

A FOLYAMI SZITAKÖTŐK (ODONATA: GOMPHIDAE) LÁRVÁINAK KIREPÜLÉST MEGELŐZŐ VISELKEDÉSE A TISZA VÍZRENDSZERÉN EXUVIUMFELMÉRÉSEK ALAPJÁN

FARKAS ANNA¹ – JAKAB TIBOR² – DÉVAI GYÖRGY¹

¹Debreceni Egyetem, TEK, TTK, Hidrobiológiai Tanszék, 4032 Debrecen, Egyetem tér 1.

²Kossuth Lajos Gimnázium, 5350 Tiszafüred, Baross Gábor út 36.

EMERGENCE BEHAVIOUR OF RIVERINE DRAGONFLY (ODONATA: GOMPHIDAE) LARVAE ALONG THE TISZA RIVER SYSTEM BASED ON EXUVIAE SURVEYS

A. FARKAS^{1*} – T. JAKAB² – GY. DÉVAI¹

¹Department of Hydrobiology, Centre of Arts, Humanities and Sciences, Faculty of Science and Technology, University of Debrecen, Egyetem tér 1, H-4032 Debrecen, Hungary

²Kossuth Lajos Secondary Grammar-School, Baross Gábor út 36, H-5350 Tiszafüred, Hungary

*Corresponding author, e-mail: flavipes@gmail.com

KIVONAT: Dolgozatunkban a folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) lárváinak imágóvédelést megelőző viselkedését, nevezetesen a vízszegélytől történő eltávolodásukat, az aljzatválasztásukat és a kirepüléskori mortalitásukat tárgyaljuk. Vizsgálataink a Tisza és a Szamos eltérő adottságú szakaszainak partszegélyén végzett mennyiségi exuviumgyűjtéseken alapultak. A talált exuviumok esetében feljegyeztük a vízszegélytől mért távolságot és az imágóvédelési aljzat minőségét. Emellett a tiszafüredi folyószakaszon a kirepüléskori mortalitásra vonatkozó adatokat is rögzítettük. Eredményeink szerint a vizsgált fajok lárváinál a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság fajonként szignifikánsan különbözik. Bebizonyosodott, hogy a vizsgált folyami szitakötőfajok közül a legkorábban kirepülő *G. vulgatissimus* lárvái távolodnak el leginkább a víz szegélyétől. Adataink alapján a folyami szitakötők lárvái által a kirepülés helyéig megtett út hossza a vízállással pozitív, a víz hőmérséklettel pedig negatív korrelációt mutat. Egy adott folyószakaszon a lárvák által választott aljzatok aránya a különböző fajok esetében hasonlóan alakult, míg ugyanannál a fajnál a vizsgált folyószakaszok között nagyobb mértékben különbözött. Az imágóvédelési aljzatválasztás így elsősorban a szubsztrátumok gyakoriságától, illetve a megtett távolságtól függött. A Tiszafüreden tömeges előfordulású *G. flavipes* esetében a madarak általi predáció jelentős mortalitást eredményezett, míg a kis számban kirepülő *G. vulgatissimus* egyedeinél a halálozás csekély mértékű volt.

Kulcsszavak: vízszegélytől megtett távolság, imágóvédelési aljzatválasztás, kirepüléskori mortalitás, Tisza, Szamos

ABSTRACT: In this paper emergence behaviour of riverine dragonfly (Odonata: Gomphidae) larvae, i.e. emergence distance, selection of emergence support and mortality during emergence are discussed. The study was based on the systematic collections of exuviae at reaches of the rivers Tisza and Szamos with different characteristics. Notes were made about the chosen emergence structure and the distance from the water line. In addition, mortality events were also recorded at the river reach at Tiszafüred characterized by the highest abundance of gomphids. Based on our results the larvae of the studied species differ significantly in their distance travelled from the water line to the emergence site. It was confirmed, that among the studied gomphid species the larvae of the earliest emerging *G. vulgatissimus* move away the farthest from the water line. According to our data, the distance crawled by the larvae to the emergence site correlates positively with the water level and negatively with the water temperature. At a given river reach the ratios of supports chosen by the larvae were similar in the different species, while in the same species it varied in higher degree between the studied river reaches. Thus, support-selection for emergence was primarily dependent on the frequency of structures and the distance crawled from the water line. At Tiszafüred bird predation on the abundant *G. flavipes* caused significant mortality. In contrast, in the case of *G. vulgatissimus*, emerging in small numbers, mortality was found to be negligible.

Key words: selection of emergence support, emergence distance, mortality, Tisza and Szamos rivers

Bevezetés

A szitakötők imágóvédelésük során szinte teljesen védtelenek, mind a különféle ragadozókkal, mind a kedvezőtlen fizikai tényezőkkel, mind pedig a partra kímászó társaikkal szemben, így a megfelelő hely és idő megválasztása túlélésük szempontjából alapvető fontosságú. A lárvák kedvezőtlen feltételek (pl.: alacsony léghőmérséklet, borult idő, eső) esetén akár napokkal is elhalaszthatják a kirepülést (CORBET 1957; BENNETT és MILL 1993; JAKOB és SUHLING 1999), viszont miután a lárvabőr már felrepedt, mindaddig, míg első röptükre készen nem állnak, sokan esnek predátorok áldozatául, vagy pusztulnak el tökéletlen vedlés következtében. A kirepüléskori mortalitás így rendszerint igen magas, akár 27,9%-os is lehet (GRIBBIN és THOMPSON 1990). Ennek ellenére viszonylag kevés közlemény tárgyalja részletesebben a szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedését (pl.: milyen aljzatot választanak, a partra mászva mekkora távolságot tesznek meg, mikor, milyen pozícióban történik az imágóvédelem) (TROTIER 1973; MATHAVAN és PANDIAN 1977; GEISSEN 2000; JAKAB 2006; MARTIN 2010), ellenben jóval több taglalja kirepüléskori halálozásukat és annak okozóit (CORBET 1957; BENKE és BENKE 1975; MATHAVAN és PANDIAN 1977; WISSINGER 1988; GRIBBIN és THOMPSON 1990; BENNETT és MILL 1993; JAKOB és SUHLING 1999; PURSE és THOMPSON 2003). A meglévő publikációk alapján nehéz általános következtetéseket levonni, hiszen olykor még ugyanazon faj esetében is nagyon különböző eredményekről olvashatunk az aljzatválasztást, a vízszegélytől történő eltávolodást vagy a kirepüléskori mortalitást illetően (CORBET 1983; GRIBBIN és THOMPSON 1991).

Munkánk során a hazai folyami szitakötők [*Gomphus flavipes flavipes* (CHARPENTIER, 1825), *Gomphus vulgatissimus vulgatissimus* (LINNAEUS, 1758), *Onychogomphus forcipatus forcipatus* (LINNAEUS, 1758), *Ophiogomphus cecilia*

cecilia (FOURCROY, 1785)] lárváinál a kirepülést megelőző viselkedés alaposabb tanulmányozását tűztük ki célul, s a következő kérdésekre kerestünk választ: (1) mitől függ, hogy a lárvák a kirepülés helyéig mekkora távolságot tesznek meg, s ezt a távolságot a faji hovatartozás, a vízállás és a vízhőmérséklet befolyásolja-e; (2) létezik-e fajspecifikus kötődés valamelyik imágóvédelési aljzathoz; (3) milyen mértékű mortalitással lehet számolni egy nagyobb egyedszámmal jellemezhető folyószakaszon, s ezért mely tényezők tehetők felelőssé?

Anyag és módszer

Vizsgálataink az exuviumok rendszeres, mennyiségi gyűjtésén alapultak a Tisza vízrendszerének négy, hidrológiai és hidromorfológiai szempontból különböző szakaszán: a Felső-Tisza jándi (687–689 fkm, jobb part) és vásárosnaményi (684–685 fkm, bal part), a kiskörei mederduzzasztott Tisza Tiszacsege és Tiszafüred közötti (a továbbiakban röviden tiszafüredi) (432,9–450 fkm, bal part), valamint a Szamos olcsvai szakaszán (3–4 fkm, bal part) (1. ábra).



1. ábra. A Tisza vízrendszerének ÉK-magyarországi szakasza a vizgált folyószakaszokkal: a Tisza Jándnál, Vásárosnaménynél (Felső-Tisza), Tiszafüred és Tiszacsege között (kiskörei mederduzzasztott Tisza-szakasz), a Szamos Olcsvánál.

A felső-tiszai, illetve a szamosi folyószakaszokon 2008-ban gyűjtöttük a bőroket, 3-3, egyenként 20 méter hosszú partszakaszon. A kijelölt szakaszokat a kirepülési időszak kezdetétől két hónapig napi rendszerességgel, a kirepülés végéhez közeledve hetente kétszer kerestük fel. A mederduzzasztott tiszafüredi szakaszon 2009-ben került sor az exuviumok összegyűjtésére, összesen 6, egyenként ugyancsak 20 méter hosszú partszakaszon, hetente kétszer.

A 20 méteres partszakaszok kijelölésekor fontos szempont volt, hogy mind partalakulat, mind vegetáció szempontjából eltérő habitusúak legyenek. A gyűjtések során a mintavételi helyeken a talajt és a növényzetet kétszer alaposan átvizsgálva kerestük a bőrkötet. Valamennyi érintetlenül talált exuvium esetében feljegyeztük a imágóvédelmi aljzatot és a vízszegélytől az aljzatig megtett vízszintes és függőleges távolság becsült (jándi, vásárosnaményi és olcsvai szakaszok) vagy mért (tiszafüredi folyószakasz) értékeit. A tiszafüredi Tisza-szakaszon 2009-ben a kirepüléskori mortalitás vizsgálatára is sor került. Ez egyrészt a madárpredátorok által hátrahagyott szárnyak számlálásán alapult, melyek rendszerint teljesen sértetlenül találhatók meg az exuviumok közelében (HARTUNG 2001), másrészt az egyéb okokból a kirepülés különböző fázisaiban elpusztulva talált egyedek feljegyzése révén történt.

A vizsgált folyószakaszokra vonatkozó vízállás- és vízhőmérséklet-adatokat a www.vizadat.hu online Vízügyi Adatbankból nyertük. Jándi, tiszafüredi és olcsvai mérések hiányában a legközelebbi tiszabecsi (744,3 fkm), tiszakeszi (466,8 fkm) és csengeri (49,4 fkm) mérőállomások adataival dolgoztunk. A statisztikai elemzésekhez PAST szoftvert (HAMMER et al. 2001) használtunk. Az imágóvédelmi aljzatválasztás elemzéséhez az adatokat PRIMER (CLARKE és GORLEY 2006) programmal normalizáltuk. A vízszegélytől történő eltávolodás statisztikai elemzéséhez a vízszegélytől mért teljes távolságra vonatkozó adatokat használtuk. Az egyes fajok lárvái által megtett út hosszát Kruskal–Wallis teszttel hasonlítottuk össze, a páronkénti összehasonlításra Mann–Whitney tesztet használtunk. A vízállás és a vízhőmérséklet hatását a megtett távolságra azoknál a szakaszoknál vizsgáltuk, amelyeknél napi exuviumgyűjtési adatok álltak rendelkezésre. Az összefüggést Spearman rangkorrelációval elemeztük. Spearman rangkorrelációt alkalmaztunk a vízállás és a vízhőmérséklet, valamint a *G. flavipes* kirepült és a madarak áldozatául esett egyedeinek száma közötti kapcsolat megállapításához is. A vizsgált fajok lárvái által a kirepüléshez választott aljzatokat Mann–Whitney teszttel hasonlítottuk össze. Az aljzatválasztás folyószakaszok közötti különbségét, illetve hasonlóságát főkomponens-analízissel vizsgáltuk.

Eredmények

Vízszegélytől megtett távolság

A talált exuviumokra vonatkozó távolságadatokat alapján az egyes fajok lárvái a vízszegélytől a kirepülés helyéig markánsan különböző távolságot tettek meg (1. táblázat). Valamennyi vizsgált folyószakaszon a víztől legmesszebb – mind vízszintesen, mind függőlegesen, mind pedig a teljes távolság tekintetében – a *G. vulgarissimus* lárvái másztak el. Ezt követte az *O. cecilia*, majd a *G. flavipes*, a legkisebb távolságot pedig az *O. forcipatus* lárvái tették meg. Utóbbi faj viszont egyedül a jándi folyószakaszon alkot stabil populációt, ám adataink ott is meglehetősen kevés exuviumon (19) alapszanak, így az erre vonatkozó állítás kevésbé megbízható.

A vízszegélytől mért teljes távolságra vonatkozó adatok alapján mind a négy folyószakaszon szignifikáns eltérés adódott a fajok között (Kruskal–Wallis teszt, Jándi: $df = 3$, Vásárosnamény: $df = 2$, Tiszafüred: $df = 1$, Olcsva: $df = 2$; $p < 0,0001$). A páronkénti összehasonlítások a vásárosnaményi, tiszafüredi és olcsvai szakaszok esetében egyaránt szignifikánsnak bizonyultak (Mann–Whitney teszt, $p < 0,0001$). A jándi szakaszon statisztikailag csak a *G. vulgarissimus* lárvái különböztek a megtett távolság tekintetében ($p < 0,0001$), viszont ebben az esetben kisebb mintaszámokkal is dolgoztunk.

1. táblázat. A folyami szitakötők lárvái által a vízszegélytől az imágóvédelési aljzatig megtett távolságok a vizsgált folyószakaszokon, a kirepülés kezdetének sorrendjében, az átlagértékek esetében a szórás feltüntetésével (N: exuviumszám).

Folyószakasz	Vízszegélytől megtett távolság (cm)							
	Faj	Vízszintes		Függőleges		Teljes távolság		N
		Átlag	Max.	Átlag	Max.	Átlag	Max.	
Jánd (Tisza)	<i>G. vulgatissimus</i>	209 ± 117	500	19 ± 26	120	228 ± 117	502	53
	<i>O. cecilia</i>	60 ± 97	400	9 ± 19	100	69 ± 100	401	29
	<i>O. forcipatus</i>	26 ± 36	100	9 ± 11	35	35 ± 36	115	19
	<i>G. flavipes</i>	32 ± 41	120	9 ± 10	35	41 ± 39	130	29
Vásárosnamény (Tisza)	<i>G. vulgatissimus</i>	251 ± 177	700	16 ± 26	140	267 ± 180	840	66
	<i>O. cecilia</i>	75 ± 82	350	8 ± 15	100	83 ± 81	365	99
	<i>G. flavipes</i>	24 ± 32	200	4 ± 8	20	28 ± 32	203	97
Tiszafüred (Tisza)	<i>G. vulgatissimus</i>	139 ± 129	530	23 ± 33	130	162 ± 118	545	95
	<i>G. flavipes</i>	62 ± 80	490	11 ± 21	190	73 ± 76	490	1865
Olcsva (Szamos)	<i>G. vulgatissimus</i>	252 ± 159	800	9 ± 16	80	261 ± 163	820	81
	<i>O. cecilia</i>	84 ± 83	400	8 ± 11	60	92 ± 83	415	91
	<i>G. flavipes</i>	14 ± 19	100	2 ± 5	30	16 ± 19	100	117

A fajoként összesített távolságadatok alapján ugyancsak elmondható, hogy az egyes fajok lárváinál szignifikáns különbség volt a vízszegélytől történő eltávolodás mértékében (Kruskal–Wallis teszt, $df = 3$, $p < 0,0001$; páronkénti összehasonlítás: Mann–Whitney teszt, $p < 0,0001$ és $< 0,05$ között). Ezzel együtt viszont az is megállapítható, hogy ugyanannak a fajnak a lárvái esetében is nagy a variáció a vizsgált szakaszokon megtett távolságokban (lásd az 1. táblázat szórásértékeit). Emellett pedig az egyes folyószakaszok között is nem egy példa van statisztikailag szignifikáns különbségre (2. táblázat).

A vízállás és a lárvák által megtett út hossza között az egyes folyószakaszok esetében pozitív korrelációt kaptunk (3. táblázat). A korrelációs koefficiensek ugyan viszonylag gyenge kapcsolatra utalnak, viszont Jándnál és Vásárosnaménynél szignifikánsnak és Olcsvánál is közel szignifikánsnak bizonyultak. Az összesített adatok alapján az összefüggés ugyancsak szignifikánsan pozitív volt. Szemben a vízállással, a víz hőmérséklet szignifikánsan negatívan korrelált a megtett távolsággal. Ha viszont a fajokat külön-külön vizsgáltuk, akkor sem a vízállás, sem pedig a víz hőmérséklet esetében nem volt egyértelmű összefüggés kimutatható, bár ez esetben több tényező is erősen torzíthatja az eredményeket (pl. később megtalált exuviumok; a kirepülési időszak elején és végén kisszámú, nemegyszer csak egy-egy exuviumra vonatkozó távolságadatok; fajok belüli kisebb mértékű különbségek). Tanulmányoztuk a két feltételezett befolyásoló tényező közötti kapcsolatot is. A rangkorreláció eredményei szerint a vízállás és a víz hőmérséklet szorosan és szignifikánsan negatívan korrelált a folyami szitakötők kirepülési időszakában.

2. táblázat. A vizsgált folyószakaszok közötti szignifikáns különbségek a folyami szitakötők lárvái által megtett távolságban a Mann–Whitney teszt eredményei alapján (a szignifikancia szinteket csillagokkal jelöltük, ahol: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; **** = $p < 0,0001$).

Faj		Folyószakasz		
		Vásárosnamény	Tiszafüred	Olcsva
<i>G. vulgatissimus</i>	Jánd	—	***	—
	Vásárosnamény		****	—
	Tiszafüred			****
<i>O. cecilia</i>	Jánd	*		**
	Vásárosnamény			—
<i>G. flavipes</i>	Jánd	—	*	***
	Vásárosnamény		****	*
	Tiszafüred			****

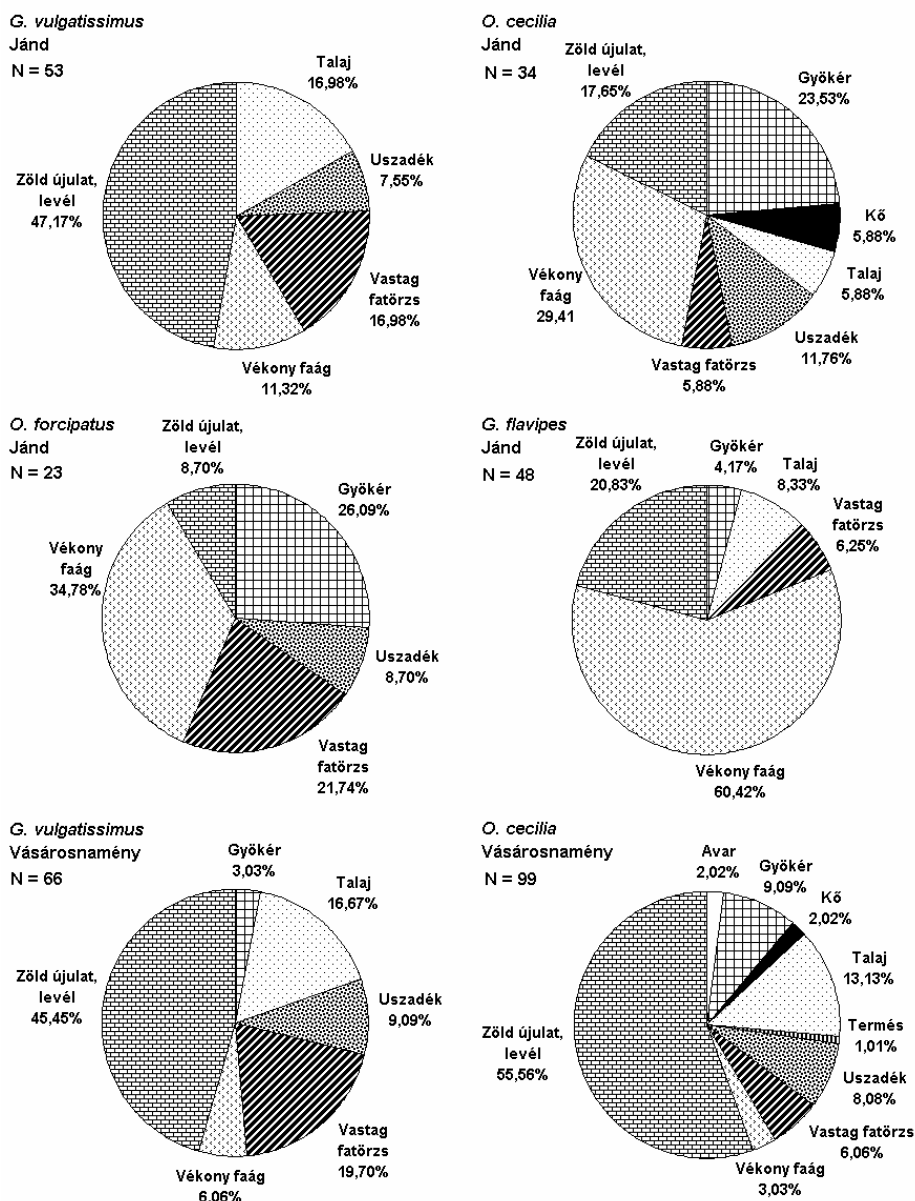
3. táblázat. A Spearman rangkorreláció eredményei a vizsgált folyószakaszokon: (1) a folyami szitakötők lárvái által megtett távolság és a vízállás; (2) a megtett távolság és a víz hőmérséklet; (3) a vízállás és a víz hőmérséklet közötti összefüggés (rs: korrelációs koefficiens, p: valószínűségi szint, n: mintaszám).

Folyószakasz	(1) távolság vs. vízállás	(2) távolság vs. víz hőmérséklet	(3) vízállás vs. víz hőmérséklet
Jánd (Tisza)	rs = 0,30 p < 0,05 n = 59	rs = - 0,37 p < 0,005 n = 59	rs = -0,63 p < 0,0001 n = 66
Vásárosnamény (Tisza)	rs = 0,35 p < 0,005 n = 63	rs = -0,70 p < 0,0001 n = 63	rs = -0,61 p < 0,0001 n = 72
Olcsva (Szamos)	rs = 0,22 p = 0,067 n = 67	rs = -0,61 p < 0,0001 n = 67	rs = -0,70 p < 0,0001 n = 78
Összes adat	rs = 0,27 p < 0,0005 n = 189	rs = -0,60 p < 0,0001 n = 189	

Imágóvédelmi aljzatválasztás

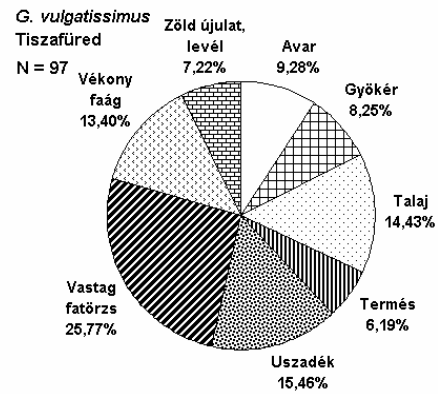
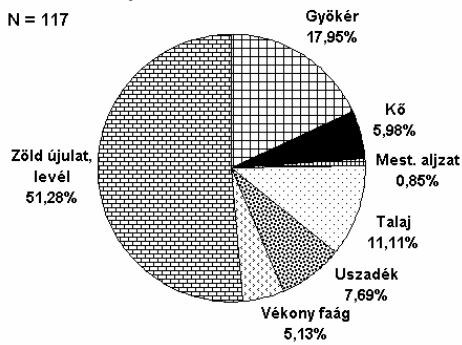
Adataink szerint az egyes fajok lárvái – nem számítva az igen ritka szubsztrátumokat – egyik típusú aljzatot sem választottak szignifikánsan nagyobb arányban (Mann–Whitney teszt, $p > 0,05$). Ugyanannál a fajnál a választott szubsztrátumok aránya a vizsgált folyószakaszok között – eltérő vegetációjukkal összhangban – számottevően különbözött. Egy adott folyószakasz azonos aljzatválasztéka mellett viszont a különböző fajoknál a választott szubsztrátumok

aránya sokszor hasonlóan alakult (2. ábra). Ezt erősíti meg a főkomponens-analízis eredménye is, mely szerint az aljzatválasztás szempontjából fajok szerinti elkülönülés nem jelentkezik, hanem inkább a folyószakaszok között mutatkozik különbség (3. ábra).

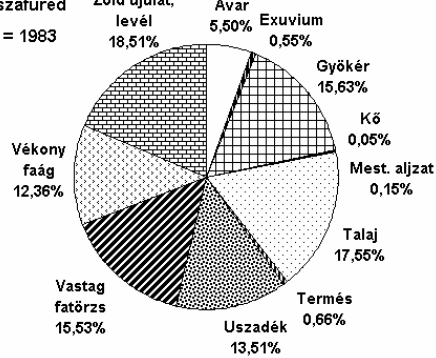


2. ábra. A folyami szitakötők lárváinak imágóvédelési aljzatválasztása a vizsgált folyószakaszokon, a kirepülés kezdetének sorrendjében.

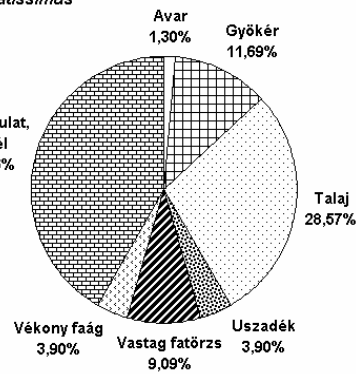
G. flavipes
Vásárosnamény
N = 117



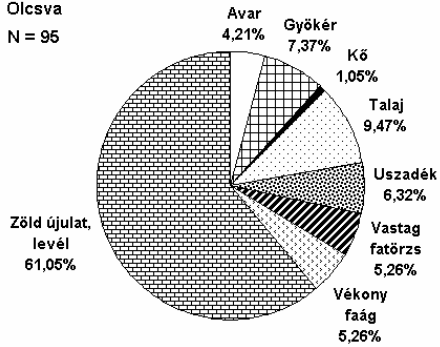
G. flavipes
Tiszafüred
N = 1983



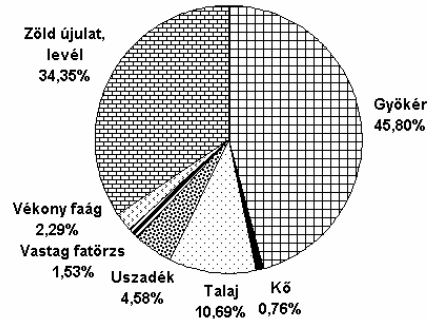
G. vulgarissimus
Olcsva
N = 77



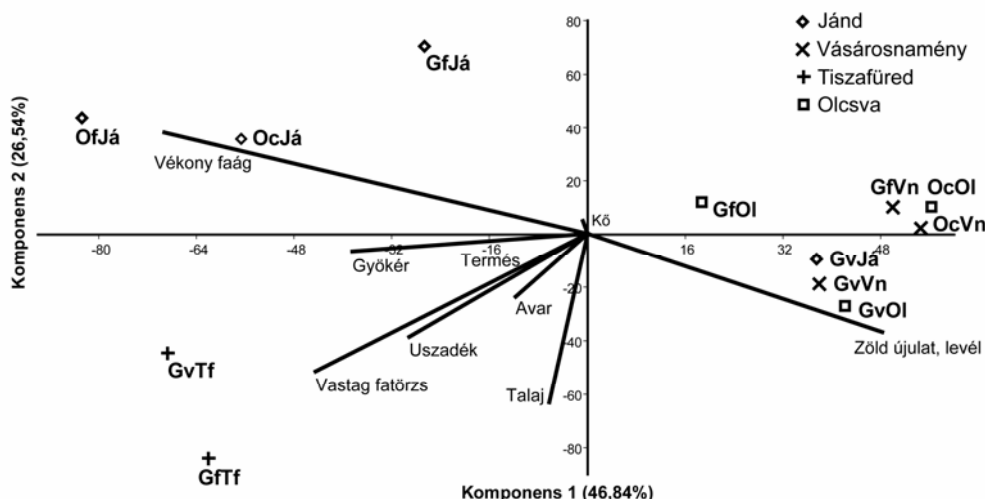
O. cecilia
Olcsva
N = 95



G. flavipes
Olcsva
N = 131



2. ábra. (folytatás).



3. ábra. A folyami szitakötők lárváinak a vizsgált folyószakaszokon tapasztalt imágóvédelési aljzatválasztása alapján végzett főkomponens-analízis eredményeként kapott ordináció (Gf: *G. flavipes*, Gv: *G. vulgatissimus*, Of: *O. forcipatus*, Oc: *O. cecilia*; Já: Jánd, Vn: Vásárosnamény, Tf: Tiszafüred, Ol: Olcsva).

Kirepüléskori mortalitás

A tiszafüredi folyószakaszra vonatkozó adataink szerint a *G. vulgatissimus* populációjának mindössze 3,28%-a, míg a jóval tömegesebb *G. flavipes* kirepülő egyedeinek 11,24%-a pusztult el (4. táblázat). A *G. vulgatissimus* esetében tapasztalt csekély mértékű halálozás okozója elsősorban a lárvák tökéletlen vedlése volt. Ezzel szemben a *G. flavipes* egyedeinek tetemes hányadát ragadozók, ezen belül is főként madarak zsákmányolták. A *G. flavipes* esetében a madaraknak tulajdonítható mortalitás sűrűségfüggőnek bizonyult, szoros korrelációt kaptunk a kirepült, illetve az áldozatul esett szitakötők száma között (Spearman rangkorreláció, $r_s = 0,87$, $p < 0,0001$, $n = 22$).

4. táblázat. A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepüléskori mortalitása a Tisza tiszafüredi szakaszán 2009-ben, illetve SUHLING és MÜLLER (1996) nyomán az Oderán 1989 és 1994 között (N: összes kirepült egyed száma).

		Mortalitás (%)						
Faj		Predáció			Tökéletlen vedlés	Szárnyak tökéletlen kibontása	Teljes mortalitás	N
		Madár	Egyéb	Összes				
Tiszafüred	<i>G. vulgatissimus</i>	0,82	0	0,82	2,46	0	3,28	122
	<i>G. flavipes</i>	10,67	0,28	10,96	0,22	0,06	11,24	3177
SUHLING & MÜLLER (1996)	<i>G. vulgatissimus</i>	4,3–22,8				< 1	–	1925
	<i>G. flavipes</i>	3,4–12,5				< 1	–	3393

Diszkusszió

Eredményeink alapján a vizsgált tiszai és szamosi folyószakaszok folyami szitakötőinek lárváinál szignifikáns különbség adódott a vízszegélytől történő eltávolodás mértékében. Ez a különбözőség utalhat faji jellegzetességre, ugyanakkor egyéb magyarázatok is számításba jöhetnek.

Így például CORBET (1983) szerint a szinkronizáltan kirepülő tavaszi fajok esetében a nagy távolság megtétele az egyedek szétszóródását, ezáltal pedig az imágóvédelmi szubsztrátumért folyó versengést és az ebből adódó mortalitást hivatott csökkenteni. Ez az egyik lehetséges magyarázat a tavaszi fajként kirepülő *G. vulgatissimus* lárváinál tapasztalt nagymértékű eltávolodásra. Esetünkben azonban a túlszűföldés látszólag egyetlen egyed pusztulását sem eredményezte, feltehetőleg az alacsony egyedsűrűségek miatt. Kizárólag a nyári fajként kirepülő *G. flavipes* esetében tapasztaltunk az imágóvédelmi aljzatért folyó versengésre utaló jeleket (aljzatnak választott exuviumokat, 2. ábra), mégpedig a tiszafüredi szakaszon, ahol az egyedszám a sokszorosa volt a többi folyószakasznak (4–8-szoros különbség). Viszont itt is csupán a lárvák 0,55%-a kapaszkodott fajtársa üresen hagyott exuviumára, s repült ki azon.

A forrásmunkák (TROTIER 1973; DÉVAI 1978; BENNETT és MILL 1993; SUHLING és MÜLLER 1996; DÉVAI et al. 2010; MARTIN 2010) szerint számos egyéb tényező is befolyásolhatja az eltávolodás mértékét. Mi a vízállás és a víz hőmérséklet hatását tanulmányoztuk, melyek közül előbbi pozitívan, utóbbi pedig negatívan korrelált a megtett távolsággal. Figyelembe véve a fajok fenológiáját, a vízállás és a megtett út hossza közötti összefüggés alapján valószínűsíthető, hogy a *G. vulgatissimus* esetében a nagy távolság a kirepülésekor gyakori áradások általi elsodródástól hivatott megóvni az egyedeket. Ugyanis e faj kezdte elsőként a kirepülést mind a négy folyószakaszon (április vége és május első harmada között). Ezzel szemben az *O. cecilia*, az *O. forcipatus* és a *G. flavipes* egyedeinél valószínűleg már nincs szükség ekkora távolság megtételére, mivel kirepülésük később kezdődik (május vége és június első harmada között), amikor az áradások már kevésbé jellemzőek. A legkisebb távolságot (eltekintve az *O. forcipatus* csekély mintaszámon alapuló kisebb értékétől) a legkésőbb kirepülő, s így az áradásoknak legkevésbé kitett *G. flavipes* egyedei teszik meg. Összhangban az előbbi elgondolással, az *O. cecilia* és a *G. flavipes* lárvái előszeretettel választottak a kirepüléshez vízben álló, vagy a víz fölé nyúló növényi részeket, a *G. vulgatissimus* egyedei viszont szinte minden esetben a partra másztak, s ott kerestek megfelelő aljzatot az imágóvédelméhez. Az *O. cecilia* lárváinak 16%-a, a *G. flavipes* lárváinak pedig 35%-a vedlett imágóvá a víztükör fölött vagy a vízszegély vonalában, míg a *G. vulgatissimus* esetében ez az érték csupán 5% volt.

SUHLING és MÜLLER (1996) szerint a kirepüléshez készülődő folyami szitakötők lárvái nagyobb utat tesznek meg, ha a víz hidegebb. Hasonló összefüggés adódott esetünkben is. A víz hőmérséklet hatását vizsgálva viszont fontos szem előtt tartani, hogy ez szoros negatív összefüggést mutatott a vízállással. Szerepét így nehéz megállapítani, elképzelhető, hogy közvetlenül nem befolyásolja a lárvák által megtett távolságot, csupán az áradások ideje esik egybe a hidegebb vízű periódussal.

Saját adatainknak a forrásmunkákkal történő összevetése (SUHLING és MÜLLER 1996; GEISSEN 2000) szintén megkérdőjelezi azt az elképzelést, miszerint a vízszegélytől megtett távolság fajspecifikus lenne. Az Oderán ugyanezeknek a fajoknak a lárvái az általunk regisztráltaktól számottevően különböző, egymáshoz viszont nagyon hasonló utat tettek meg (*G. vulgatissimus*: 87 cm, *O. cecilia*: 100 cm,

G. flavipes: 109 cm; SUHLING és MÜLLER 1996). A Közép-Raján GEISSEN (2000) szerint a folyami szitakötők lárvái (köztük az esetünkben 8 méternél is nagyobb utat megtevő *G. vulgatissimus* és az alig eltávolodó *G. flavipes* lárvái) a vízszegélytől 2,5 méternél távolabb sosem másztak el.

A négy faj között a vízszegélytől megtett távolságban tehát jól érzékelhető különbséget tapasztaltunk, ami azt sugallja, hogy ez a távolság fajspecifikus. A vízállás és a megtett távolság közötti kapcsolat, illetve az irodalmi adatokkal történő összevetés viszont egyaránt azt erősíti meg, hogy az élőhelyi adottságoknak nagyobb hatása lehet a megtett távolságra, mint a faji hovatartozásnak. Ha figyelembe vesszük a Tisza és a Szamos szeszélyes vízjárási viszonyait, valószínűsíthető, hogy a vizsgált szakaszokon a vízállásviszonyokhoz való alkalmazkodásnak van fontos szerepe, hiszen áradásos időszakban a megtett út alapvető fontosságú a sikeres kirepülés szempontjából. Nem véletlen, hogy mindegyik vizsgálati helyszínünkön a tavaszi áradások idején kirepülő *G. vulgatissimus* esetében észleltük a legnagyobb megtett utat, s a kisvízes időszakban kirepülő *G. flavipes* esetében pedig három helyszínen a legkisebbet.

Az előbbieken tárgyaltak mellett azonban több egyéb tényező (lárvasűrűség, predáció, partalakulat, vegetáció, időjárás, napsütötte helyek keresése, lárvális és imaginális kitenburkok szétválása) is befolyásolhatja az eltávolodás mértékét (TROTIER 1973; DÉVAI 1978; BENNETT és MILL 1993; SUHLING és MÜLLER 1996; MARTIN 2010), hozzájárulva a fajok közötti, illetve az egy-egy faj esetében mutakozó különbségekhez. Rendkívül sokrétűen szabályozott lehet tehát az a távolság, amit a lárvák az imágóvédelés helyéig végül megtesznek, az egyes tényezők eltérő súllyal szerepelhetnek, a ténylegesen ható tényező pedig fajoként is különbözhet. Ebből adódóan mindenképp további és alapos vizsgálatok szükségesek ahhoz, hogy a befolyásoló tényezőket, illetve azok ok-okozati kapcsolatát feltárjuk és tisztázzuk.

Az imágóvédelési aljzatválasztást illetően a főkomponens-analízis eredménye leginkább a folyószakaszok, s nem a fajok között mutat különbséget. A vásárosnaményi és az olcsvai szakaszok esetében ugyan elkülönülés nem figyelhető meg, ez mindkét szakasz hasonló vegetációjával, s így a lehetséges aljzatok hasonló arányával magyarázható. A folyószakaszok szerinti csoporteloszlás tekintetében a *G. vulgatissimus* Jándnál tapasztalt aljzatválasztása jelent még kivételt, ami annak tudható be, hogy a másik három faj esetében gyakran választott fiatal fák a vízszegélyhez közel helyezkedtek el, távolabb viszont, ahol a *G. vulgatissimus* lárvái vedlettek imágóvá, a lágyszárúak és cserjék zöld újulata volt elsősorban jellemző.

Az imágóvédelési szubsztrátumválasztás tekintetében adataink tehát az egyes fajok valamilyen aljzattípushoz történő szorosabb kötődésének a hiányára utalnak. Tapasztalataink szerint a kirepülés gyakorlatilag bármilyen aljzaton megtörténhet, az aljzattípusok egy-egy faj esetében tapasztalt eltérő aránya pedig jól magyarázható azokkal a különbségekkel, amelyek az adott faj lárvái által rendszerint megtett távolságon belül a folyószakaszok és a partszakaszok között a lehetséges szubsztrátumok gyakoriságában mutakoznak. Ugyanazon a folyószakaszon pedig a fajok közötti különbségekért elsősorban az egyes fajok lárvái által megtett távolságban lévő aljzattípusok között mutakozó eltérések felelősek. Az imágóvédelési aljzatválasztás tehát elsősorban az aljzatok gyakoriságával mutat összefüggést, azon a távolságon belül, amit a lárvák a vízszegélytől megtesznek. Így eredményeink szerint a kirepülés szempontjából nem az aljzat milyensége látszik meghatározónak, hanem inkább annak megfelelő távolsága a vízszegélytől.

GEISSEN (2000) adataiból kiindulva ugyancsak a szubsztrátumhoz történő fajspecifikus kötődés hiánya nyer megerősítést. A Közép-Raján végzett vizsgálatai szerint ugyanis ugyanezeknek a fajoknak az exuviumai elsősorban kavicsokon és kötőrmeléken voltak megtalálhatók, viszont faágat vagy fatörzset például egyetlen egyed sem választott imágóvédelési aljzatként. Az összevetést nehezíti, hogy GEISSEN nem tett különbséget a fajok között, és a választható aljzatok arányáról sem számolt be. A mi folyószakaszaink partmenti sávja nem köves-kavicsos, hanem homokos, az összevetés azonban annyit mindenképpen elárul, hogy a kirepülés az adott élőhely sajátosságaihoz igazodva, egymástól nagyon különböző típusú aljzatokon történhet.

CORBET (1999) szerint a kirepüléskori mortalitási esetek három fő csoportba sorolhatók: tökéletlen vedlés, a szárnyak tökéletlen kibontása, predáció, melyek három fő tényezőcsoportra vezethetők vissza: (1) fizikai tényezők (pl. alacsony léghőmérséklet, szél, erős esőzés, áradások és motorcsónakok keltette hullámozás miatti elsodródás), (2) ragadozók, (3) az imágóvédelési szubsztrátumért folyó versengés következtében fellépő túlszűföldés. Mindezek közvetlenül és közvetve is jelentkezhetnek. A halálozási okok közül a kedvezőtlen fizikai tényezőkkel, illetve a túlszűföldéssel főként az éjjel és szinkronizáltan kirepülő fajok esetében kell számolni (CORBET 1999), míg a nappal imágóvá váló folyami szitakötőknél a kirepüléskori mortalitás elsősorban ragadozóknak, ezen belül is a madaraknak tudható be (SUHLING és MÜLLER 1996). Ugyanakkor az adott élőhely sajátosságaitól, illetve az adott faj imágóvédelési szokásaitól függően kevésbé szokványos ragadozók is zsákmányolhatnak szitakötőket, s akár tekintélyes mértékű mortalitásért is felelősek lehetnek (JOHNSON 1963; SUHLING és MÜLLER 1996; JAKOB és SUHLING 1999). Így például a gyakran vízben álló köveken vedlő *Onychogomphus uncatus* esetében a predátorok között hangyák, laposférgesek, halak és érett szitakötők szerepeltek, madarak viszont nem (JAKOB és SUHLING 1999). A folyami szitakötők teljes kirepüléskori mortalitása SUHLING és MÜLLER (1996) szerint a 2,3% és 25% közötti.

A *G. flavipes* madarak általi predációja esetünkben tetemes mortalitást eredményezett. Tömegessége és kisebb területre zsűföldő kirepülése révén e faj minden bizonnyal jobban felkelti a madarak figyelmét a nála szinkronizáltabb, de jóval csekélyebb számban (26-szoros populációnagyságbeli különbség!) és területileg is szórótabban kirepülő *G. vulgatissimus* egyedeinél.

Eredményeink értékelésénél feltétlenül figyelembe kell venni, hogy egy-egy adott esetben sem a mortalitási csoportok, sem azok okai nem állapíthatók meg egyértelműen (pl. a szárnyak tökéletlen kibontása megnövelheti a madarak általi predáció esélyét), illetve adataink kétségkívül alulbecsülik a valós halálozást, hiszen ennek bizonyítékai nem mindig fellelhetők (hullámozás, áradás, kiadós esőzés, viharos szél esetén például). Mindazonáltal mortalitásra vonatkozó adataink a *G. flavipes* esetében jó egyezést mutatnak az irodalmi adatokkal (4. táblázat). A *G. vulgatissimus* esetében viszont a ragadozók okozta mortalitás Tiszafüreden meglehetősen csekély mértékűnek bizonyult.

Vizsgálati eredményeinkből kiindulva és a forrásmunkákban lévőekkel összevetve a célkitűzéseinkben felvetett kérdésekre a következő válaszokat adhatjuk. (1) A vizsgált folyami szitakötők lárvái által megtett távolság nem faji jellegzetességnek tűnik, inkább az adott élőhely sajátosságaival függ össze, például a Tiszán és a Szamoson valószínűsíthető, hogy főként a vízszintingadozással mutat kapcsolatot. Ugyanakkor nem zárható ki – hasonló kényszer hiányában – a faji preferencia sem. (2) Szorosabb fajspecifikus kötődés egyik aljzattípushoz sem volt igazolható. Az imágóvédelési aljzatválasztás az élőhelyi adottságokhoz igazodik, s

így elsősorban az egyes aljzattípusok gyakoriságával mutat összefüggést. (3) A tiszafüredi folyószakaszon a *G. flavipes* kirepülő egyedeinek számottevő hányada madarak zsákmánya lett, ami minden bizonnyal e faj tömegességével és kisebb területre zsúfolódó kirepülésével indokolható. Ellenben a kis számban és területileg szórtabban kirepülő *G. vulgatissimus* egyedeinél a madarak okozta mortalitás elenyészőnek bizonyult.

Köszönetnyilvánítás: Köszönettel tartozunk a Felső-Tisza-vidéki Környezetvédelmi és Vízügyi Igazgatóságnak (Nyíregyháza) a vizsgálati lehetőségek biztosításáért, személy szerint pedig Bodnár Gáspár igazgatónak, Uray Károly szakaszmérnöknek és a Tóth családnak.

Felhasznált irodalom

- BENNETT, S. – MILL P.J. (1993): Larval development and emergence in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 22: 133–145.
- BENKE, A.C. – BENKE, S.S. (1975): Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. – *Ecology* 56: 302–317.
- CLARKE, K.R. – GORLEY, R.N. (2006): PRIMER v6: User Manual/Tutorial. – PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- CORBET, P.S. (1957): The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). – *Journal of Animal Ecology* 26: 1–69.
- CORBET, P.S. (1983): A biology of dragonflies. Facsimile reprint. – E.W. Classey Ltd., Faringdon, XVI + 274 pp., VI Plates.
- CORBET, P.S. (1999): Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. – Harley Books, Colchester, 829 pp.
- DÉVAI, GY. 1978: A Barcsi Ősborókás két ritka szitakötőjének (*Cordulia aeneatufosa* és *Epitheca bimaculata*) chorológiai-ökológiai sajátosságai. – Dunántúli Dolgozatok, Természettudományi Sorozat 1: 79–92.
- DÉVAI, GY. – MÁTYUS, B.I. – MISKOLCZI, M. – JAKAB, T. 2010: Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) előfordulási sajátosságai a Tiszában exuviumvizsgálatok alapján. In: LÓKI, J. (szerk.): Interdiszciplinaritás a természet- és társadalomtudományokban. Tiszteletkötet Szabó József geográfus professzor 70. születésnapjára. – Debreceni Egyetem Természetföldrajzi és Geoinformatikai Tanszéke, Debrecen, pp. 61–70.
- GEISSEN, H.-P. (2000): Gomphidae vom südlichen Mittelrhein (Odonata). – *Libellula* 19: 157–174.
- GRIBBIN, S.D. – THOMPSON, D.J. (1990): A quantitative study of mortality at emergence in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Freshwater Biology* 24: 295–302.
- GRIBBIN, S.D. – THOMPSON, D.J. (1991): Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae) from two adjacent ponds in northern England. – *Hydrobiologia* 209: 123–131.
- HAMMER, Ø. – HARPER, D.A.T. – RYAN, P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica*, 4/1: 1–9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- JAKAB, T. (2006): A Tisza-tó és a Közép-Tisza szitakötő-fajegyütteseinek (Insecta: Odonata) összehasonlító elemzése. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Kossuth Egyetemi Kiadója, Debrecen, 131 pp.

- JAKOB, C. – SUHLING, F. (1999): Risky times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). – *Aquatic Insects* 21: 1–10.
- JOHNSON, C. (1963): A note on synchronized emergence in *Gomphus vastus* Walsh (Odonata: Gomphidae). – *Canadian Entomologist* 95: 69.
- MARTIN, K.H. (2010): The transition zone: impact of riverbanks on emergent dragonfly nymphs. Implications for riverbank restoration and management. – Unpublished Ph.D. dissertation, Antioch University New England, Department of Environmental Studies, 104 pp.
- MATHAVAN, S. – PANDIAN, T.J. (1977): Patterns of emergence, import of egg energy and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. – *Hydrobiologia* 54: 257–272.
- PURSE, B.V. – THOMPSON, D.J. (2003): Emergence of the damselflies, *Coenagrion mercuriale* and *Ceriagrion tenellum* (Odonata: Coenagrionidae), at their northern range margins, in Britain. – *European Journal of Entomology* 100: 93–99.
- SUHLING, F. – MÜLLER, O. (1996): Die Flussjungfern Europas (Gomphidae). In: *Die Neue Brehm-Bücherei* 628. – Westarp & Spektrum, Magdeburg, Heidelberg, 237 pp.
- TROTTIER, R. (1973): Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). – *Canadian Entomologist* 105: 975–984.
- WISSINGER, S.A. (1988): Spatial distribution, life history and estimates of survivorship in a fourteen-species assemblage of larval dragonflies (Odonata: Anisoptera). – *Freshwater Biology* 20: 329–340.