti kezeléskor. A pókok hozzáadása a rendszerhez csak magas hőmérsékleten csökkentette a növénykárosodást, de az alacsonyabb hőmérsékleten nem volt jelentős hatása. Amint láttuk, a farkaspókok mortalitási aránya mindkét hőmérsékleten kifejeződött, a csodáspókok viszont csak kis mortalitást okoztak magas hőmérsékleten, és a jelenlétük nem okozott táplálkozási aktivitás csökkenést sem. Így a kártétel csökkenése a magasabb hőmérsékleten csak részben magyarázható a ragadozással. Különösen a csodáspók esetében a nem letális ragadozó hatásnak fontos szerepet kell játszania.

Összességében az eredményeink arra engednek következtetni, hogy a nem letális ragadozó hatás egy kaszkád hatást fejt ki, ami befolyásolja az tápláléklánc további szintjeit. Ennek a hatásnak a fontosságát és ökoszisztémákat formáló szerepét már elismerték újabb kutatásokban (Schmitz és mtsai, 2010). A meta-analitikai eredmények arra utalnak, hogy a növekvő ragadozási kockázat nagy negatív hatást gyakorol a kártevők által fogyasztott növény mennyiségére (Verdolin, 2006). Összességében a jelenlegi vizsgálatban a magas hőmérsékleten megnőtt kártételt nagyjából 50% -kal csökkentették a pókok, ami hasonlít más tanulmányok értékeihez (Williams és mtsai, 2001; Williams és Wise, 2003).

Összességében eredményeink arra utalnak, hogy a felmelegedés radikálisan megváltoztatja a növényeken okozott károsítást és a ragadozók hatását a kártevőkre. A predátorok okozta mortalitás önmagában nem magyarázta ezt a csökkenést, viszont a nem letális ragadozó hatás lehet az az összetevő, ami kiegészíti a teljes ragadozó hatás. A két pók különböző termikus tűréshatárokkal rendelkezett, ami a vizsgált hőmérsékleteken különböző predációs arányokat eredményezett, de az NCE-k ezt kompenzálták, és végül mindkét ragadozó hasonló hatással volt a növénykárosodásra mindkét hőmérsékleten. A megemelkedett hőmérséklet fontos problémát jelent mind az előre jelzett éghajlatváltozási hatások, mind az organikus növénytermesztésben széles körben alkalmazott sortakarás miatt, aminek hőmérséklet emelő hatása van. Ha a felmelegedés korlátozott (amelyre vonatkozóan léteznek kezelési lehetőségek), a ragadozók hő toleranciájának komplementaritása szélesebb hőmérséklettartományban biológiai védekezést biztosíthat, és a ragadozó hatás módja (letális vagy nem letális) is kiegészítheti egymást. A jelenlegi eredmények alátámasztják a generalista ízeltlábú ragadozók hatékonyságát az ilyen rendszerekben. A melegebb hőmérsékletű környezet és az itt megfigyelt ragadozó hatások közötti kölcsönhatás azt mutatja, hogy szükség van a potenciális kölcsönhatások tanulmányozására más tanulmányokban, amelyek a globális felmelegedés ökoszisztéma működésére gyakorolt hatását értékelik.

### 5.3 Pókgyomortartalom vizsgálatok

Kísérletünk eredményével (240 órás kimutathatóság) hasonlóságot mutat Sint és munkatársai (2011) kísérlete, amely beszámol mintegy 200 órás kimutathatóságról is. Egyes kísérletekben 12 óra (Monzó és mtsai, 2010), vagy 24 óra (August és mtsai, 2003) elteltével is 100 %-os eredménnyel volt kimutatható az elfogyasztott állatok DNS-e. Más tapasztalatok szerint már akár 3,7 órával az etetés után is jelentősen csökkenhet a pókokból kimutatható DNS (Kuusk és mtsai, 2008). Egy-egy kísérlet sikerét több tényező is befolyásolhatja, ami miatt a kimutathatósági időben nagy különbségek mutatkozhatnak. A kísérletünk eredményét több sikertelen próbálkozás előzte meg. Fontos azzal tisztában lenni, hogy molekuláris kísérletről lévén szó sok minden befolyásolhatja, vagy akadályozhatja a kísérlet eredményét. Már korábban használt agaróz gélt újra felhasználva sokkal rosszabb eredményeket értünk el, mint a frissen előállított géllal, ugyanis nagyon halvány mintákat kaptunk, vagy minták nem is voltak láthatóak az elektroforézis után. Az anneálási hőmérséklet 65°C-ról 69°C-ra történő emelésével jelentős visszaesést tapasztaltak a DNS kimutathatóságában (Sint és mtsai, 2011). A kísérlet során mi is azt tapasztaltuk, hogy az anneálási hőmérsékletet csökkentve (64°C-ról 57°C-ra) jelentősen növekedett a DNS kimutathatóság a mintákból.

Bár a kísérletek steril körülmények között zajlottak, egy kisebb szennyezés bekerülve az eppendorfbba szintén negatív eredményt okozhat hasonló jellegű kísérleteknél. A PCR gépben a ciklusok számát 35-ről 50-re emelve azt tapasztaltuk, hogy szintén javult a DNS kimutathatósága. A két kivonószert összehasonlítva más eredményeket kaptunk, ugyanis *QIAamp DNA Mini Kit*-el kivont minták az elektroforézist követően élesebb fényt emittáltak kék fény hatására, mint az *Extraction Solution*-nel kivont minták.

A szakirodalomban felsorolt etetési kísérletek példái is azt támasztják alá, hogy nagy különbségek vannak egy-egy vizsgálat eredményei között. Magyarországon nem végeztek még előttünk hasonló kutatásokat, és csupán kevés külföldi forrás áll rendelkezésünkre hasonló kísérletekről. A kísérletek legtöbbször csak a végeredményről számol be, a kísérlet közben használt vegyszer mennyiségekről, részletesebb technikákról nem számolnak be a publikációkban.

A sok lehetséges tényező miatt nehéz ezért egyértelmű választ adni arra, hogy mi okozhat ekkora eltéréseket a kísérletek eredményei között. A *Tibellus oblongus* pókfajból 240 óra (10 nap) emésztést követően még ki lehet mutatni kabóca DNS-t. Ez az említett példákkal összevetve meglehetősen hosszú időnek felel meg. A minél jobb kimutathatóság feltételei a tapasztalataink szerint a következők lehetnek:

- viszonylag alacsony (esetünkben 57°C) anneálási hőmérséklet a kísérlet során
- a PCR során lejátszódó ciklusszám növelése
- steril körülmények megteremtése
- megfelelő kivonószer használata
- a PCR protokollban előírt anyag mennyiségek pontos betartása
- megfelelő, precíz műszerek használata

A további esetleges kísérletek folyamán érdemes lehet tehát a fent leírt pontokat figyelembe venni. Későbbi kísérletekben több állat bevonásával és több idő intervallum használatával minden bizonnyal tovább pontosítható az eredmény.

## 6 Összefoglalás

Az elmúlt időben az ökológiai növénytermesztés szerepe megnőtt. Olyan növényvédőszer mentes megoldásokat helyeznek előtérbe a növényvédelemben, amelyek a növények élőhelyének védelmét és a fogyasztók egészségét is szem előtt tartják. A ragadozó ízeltlábúak képesek korlátozni a kártevő rovarok gyakoriságát és aktivitását. Ezen hatások nagysága függ a ragadozó, illetve a kártevő állatok viselkedéstől, amit nagyban képesek befolyásolni a környezeti tényezők.

A búzatörpülés-vírus (Wheat Dwarf Virus) egyetlen ismert vektora a domináns, szipókás rovarfaj, a *Psammotettix alienus* (csíkos gabonakabóca), mely rovar ilyen módon igen jelentős károkat képes okozni a gabonatáblák növényeiben. A kabócnak tápanyagai felvétele érdekében a növényi szállítóedényekből, elsősorban a floémből kell szívogatniuk. A floém eléréséhez a szájszervüket (szipóka) be kell szúrniuk a növényi szövetek közé, ezt nevezzük penetrációnak. A penetráció során a kabóca egy úgynevezett nyálhüvelyt választ ki, amely permanensen a növényi szövetbe ékelődik. A nyálhüvelyek megléte a növényi szövetekben egyértelműen jelzi a penetrációt, ezen belül a táplálkozást. A floémből történő szívás közben az állat menekülési esélye csökken, így a kabóca a predátor jelenlétében történő táplálkozással kockázatot vállal. Hipotézisünk szerint egy ragadozó jelenléte csökkenti a penetrációk, illetve a floémből történő szívások gyakoriságát. Ez eredményezheti a felvett tápanyag csökkenését, annak fitness konzekvenciáival, de befolyásolhatja a kabócák vírusterjesztésének mértékét is.

Az eredmények megmutatták, hogy ragadozó jelenlétében a kabócák szignifikánsan kevesebbszer táplálkoztak, mint a pók nélküli kontroll állatok. Az itt bemutatott kísérletek azt demonstrálják, hogy egy pók jelenléte jelentős változásokat vált ki a vírusvektor kabócák táplálkozási viselkedésében. A pók jelenlétében a kabóca késleltette a táplálkozást, ami befolyásolhatja a vírusátvitelt és a járványok kialakulását is. Így az olyan generalista ragadozók, mint például a *Tibellus oblongus* pókok, nem csupán a direkt ragadozásukkal, hanem a jelenlétük zavaró hatásával is csökkenthetik a kabócák táplálkozási sikerességét, fitnessét, és befolyásolhatják vírusvektor szerepüket. A legjelentősebb reakció a kabócák táplálkozási eseményeinek számának csökkentésében mutatkozott, szignifikánsan késleltetve azokat, de a táplálékkeresési-

mozgási mintázatot is befolyásolta. Az egyedek különböző mozgási mintázatai azt az érdekes jelenséget mutatták, hogy egyes egyedek a ragadozó jelenlétében nem csökkentik a mozgási aktivitásukat, ezáltal nagyobb predációs kockázatnak vannak kitéve. A kabócák megfigyelt stratégiája, hogy a pók jelenlétében késleltetik a táplálkozást, szintén nem segített elkerülni a predációt. Úgy véljük, hogy ezek a jelenségek a természetes ellenségek sokféleségéhez való általános adaptációnak tudhatók be, ami egy bizonyos ragadozóval szemben nem feltétlenül jó stratégia.

A laboratóriumi környezetben bizonyított predátor-préda kapcsolatot alapul véve a kabóca DNS pókgyomor-tartalomból történő kimutatásra fektettük a hangsúlyt. A disszertációmban leírt molekuláris módszerrel a pókok által elfogyasztott kabócát 10 nap elteltével még ki tudtuk mutatni a pókok szöveteiből, 14 nap után azonban már nem volt a DNS kimutatható.

Az átlagostól eltérő hőmérsékletű periódusok befolyásolhatják a kártevők gyérítését, például, ha a ragadozó ízeltlábú érzékeny a magasabb hőmérsékletre, de a kártevő nem. A hőtűrést a kritikus hőmérsékleti maximum paraméterrel (CTM50) jellemeztük, és meghatároztuk az amerikai uborka bogárra (*Diabrotica undecimpunctata*), egy farkaspók fajra (*Tigrosa helluo*) és egy csodáspók fajra (*Pisaurina mira*). Az uborkabogarak és a farkaspókok egyformán hőtűrőnek bizonyultak, de a csodáspókok kevésbé tűrtek a magas hőmérsékletet. A kísérletek során az uborkabogarak többet táplálkoztak magasabb hőmérsékleten. Magassabb hőmérsékleten mindkét pókfaj csökkentette a kártételt, és domináns nem letális ragadozó hatás is megfigyelhető volt. Ezek a kísérletek kiemelik, hogy a ragadozó-zsákmányállat kapcsolatokat mennyire befolyásolhatják a környezeti tényezők, és hogy nem lehet figyelmen kívül hagyni a nem letális hatásokat sem amikor a hőmérsékletváltozást vizsgáljuk.

Vizsgálataink azt mutatták, hogy a generalista ragadozók, mint a *Tibellus oblongus*, a *Tigrosa helluo* és a *Pisaurina mira* pókfajok jelentős, nem letális ragadozó hatást fejtenek ki a kártevő rovarokra, aminek lehetséges következménye, hogy a vektor-patogén-növény rendszerek további szintjeit befolyásolhatják, amely fontos kutatási terület lehet a jövőben.

## **7 Köszönetnyilvánítás**

Köszönettel tartozom édesanyámnak, Belezsnainé Rapaics Máriának, férjemnek, Ábrahám Dávidnak, és barátaimnak szüntelen támogatásukért, türelmükért és segítségükért.

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Samu Ferencnek, aki megteremtette a lehetőséget munkám elvégzéséhez, irányított és ellátott szakmai tanácsokkal, tapasztalatokkal és észrevételekkel segítette dolgozatom elkészítését, valamint a mintavételezésben és adatelemzésben nyújtott segítséget. Szeretnék köszönetet mondani belső témavezetőmnek, Dr. Marczali Zsoltnak, hogy tanácsaival és észrevételeivel segítette munkámat.

Továbbá szeretném megköszönni szakdolgozóimnak, Pertics Botondnak, Somlai Norbertnek, Horváth Viviennek, és az MTA ATK Növényvédelmi Intézet munkatársainak, akik mind segítettek a kísérletek kivitelezésében, a terepi munkákban, és a tenyészetek valamint a növényállomány fenntartásában.

Köszönetet mondanék a Kentucky Egyetem Rovartani Tanszék dolgozóinak, elsősorban Jamin Dreyernek, aki rengeteg szakmai segítséget, ötletet, és támogatást nyújtott az ott töltött időm alatt.

## 8 Irodalomjegyzék

Adams, D. B. and Riley, D. (1997): Summary of losses from insect damage and costs of control in Georgia – 1997. XXII. Vegetable Insects. The Bugwood Network.

Aguilar-Fenollosa, E. and Jacas, J. A. (2014): Can we forecast the effects of climate change on entomophagous biological control agents? *Pest Manage. Sci.* 70, 853–859.

Allan, B. J. M., Domenici, P., Munday, P. L. & McCormick, M. I. (2015): Feeling the heat: the effect of acute temperature changes on predator-prey interactions in coral reef fish. *Conserv. Physiol.* 3.

Alston D. G. and Worwood D. R. (2008): Western striped cucumber beetle, Western spotted cucumber beetle (*Acalymma trivittatum* and *Diabrotica undecimpunctata undecimpunctata*). Utah Pests Fact Sheets. ENT-118-08. Utah State University Extension and Utah Plant Pest Diagnostic Laboratory. (12 Sep 2013)

Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H. & Navas, C. A. (2002): The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268.

August, N., Shayler, P., Harwood, J. D., Vaughan, I. P., Sunderland, K. D. and Symondson W. O. C. (2003): Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology* 12, 3467–3475.

Backus, E. (1988): Sensory systems and behaviours which mediate hemipteran plant-feeding: a taxonomic overview. *Journal of Insect Physiology* 34 (3): 151–165.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., Whittaker, J. B. (2002): Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biol.* 8, 1–16.

Bán, G., Nagy, A., Zrubecz, P. és Tóth, F. (2007) Első tapasztalatok A közönséges karolópók (*Xysticus kochi* Thorell) üzemi méretű felhasználásáról nyugati virágtripsz (*Frankliniella occidentalis* Pergande) ellen hajtatott paprikában. *Növényvédelem* 43 (5): 169-174.

Barcos, A. K. S., Velasco, L. R. I. and Medina, C. D. (2014): Foraging Behavior of the Yellow Netted Ladybeetle *Heteroneda billardieri* Crotch (Coleoptera: Coccinellidae). *Philipp Agric Sci.*; 97(2):155–60.

Barnier, F., Valeix, M., Duncan, P., Chamaille-Jammes, S., Barre, P., Loveridge, A. J. (2014) Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *ProcRSocLondBBiolSci*; 281 (1785):5.

Barton, B. T. and Schmitz, O. J. (2009): Experimental warming transforms multiple predator effects in a grassland food web. *Ecol. Lett.* 12, 1317–1325.

- Barton, B. T. (2011): Local adaptation to temperature conserves top-down control in a grassland food web. *Proc. R. Soc. B* 278, 3102–3107.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67.
- Bell, R. D., Rypstra, A. L., Persons, M.H. (2006): The effect of predator hunger on chemically mediated antipredator responses and survival in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Ethology*; 112 (9):903–10.
- Bessin, R. (2010): Cucumber beetles. ENTFACT-311. College of Agriculture Food and Environment, University of Kentucky, Lexington, KY.
- Bessin, R. (2003): Cucumber beetles. ENTFACT-311., (University of Kentucky, 2003).
- Best, R. J., Stone, M. N. and Stachowicz, J. J. (2015): Predicting consequences of climate change for ecosystem functioning: variation across trophic levels, species and individuals. *Divers. Distrib.* 21, 1364–1374.
- Biedermann, R., Niedringhaus, R. (2004): Die Zikaden Deutschland – Bestimmungstabellen für alle Arten. Fründ, Scheeßel. ISBN 3-00-012806-9 p. 336.
- Bogya, S., Szinetár, Cs. és Markó, V. (1999): Species composition of spider (Araneae) assemblages in apple and pear orchards in the Carpathian Basin. *Acta Phytopath. Entomol. Hung.* 34:99-121.
- Bowler, D.E., Yano S. and Amano H. (2013): The non-consumptive effects of a predator on spider mites depend on predator density. *J Zool.*; 289(1):52–9.
- Brignoli, P. M. (1983): I ragni quali predatori di insetti: il loro potenziale ruolo negli agrosistemi (Araneae) [Spiders as predators of insects: their potential role in agroecosystems (Araneae)]. *Atti XIII. Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*, 591-597.
- Brown, J. S. and Kotler, B. P. (2004): Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol Lett.*; 7 (10):999–1014.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. (2004): Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.
- Brust, G. E. (1991): Soil moisture, no-tillage and predator effects on southern corn rootworm survival in peanut agro-ecosystems. *Entomol. Exp. Appl.* 58: 109 –121.
- Brust, G. E. and House G. J. (1990): Effects of soil moisture, no-tillage and predators on southern corn rootworm (*Diabrotica undecimpunctata howardi*) survival in corn agro-ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 31: 199 –216.
- Buchar, J. and Ružička, V. (2002): Catalogue of Spiders of the Czech Republic. Peres, Praha.

- Capinera, J. L. (2008): Spotted Cucumber Beetle or Southern Corn Rootworm, *Diabrotica undecimpunctata* Mannerheim (Coleoptera: Chrysomelidae). Encyclopedia of Entomology 3519-3522.
- Carter, P. E. and Rypstra, A. L. (1995): Top-down effects in soybean agroecosystems: Spider density affects herbivore damage. *Oikos* 72:433-439.
- Chiverton, P. A. (1986): Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology*, 109: 1, 49-60.
- Cooper, W. E. Jr. and Sherbrooke, W. C. (2013): Risk and cost of immobility in the presence of an immobile predator: Effects on latency to flee or to approach food or a potential mate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 583–592.
- Cowles, R. B. and Bogert, C. M. (1944): A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist. N. Y.* 83.
- Cox, D. R. (1972): Regression Models and Life-Tables. *J R Stat Soc Series B Stat Methodol.*; 34(2):187– 220.
- Daane, K. M., Yokota, G. Y., Zheng, Y., Hagen, K. S. (1996): Inundative release of common green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to suppress *Erythroneura variabilis* and *E. elegantula* (Homoptera: Cicadellidae) in vineyards. *Environ Entomol.*; 25 (5): 1224–1234.
- Danner, B. J., Joern, A. (2003): Resource-mediated impact of spider predation risk on performance in the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 137: 352–359.
- Das, S., Dash, H. R. (2015): *Microbial Biotechnology- A Laboratory Manual for Bacterial Systems*. Springer, New York, 256p.
- Dell, A. I., Pawar, S. and Savage, V. M. (2011): Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 10591–10596.
- Dezső P. és Nagy J. (2005): A polimeráz láncreakció (PCR) és gyógyszerkutatói alkalmazásai. *Magyar kémiai folyóirat*, 111 (4), 153-158.
- Diehl, E., Sereda, E., Wolters, V. and Birkhofer, K. (2013): Effects of predator specialization, host plant and climate on biological control of aphids by natural enemies: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 50, 262–270.
- Drieu, R. and Rusch, A. (2017): Conserving species-rich predator assemblages strengthens natural pest control in a climate warming context. *Agric. For. Entomol.* 19, 52–59.
- Duffey, E. (1962): A population study of spiders in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology*, 31: 3, 571-599.

- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., Loreau, M. (2007): The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol. Lett.* 10, 522–538.
- Dyer, L. A., Richards, L. A., Short, S. A. and Dodson, C. D. (2013): Effects of CO<sub>2</sub> and Temperature on Tritrophic Interactions. *PLoS ONE* 8, e62528.
- Embar, K., Kotler, B. P., and Mukherjee, S. (2011): Risk management in optimal foragers: the effect of sightlines and predator type on patch use, time allocation, and vigilance in gerbils. *Oikos*; 120 (11): 1657–1666.
- Enders, F. (1975): The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with short attack distances. *The American Naturalist*, 109: 737-763.
- Englund, G. (1997): Importance of spatial scale and prey movements in predator caging experiments. *Ecology*; 78 (8): 2316–2325.
- Fereres, A. and Moreno, A. (2009): Behavioural aspects influencing plant virus transmission by homopteran insects. *Virus Res.*; 141(2):158–68.
- Fievet, V., Lhomme, P. and Outreman, Y. (2008): Predation risk cues associated with killed conspecifics affect the behavior and reproduction of prey animals. *Oikos*, 117: 1380–1385.
- Finke, D. L. (2012): Contrasting the consumptive and non-consumptive cascading effects of natural enemies on vector-borne pathogens. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 144: 45–55.
- Fischer, E. M., Rajczak, J. and Schar, C. (2012): Changes in European summer temperature variability revisited. *Geophys. Res. Lett.* 39.
- Foelix, R. F. (1996): *Biology of Spiders*. Oxford University Press, Oxford.
- Fohrer, F., Lebrun, I., Lapierre, H. (1992): Acquisitions récentes sur le virus du nanisme du blé. *Phytoma* 443: 18–20.
- Fox, J. and Weisberg, S. (2011): *An {R} Companion to Applied Regression*. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>. Second Edition
- Gallagher, A. J., Creel, S., Wilson, R. P. and Cooke, S. J. (2016): Energy Landscapes and the Landscape of Fear. *TREE*.
- Garai Á. (2013): *Géntechnológia és fehérjemérnökség*. ELTE jegyzet, Budapest.
- Giustina, W. D., Lebrun, I., Lapierre, H. and Lochon, S. (1991): Distribution géographique du vecteur et du virus. *Phytoma*, 432: 30–34.
- Godfrey, L. D., Coviello, R. L., Bentley, W. J., Summers, C. G., Stapleton, J. J., Murray, M., and Natwick, E. T. (1998): *UCPest Management Guidelines: Cucurbits*. Publication#3339. Division of Agriculture and Natural Resources, University of California, Davis, CA.

- Grafen, A. and Hails, R. (2002): *Modern Statistics for the Life Sciences*. New York: Oxford University Press.
- Guglielmino, A. and Virla, E. G. (1997): Postembryonic development of *Psammotettix alienus* (Dahlbom) (Homoptera, Cicadellidae) under laboratory conditions. *Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura*, 29: 65–80.
- Halekoh, U., Hojsgaard, S. and Yan, J. (2006): The R Package *geepack* for Generalized Estimating Equations. *J. Stat. Softw.* 15: 1–11.
- Hardie, J. and Schlumberger, A. (1996): The early appearance of foraging flight associated with starvation in an aphid. *Entomol Exp Appl.*; 80(1):73–5.
- Harwood, J.D., Sunderland, K.D. and Symondson, W. O. C. (2004): Prey selection by linyphiid spiders: molecular tracking of the effects of alternative prey on rates of aphid consumption in the field. *Molecular Ecology*, 13: 3549–3560.
- Hawlena, D. and Schmitz, O. J. (2010): Physiological stress as a fundamental mechanism linking predation to ecosystem functioning. *Am Nat.*, 176 (5): 537–56.
- Hawlena, D., Strickland, M. S., Bradford, M. A. and Schmitz, O. J. (2012): Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science*; 336 (6087): 1434–1438.
- Hein, A. M. and McKinley, S. A. (2012): Sensing and decision-making in random search. *Proc Natl Acad Sci U S A.*; 109 (30): 12070–12074.
- Hlivko, J. T. and Rypstra, A. (2003): Spiders reduce herbivory: nonlethal effects of spiders on the consumption of soybean leaves by beetle pests. *Annals of the Entomological Society of America*, 96 (6): 914–919.
- Hoefler, C. D., Chen, A. and Jakob, E. M. (2006): The potential of a jumping spider, *Phidippus clarus*, as a Biocontrol agent. *J. Econ. Entomol.*, 99: 432-436.
- Hogg, B. N., Daane, K. M. (2014): The roles of top and intermediate predators in herbivore suppression: contrasting results from the field and laboratory. *Ecol Entomol.*, 39 (2): 149–158.
- Honma, A., Oku, S., Nishida, T. (2006): Adaptive significance of death feigning posture as a specialized inducible defence against gape-limited predators. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.*, 273 (1594): 1631–1636.
- Jentsch, A. and Beierkuhnlein, C. (2008): Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *C. R. Geosci.*, 340, 621–628.
- Jones, E. I., Dornhaus, A. (2011): Predation risk makes bees reject rewarding flowers and reduce foraging activity. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65 (8): 1505–1511.
- Kerepesi I. (2005): Kísérletes biológiai gyakorlatok. Pécsi Tudomány Egyetem jegyzet, Pécs. 53 p.

- Kiss B., Koczor S. és Magyar D. (2007): Hazai ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) állományokban előforduló kabócafajok és az *Eupteryx atropunctata* hatása a parlagfű magoncokra. XVII. Keszthelyi Növényvédelmi fórum, előadás kivonat. 87-90.
- Kiss, B. and Samu, F. (2000): Evaluation of population densities of the common wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae: Lycosidae) in Hungarian alfalfa fields using mark-recapture. *European Journal of Entomology*, 97: 2, 191-195.
- Kiss, B. and Samu, F. (2005): Life History Adaptation to Changeable Agricultural Habitats: Developmental Plasticity Leads to Cohort Splitting in an Agrobiont Wolf Spider. *Environmental Entomology*, 34: 3, 619-626.
- Klingauf, F. A. (1987): Host Plant Finding and Acceptance. In: Minks A. K., Harrewijn P. [eds.], *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier, 209–220.
- Koppányi T. (1976): A lucernásban kialakuló Cicadinea együttes évszakos és állományok korával járó változásának vizsgálata. Debreceni Agrártudományi Egyetem. A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztályának Közleményei 18: 27–60.
- Krause, E. T. and Liesenjohann, T. (2012): Predation pressure and food abundance during early life alter risk-taking behaviour and growth of guppies (*Poecilia reticulata*). *Behaviour* 149, 1–14.
- Kruse, P. D., Toft, S. and Sunderland, K. D. (2008): Temperature and prey capture: opposite relationships in two predator taxa. *Ecol. Entomol.*, 33, 305–312.
- Krysan, J. L. and Miller T. A. (1986): *Methods for the study of pest Diabrotica*. pp. 260. Springer-Verlag, NY.
- Krysan, J. L. (1986): Biology, distribution and identification of pest *Diabrotica*. In: J. L. Krysan and T. A. Miller [eds.], *Methods for the study of pest Diabrotica*. Springer-Verlag, N.Y., 1-24.
- Kumar, C. M. S. and Regupathy, A. (2009): Gut content analysis of spiders in coffee ecosystem. *Current Science*, 96 (7): 892-893.
- Kuusk, A. K., Cassel-Lundhagen, A., Kvarnheden, A. and Ekbohm, B. (2008): Tracking aphid predation by lycosid spiders in spring-sown cereals using PCR-based gut-content analysis. *Basic and applied ecology*, 9 (6): 718-725.
- Laundre J W, Hernandez L, Altendorf K B. (2001): Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Can J Zool.*; 79 (8): 1401–9.
- Laundre, J. W., Hernandez, L., Altendorf, K. B. (2001): Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Can. J. Zool.*, 79 (8): 1401–1409.
- Leftwich, A. (1976): *A Dictionary of Entomology*. New York: Crane and Russak Company, Inc.
- Lenth, R. V. (2016): Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *J. Stat. Softw.* 69, 1–33.

- Li, D. Q., Jackson, R. R. (2005): Influence of diet-related chemical cues from predators on the hatching of egg-carrying spiders. *J. Chem. Ecol.*, 31 (2): 333–342.
- Li, X. Z., Leng, X. S. and Wang, H. S. (1983): Species of spiders and their population fluctuations in peanut fields (in Chinese with English summary). *Natural Enemies of Insects*, 5: 2, 112–115.
- Lima, S. L. (1998): Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions—What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*, 48 (1): 25–34.
- Lima, S. L. (2002): Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 17 (2): 70–75.
- Lind, J. and Cresswell, W. (2005): Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behav. Ecol.*, 16, 945–956.
- Lindblad, M., Arenö, P. (2002): Temporal and spatial population dynamics of *Psammotettix alienus*, a vector of wheat dwarf virus. *International Journal of Pest Management*, 48 (3): 233–238.
- Lindblad, M., Sigvald, R. (2004): Temporal spread of wheat dwarf virus and mature plant resistance in winter wheat. *Crop Protection*, 23: 229–234.
- Lindblad, M., Waern, P. (2002): Correlation of wheat dwarf incidence to winter wheat cultivation practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 92: 115–122.
- Lone, K., Loe, L. E., Gobakken, T., Linnell, J. D. C., Odden, J., Remmen, J. (2014): Living and dying in a multipredator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123 (6): 641–651.
- Lotka, A. J. (1925): *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, MD, USA.
- Lubin, Y. D. and Henschel, J. R. (1990): Foraging at the Thermal Limit - Burrowing Spiders (*Seothyra*, *Eresidae*) in the Namib Desert Dunes. *Oecologia*, 84, 461–467.
- Manurung, B., Witsack, W., Mehner, S., Grüntzig, M. and Fuchs, E. (2005): Studies on biology and population dynamics of the leafhopper *Psammotettix alienus* Dahlb. (Homoptera: Auchenorrhyncha) as vector of Wheat dwarf virus (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz - Journal of Plant Diseases and Protection*, 112 (5): 497–507.
- Martín, J., Luque-Larena, J. J. and López, P. (2009): When to run from an ambush predator: balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Anim. Behav.*, 78 (4): 1011–1018.
- Matthew, H. G. and Shufra, K. A. (2003): Spider Predation: Species-Specific Identification of Gut Contents by Polymerase Chain Reaction. *The Journal of Arachnology*, 31 (1): 131–134.
- Milne, L. and Milne, M. (1980): *The Audubon Society Field Guide to North American Insects and Spiders*. New York: Chanticleir Press.

- Monzó, C., Sabater-Muñoz, B., Urbaneja, A. and Castañera, P. (2010): Tracking medfly predation by the wolf spider, *Pardosa cribata* Simon, in citrus orchards using PCR-based gut-content analysis. *Bull. Entomol. Res.*, 100 (2): 145-152.
- Murdoch, W. W., Briggs, C. J. and Nisbet, R. M. (2003): *Consumer-Resource Dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Nair, A. and Ngouajio, M. I. (2010): Rowcovers and Soil Amendments for Organic Cucumber Production: Implications on Crop Growth, Yield, and Microclimate. *Hortscience*, 45, 566–574
- Nickel, H. and Remane, R. (2002): Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha). *Beiträge zur Zikadenkunde*, 5: 27–64.
- Northfield, T. D., Crowder, D. W., Takizawa, T. and Snyder, W. E. (2014): Pairwise interactions between functional groups improve biological control. *Biol. Contr.*, 78, 49–54.
- Nyffeler, M. (1982): Field studies on the ecological role of spiders as insect predators in agroecosystem. Swiss Federal Institute of Technology Zurich (Ph.D. Thesis).
- Nyffeler, M. (1984): Eine Notiz zur ökologischen Bedeutung der Spinnen in Maisfeldern und Waldland in Gainesville/Florida (USA). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 34: 4, 139-140.
- Nyffeler, M. and Benz, G. (1987): Spiders in natural pest control: a review. *Journal of Applied Entomology*, 103: 4, 321-339.
- Nyffeler, M. and Benz, G. (1988): Prey and predatory importance of micryphantid spiders in winter wheat fields and hay meadows. *Journal of Applied Entomology*, 105: 2, 190-197.
- Nyffeler, M. and Breene, R. G. (1990): Evidence of low daily food consumption by wolf spiders in meadowland and comparison with other cursorial hunters. *Journal of Applied Entomology*, 110: 1, 73-81.
- Nyffeler, M., Sterling, W. L. and Dean, D. A. (1994): Insectivorous activities of spiders in United States field crops. *Journal of Applied Entomology*, 118: 2, 113-128.
- Nyitra L. és Pál G. (2013): *A biokémia és molekuláris biológia alapjai*. ELTE TTK jegyzet, Budapest, 562 p.
- Ohlund, G., Hedstrom, P., Norman, S., Hein, C. L. & Englund, G. (2015): Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proc. R. Soc. B* 282, 20142254.
- Olszak, R. W., Luczak, J. and Zajac, R. Z. (1992a): Species composition and numbers of spider communities occurring on different species of shrubs. *Ekologia Polska*, 40: 2, 287-313.
- Olszak, R. W., Luczak, J., Niemczyk, E. and Zajac, R. Z. (1992b): The spider community associated with apple trees under different pressure of pesticides. *Ekologia Polska*, 40: 2, 265-286.

- Ovadia, O. & Schmitz, O. J. (2004): Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. *Oecologia*, 140, 398–406.
- Pekar, S. (2004) Predatory behavior of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology*, 32: 31-41.
- Pekar, S. és Kral, J. (2002): Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae: Zodariidae): how Zodarion deceives ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 517-532.
- Pfeffer, P. (1989): *Predators and Predation*. New York: Facts on File Inc.
- Pinheiro J. C. and, Bates D. M. (2000): *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. New York: Springer Verlag, 528 p.
- Platnick, N. I. (2019): *The World Spider Catalog, Version 7.5*. Merrett, P., Cameron, H. D. The American Museum of Natural History.
- Pollard, S. D., Beck, M. W. és and Dodson, G. N. (1995): Why do male crab spiders drink nectar? *Anim. Behav.*, 49: 1443-1448.
- Pompon J, Quiring D, Giordanengo P, Pelletier Y. (2010): Role of xylem consumption on osmoregulation in *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *J Insect Physiol.*; 56(6):610–5.
- Preisser, E. L., Orrock, J. L., and Schmitz, O. J. (2007): Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, 88 (11): 2744–2751.
- Preisser, E. L. and, Bolnick, D. I. (2008): The many faces of fear: comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. *Plos One*, 6: e2465.
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I. and, Benard, M. F. (2005): Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86: 501–509.
- Putnoky P. (2014): Számítógépes szekvencia elemzés. <http://www.bioinfo.pte.hu/bioinf.htm> (2014 december)
- R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Available: [http:// www.R-project.org/](http://www.R-project.org/). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014.
- Reader, T., Higginson, A. D., Barnard, C. J., and Gilbert, F. S. (2006): The effects of predation risk from crab spiders on bee foraging behavior. *Behav. Ecol.*, 17 (6): 933–939.
- Riechert, S. E. and Bishop, L. (1990): Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology*, 71: 1441-1450.
- Rothley, K. D., Schmitz, O. J., and Cohon, J. L. (1997): Foraging to balance conflicting demands: novel insights from grasshoppers under predation risk. *Behav. Ecol.*, 8 (5): 551–559.

- Rypstra, A. L., Buddle, C. M. (2013): Spider silk reduces insect herbivory. *Biol. Lett.*, 9: 20120948
- Samu, F., and Szinetár, Cs. (2002): On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology*, 30: 389-402.
- Samu F., Tóth, F., Szinetár, Cs., Vörös, G. & Botos, E. (2001): Results of a nation-wide survey of spider assemblages in Hungarian cereal fields. *IOBC/WPRS Bull.*, 24: 119-127.
- Samu, F., Beleznai, O. and Tholt, G. (2014): A potential spider natural enemy against virus vector leafhoppers in agricultural mosaic landscapes – Corroborating ecological and behavioral evidence. *Biological Control*, 67: 390–396
- Samu, F., Németh, J., Tóth, F., Szita, É., Kiss, B. and Szinetár, Cs. (1998): Are two cohorts responsible for the bimodal life-history pattern in the wolf spider *Pardosa agrestis* in Hungary? *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh, 1997*, 215-221.
- Samu, F., Rácz, V., Erdélyi, C. és and Balázs, K. (1997): Spiders of the foliage and herbaceous layer of an IPM apple orchard in Kecskemét-Szarkás, Hungary. *Biol. Agric. Horticult.*, 15: 131-140.
- Samu, F., Sunderland, K. D. and Szinetár, Cs. (1999): Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *The Journal of Arachnology*, 27: 1, 325-332.
- Samu, F., Szinetár, C. (2002): On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology* 30: 389–402.
- Samu, F., Vörös, G. és and Botos, E. (1996) Diversity and community structure of spiders of alfalfa fields and grassy field margins in South Hungary. *Acta Phytopath. Entomol. Hung.*, 31: 253-266.
- Sáringer, Gy. (1989): Egyenlő szárnyú rovarok - Homoptera. Kabócák - Auchenorrhyncha. A növényvédelmi állattan kézikönyve, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Sáringer, Gy. (1990): Három vírusvektor kabócafaj (*Javasella pellucida*, *Laodelphax striatella*, *Psammotettix alienus* – Homoptera: Auchenorrhyncha) hazai fejlődésmenete. Szántóföldi növénytermesztés VII. Országos Növényvédelmi és Agrokémiai Tanácskozása, Budapest.
- Sarkadi, L., (2007): Biokémia mérnök szemmel. Typotex Elektronikus Kiadó, Budapest.
- SAS Institute (2005): JMP Statistics and Graphics Guide, Release 6. Cary, NC, USA.: SAS Institute Inc.
- Schär, C., Vidale, P. L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M. A. and Appenzeller, C. (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427: 332–336.

- Schiemenz, H. (1969): Die Zikadenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen (Homoptera: Auchenorrhyncha). Entomologische Abhandlung staatliches Museum für Tierkunde in Dresden, 36: 201–280.
- Schmidt, J. M., Barney, S. K., Williams, M. A., Bessin, R. T., Coolong, T. W. and Harwood, J. D. (2014). Predator-prey trophic relationships in response to organic management practices. *Mol. Ecol.*, 23, 3777–3789.
- Schmidt-Entling, M. H., and Siegenthaler, E. (2009): Herbivore release through cascading risk effects. *Biol Lett.*, 5 (6): 773–776.
- Schmitz, O. J., Grabowski, J. H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C. and Vonesh, J. R. (2008): From individuals to ecosystem function: Toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology*, 89 (9): 2436–2445.
- Schmitz, O. J. (2007): Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88, 2415–2426.
- Schmitz, O. J., Beckerman, A. P. & O'Brien, K. M. (1997): Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78, 1388–1399.
- Schmitz, O. J., Hawlena, D. & Trussell, G. C. (2010): Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecol. Lett.*, 13, 1199–1209.
- Schmitz, O. J., Krivan, V. & Ovadia, O. (2004): Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecol. Lett.*, 7, 153–163.
- Sebaugh, J. L. (2011): Guidelines for accurate EC50/IC50 estimation. *Pharm. Stat.*, 10, 128–134.
- Shachak, M. and Brand, S. (1983): The Relationship between Sit and Wait Foraging Strategy and Dispersal in the Desert Scorpion, *Oecologia*, 60, 371–377.
- Sint, D., Raso, L., Kaufmann, R. and Traugott, M. (2011): Optimizing methods for PCR-based analysis of predation. *Molecular Ecology Resources*, 11, 795–801.
- Sirot, E. and Pays, O. (2011): On the dynamics of predation risk perception for a vigilant forager. *J. Theor. Biol.*, 276, 1–7.
- Sitvarin, M. I. and Rypstra, A. L. (2014): The importance of intraguild predation in predicting emergent multiple predator effects. *Ecology*, 95, 2936–2945.
- Skelly, D. K. (1994): Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Anim Behav.*, 47 (2): 465–468.
- Slos, S., Meester, L. D. and Stoks, R. (2009): Behavioural activity levels and expression of stress proteins under predation risk in two damselfly species. *Ecol. Entomol.*, 34 (3): 297–303.
- Smith, R. B. and Mommse, T. P. (1984): Pollen feeding in an orb-weaving spider. *Science*, 226: 1330-1332.
- Snyder, W. E. (2012): Managing cucumber beetles in organic farming systems. Cornell University Cooperative Extension.

- Snyder, W. E. and Wise, D. H. (1999): Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. *Biol. Contr.*, 15, 283–292.
- Snyder, W. E. (1999): Intraguild predation and the biocontrol effectiveness of generalist predators, University of Kentucky.
- Sorensen, K. A. (1999): Cucumber beetles, Coleoptera: Chrysomelidae. Greenshare fact sheets. University of Rhode Island Landscape Horticulture Program. (12 Sep 2013)
- Stadler, B., Weisser, W. W. and Houston. A. I. (1994): Defense reactions in aphids—the influence of state and future reproductive success. *J. Anim. Ecol.*, 63 (2): 419–430.
- Stafford, C. A., Walker, G. P. and Creamer, R. (2009): Stylet penetration behavior resulting in inoculation of beet severe curly top virus by beet leafhopper, *Circulifer tenellus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 130 (2): 130–137.
- Straub, C. S., Simasek, N. P., Gapinski, M. R., Dohm, R., Aikens, E. O. and Muscella, S. (2013): Influence of nonhost plant diversity and natural enemies on the potato leafhopper, *Empoasca fabae*, and pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, in alfalfa. *J. Pest Sci.*, 86 (2): 235–244.
- Sunderland, K. D. and Samu, F. (2000): Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 1, 1-13.
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D. & Greenstone, M. H. (2002): Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Ann. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Szalkay J. (1979): *Pókok, skorpiók*. Móra Könyvkiadó, Budapest,
- Tholt, G., Samu, F. and Kiss, B. (2015): Penetration and feeding behaviour on host and non-host plants in a virus vector sap feeding insect: an Electrical Penetration Graph study. *Entomol. Exp. Appl.*, 155: 123–136.
- Toft, S. (1995): Value of the Aphid *Rhopalosiphum padi* as Food for Cereal Spiders. *Journal of Applied Ecology*, 32 (3): 552-560.
- Toft, S. and Wise, D. (1999): Behavioral and ecophysiological responses of a predator to single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia*, 119 (2): 198-207.
- Tóth, F., Kiss, J., Samu, F., Tóth, I. and Kozma, E. (1996): Description of important spider species (Araneae) of winter wheat in pitfall trap catches. (in Hungarian). *Növényvédelem* 32: 235-239.
- Tran, T. T., Janssens, L., Dinh, K. V., Op de Beeck, L. and Stoks, R. (2016): Evolution determines how global warming and pesticide exposure will shape predator-prey interactions with vector mosquitoes. *Evol. Appl.*, 9, 818–830.
- Vacke, J. (1961): Wheat dwarf virus disease. *Biol. Plant.*, 3 (3): 228–233.
- Van Hook, R. I. J. (1971): Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem. *Ecol. Monogr.*, 41: 1-26.

- Verdolin, J. L. (2006): Meta-Analysis of Foraging and Predation Risk Trade-Offs in Terrestrial Systems. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 60 (4): 457–464.
- Villagra, C. A., Ramirez, C. C. and Niemeyer, H. M. (2002): Antipredator responses of aphids to parasitoids change as a function of aphid physiological state. *Anim. Behav.*, 64: 677–683.
- Volterra, V. (1926): Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118: 558–560.
- Wadas, W. and Kosterna, E. (2007): Effect of perforated foil and polypropylene fibre covers on development of early potato cultivars. *Plant Soil Environ.*, 53, 136–141
- Wajnberg, E., Gonsard, P. A., Tabone, E., Curty, C., Lezcano, N. and Colazza, S. (2003): A comparative analysis of patch-leaving decision rules in a parasitoid family. *J. Anim. Ecol.*, 72 (4): 618–626.
- Walker, S. E. and Rypstra, A. L. (2003): Hungry spiders aren't afraid of the big bad wolf spider. *J. Arachnol.*, 31, 425–427.
- Webb, S. (2010): Insect management for cucurbits (Cucumber, Squash, Cantaloupe, and Watermelon). ENY-460. Entomology and Nematology Department, Florida Cooperative Extension Service, IFAS, University of Florida, Gainesville, FL.
- Welton, N. J., McNamara, J. M. and Houston, A. I. (2003): Assessing predation risk: optimal behaviour and rules of thumb. *Theor. Popul. Biol.*, 64 (4): 417–430.
- Williams, J. L. and Wise, D. H. (2003): Avoidance of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) by striped cucumber beetles (Coleoptera: Chrysomelidae): Laboratory and field studies. *Env. Entomol.*, 32, 633–640.
- Williams, J. L., Snyder, W. E. and Wise, D. H. (2001): Sex-based differences in antipredator behavior in the spotted cucumber beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Env. Entomol.*, 30, 327–332,
- Wisniewska, J. and Prokopy, R. J. (1997): Do spiders (Araneae) feed on rose leafhopper (*Edwardsiana rosae*; Auchenorrhyncha: Cicadellidae) pests of apple trees? *Eur. J. Entomol.*, 94 (2): 243–251.
- Wunderlich L. (2014): Molekuláris biológiai technikák. Typotex Kft., Budapest.
- Yeorgan, K. V. (1988): Ecology of bolas spider, *Mastophora hutchinsoni*: phenology, hunting tactics, and evidence for aggressive chemical mimics. *Oecologia*, 74: 524-530.
- Young, O. P. (1989): Predation by *Pisaurina mira* (Araneae, Pisauridae) on *Lygus lineolaris* (Heteroptera, Miridae) and other arthropods. *J. Arachnol.*, 17, 43–48.
- Zhang, F., Zhang, C., Dai, W., Zhang, Y. (2012): Morphology and histology of the digestive system of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron* 43: 725–738.

Zhang, T., Branch, A. and Shen, P. (2013): Octopamine-mediated circuit mechanism underlying controlled appetite for palatable food in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.*, 110 (38): 15431–15436.

Zhao, L., Dai, W., Zhang, C. and Zhang, Y. (2010): Morphological characterization of the mouthparts of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron.*, 41 (7): 754–759. Epub 2010/ 07/02.

Zhao, J. Z. (1984): Species, distribution and population fluctuations of predacious spiders in cotton fields in China (in Chinese with English summary). *Natural Enemies of Insects*, 6: 1, 1-12.

Zhao, J. Z. and Zhao, H. C. (1983): Artificial diet for *Erigonidium graminicolum* Sundevall (Araneida: Micryphantidae) (in Chinese with English summary). *Natural Enemies of Insects*, 5: 1, 27-28.

Zhou, K. J. and Xiang, J. B. (1987): Observations on the efficacy of spiders and ladybirds against aphids in the seedling stage of cotton in the cotton fields (in Chinese with English summary). *Natural Enemies of Insects*, 9: 1, 17-20.

Zilahl-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. and Brodeur, J. (2007): Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber under winter vs. summer conditions in a temperate climate. *Biol. Contr.*, 40, 160–167.

Zrubecz, P., Tóth, F. and Nagy, A. (2007): Is *Xysticus kochi* (Araneae: Thomisidae) an efficient indigenous biocontrol agent on *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae)? *BioControl*, 53: 4, 615-624.

Zrubecz P., Tóth F. és Nagy A. (2004): Pókfajok (*Xysticus kochi* Thorell; *Tibellus oblongus* Walckenaer) lárváinak hatékonyságvizsgálata virágtripszek (*Frankliniella* spp.) ellen hajtatott paprikában. *Növényvédelem* 40: 527-533.

## 9 A doktori értekezés tézisei

### 9.1 Magyar nyelvű tézispontok

1. Magyarországon elsőként mutattuk ki mezokozmosz vizsgálatokban, hogy pók jelenlétében a *Psammotettix alienus* kabócafaj táplálkozása csökken, a mozgási mintázatukban változás észlelhető, és a floémből történő tényleges tápanyagfelvétel is csökken, amit a mézharmat termelés pontosan jelez. Azt is kimutattuk továbbá, hogy azonos predációs kockázat esetén a kevesebb táplálékkeresési mozgással és táplálkozási aktivitással rendelkező egyedek nagyobb túlélési valószínűséggel rendelkeznek.

2. Hazánkban először végeztünk mikrokozmosz vizsgálatokat a *Psammotettix alienus* kabócafaj és a *Tibellus oblongus* pókfaj egyedeivel, és kimutattuk, hogy pókok jelenlétében a kabócák kevesebb penetrációt indítanak, és a nyálhüvelyek megfestésével igazoltuk, hogy kevesebbszer érik el a floémet.

3. Meghatároztuk a hőűrő képességét az amerikai uborkabogárnak (*Diabrotica undecimpunctata*), egy farkaspók fajnak (*Tigrosa helluo*), és egy csodáspók fajnak (*Pisaurina mira*). Elemeztük a tritrofikus rendszer hőmérséklet függését, a pókok hatását a bogarak mortalitására, aktivitására és a növényi kártételre nézve.

4. Magyarországon elsőként végeztünk pókgyomortartalom elemzést molekuláris módszerekkel. Az általunk kidolgozott módszerrel sikerült kimutatni a *Psammotettix alienus* kabóca DNS-ét a *Tibellus oblongus* pók szöveteiből még 240 óra (10 nap) elteltével is. A hígítási sorral és a non-target teszttel tovább pontosítottuk az eredményeinket.

## 9.2 Angol nyelvű tézispontok

1. For the first time in Hungary, we studied in mesocosm arenas that in the presence of a spider the feeding of the *Psammotettix alienus* leafhopper was decreased, movement patterns was altered, and actual nutrient uptake from the phloem was reduced, as the honeydew production indicated. We have also shown that under the same predation risk individuals have better chance to survive if they reduce their foraging movements and feeding activity.
2. For the first time in Hungary, microcosm studies were carried out with the leafhopper *Psammotettix alienus* and the spider *Tibellus oblongus*, and we showed that in the presence of spiders leafhoppers initiate fewer penetrations, and with staining the saliva sheaths we proved that they reach the phloem much less often.
3. We determined the critical thermal maxima parameter (CTM50) of the cucumber beetle (*Diabrotica undecimpunctata*), wolf spider (*Tigrosa helluo*), and nursery web spider (*Pisaurina mira*). We analyzed the temperature dependence of the tritrophic system, the effect of spiders on beetles' mortality, activity and plant damage.
4. In Hungary, we were the first to analyze spiders' gut content with molecular methods. With the method we developed, it was possible to detect the DNA of the *Psammotettix alienus* leafhopper from the tissues of *Tibellus oblongus* spider after 240 hours (10 days). The dilution series and the non-target test further refined our results.

## 10 Mellékletek

**1. melléklet:** A különböző változók hatása a statisztikai modellekben és tesztekben a kabócák táplálékkereső tevékenységére és táplálkozására.

(Model No.) Dependent variable (Observation <sup>a</sup> )	Predictors	df	Test statistics $F/\chi^2$	$\eta^2$ (95% CI)	<i>P</i>
<b>Q1<sup>d</sup>: Does spider presence affect leafhoppers' activity?</b>					
{1} Duration of moving events <sup>b</sup> (M)	Observation duration <sup>b</sup>	1,442	12.70	0.03 [0.01–0.07]	0.0004
	Time <sup>b</sup>	1,1339	27.34	0.02 [0.01–0.04]	<0.0001
	Sex	1,442	1.26	0 [0–0.02]	0.263
	Spider	1,442	16.33	0.04 [0.01–0.08]	<0.0001
	Spider × Sex	1,442	7.47	0.02 [0–0.05]	0.007
	Leafhopper number	1,441	0.08	-	0.784
	Spider × Time <sup>b</sup>	1,1338	0.06	-	0.808
{2} Duration of stationary events <sup>b</sup> (M)	Observation duration <sup>b</sup>	1,445	91.86	0.17 [0.11–0.23]	<0.0001
	Time <sup>b</sup>	1,1481	87.20	0.06 [0.04–0.08]	<0.0001
	Spider	1,445	31.69	0.07 [0.03–0.12]	<0.0001
	Leafhopper number	1,445	10.00	0.02 [0–0.06]	0.002
	Sex	1,444	0.16	-	0.692
	Spider × Sex	1,443	0.09	-	0.766
	Spider × Time <sup>b</sup>	1,1480	0.92	-	0.337
{3} Number of movements <sup>c</sup> (M)	Observation duration	1,128	245.59	0.66 [0.56–0.72]	<0.0001
	Spider	1,326	10.09	0.03 [0.004–0.07]	0.002
	Leafhopper number	1,326	5.14	0.02 [0–0.05]	0.024
	Sex	1,127	1.53	-	0.218
	Spider × Sex	1,126	2.16	-	0.145
{4} Moving % foraging period <sup>d</sup> (M)	Observation duration <sup>b</sup>	1,123	33.56	0.21 [0.10–0.33]	<0.0001
	Spider	1,321	1.31	-	0.254
	Leafhopper number	1,321	2.32	-	0.128
	Sex	1,122	2.71	-	0.103
	Spider × Sex	1,121	0.71	-	0.403
<b>Q2: Are nearby leafhoppers' activity affected by act of predation and consumption?</b>					
{5} Number of movements <sup>c</sup> (M)	Observation duration <sup>b</sup>	1,196	86.74	0.31 (0.20–0.40)	<0.0001
	Predation period	1,196	6.19	0.03 (0.001–0.09)	0.014
	Predation	1,195	0.06	-	0.815
	Sex	1,195	0.35	-	0.553
	Predation period × Predation	1,194	1.68	-	0.196
{6} Duration of moving events <sup>b</sup> (M)	Sex	1,127	13.14	0.09 (0.02–0.20)	0.0004
	Predation period	1,126	3.25	-	0.074
	Observation duration <sup>b</sup>	1,126	0.45	-	0.504
	Predation	1,126	0.02	-	0.902
	Predation period × Predation	1,124	0.01	-	0.941
<b>Q3: Is leafhopper feeding affected by spider presence?</b>					

(Model No.) Dependent variable (Observation <sup>a</sup> )	Predictors	df	Test statistics F/ $\chi^2$	$\eta^2$ (95% CI)	P
{7} Time to feed (F)	<b>Spider</b>	1	13.68	-	0.0002
	<b>Sex</b>	1	12.03	-	0.0005
	<b>Spider x Sex</b>	1	4.8	-	0.028
{8} Duration of feeding (F)	Spider	1	1.55	-	0.212
{9} Feeding status/ Spider (F)	-	1	27.18	-	<0.0001
{10} Feeding status/ Spider (M)	-	1	61.57	-	<0.0001
{11} Feeding status/ Prey (F)	-	1	6.43	-	0.011
{12} Feeding status/ Prey (M)	-	1	1.57	-	0.209
<b>Q4: Is leafhopper activity a predictor of becoming victim?</b>					
{13} Number of movements <sup>c</sup> (M)	<b>Observation duration<sup>b</sup></b>	1,138	51.31	0.27 [0.15–0.38]	<0.0001
	<b>Prey</b>	1,138	29.94	0.18 [0.08–0.29]	<0.0001
	Sex	1,137	0.27	-	0.601
	Sex x Prey	1,136	0.03	-	0.858
{14} Duration of moving events <sup>b</sup> (M)	<b>Observation duration<sup>b</sup></b>	1,68	8.27	0.11 [0.01–0.25]	0.005
	Sex	1,34	0.21	-	0.646
	Prey	1,34	0.34	-	0.561
	Sex x Prey	1,32	1.57	-	0.220
{15} Moving % foraging period <sup>b</sup> (M)	<b>Observation duration<sup>b</sup></b>	1,261	35.84	0.12 [0.06–0.20]	<0.0001
	<b>Status</b>	2,261	3.74	0.03 [0–0.07]	0.025
	Sex	1,260	3.25	-	0.073
	Sex x Status	2,258	0.49	-	0.613
	-	1	61.07	-	<0.0001
{16} Movement state/Prey (M)	-	1	61.07	-	<0.0001
<b>Q5: Is leafhopper activity correlated with spider activity?</b>					
{17} Number of movements <sup>c</sup> (M)	<b>Observation duration<sup>b</sup></b>	1,265	72.47	0.21 [0.13–0.30]	<0.0001
	<b>Leafhopper number</b>	1,265	27.55	0.09 [0.04–0.16]	<0.0001
	<b>Prey</b>	1,265	38.62	0.13 [0.06–0.20]	<0.0001
	<b>Spider activity</b>	1,265	3.91	0.01 [0–0.06]	0.049
	Spider weight	1,264	3.19	-	0.075
	Prey x Spider activity	1,264	0.13	-	0.715
{18} Duration of moving events <sup>b</sup> (M)	<b>Observation duration<sup>b</sup></b>	1,167	5.53	0.03 [0.001–0.10]	0.020
	<b>Spider activity</b>	1,167	7.32	0.04 [0.003–0.11]	0.008
	Leafhopper number	1,166	0.08	-	0.774
	Prey	1,50	1.40	-	0.242
	Spider weight	1,166	0.63	-	0.428
	Prey x Spider activity	1,49	2.23	-	0.142

A nem szignifikáns prediktorok tesztstatisztikáit és P-értékeit úgy kaptuk meg, hogy azokat egyenként a végső modellbe (vastag betűvel) felvettük. A tesztstatisztika F minden LME / LM modellnél {1–6}, {13–15}, {17–18} és  $\chi^2$  a CPH modellekhez {7–8}, Chi négyzet teszt {9–12} és az arányvizsgálat {16}.

<sup>a</sup> Observations: M = Movement activity observation, F = Feeding observation

<sup>b</sup> log-transzformált

<sup>c</sup> négyzetgyök-transzformált

<sup>d</sup> a számozott kérdések kapcsolódnak az Anyag és módszer fejezetben leírtakhoz