



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

RÁGÓ- ÉS SZIPÓKÁS SZÁJSZERVŰ GABONAKÁRTEVŐK
KÖLCSÖNHATÁSAINAK VIZSGÁLATA LABORATÓRIUMI ÉS
SZABADFÖLDI MÓDSZEREKKEL

Gerstenbrand Regina
Gödöllő
2025

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológiai tudományok

vezetője: Dr. Nagy Zoltán
tanszékvezető, egyetemi tanár, DSc, MTA doktora
MATE, Szent István Campus
Növénytermesztési-tudományok Intézet
Növényélettan és Növényökológia Tanszék

Témavezető: Dr. Samu Ferenc
Tudományos tanácsadó, MTA doktora
HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont
Növényvédelmi Intézet
Állattani osztály

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető(k) jóváhagyása

TARTALOM

Bevezetés.....	5
Célkitűzés	7
Irodalmi áttekintés.....	9
1. Vizsgált rovarfajok jellemzése:	9
1.1. <i>Psammotettix alienus</i>	9
1.2. <i>Rhopalosiphum padi</i>	10
1.3. <i>Oulema</i> spp.	11
2. Fajok gazdasági jelentősége	12
2.1. <i>Psammotettix alienus</i>	12
2.2. <i>Rhopalosiphum padi</i>	13
2.3. <i>Oulema</i> spp.	14
3. A rágó szájszervű rovarok táplálkozása	14
4. A szűrő-szívó szájszervű rovarok táplálkozásának áttekintése	15
4.1. A penetráció folyamata	17
4.2. Elektropetrográfia (EPG)	18
5. Vektor szerep	19
6. Táplálkozásra adott növényi válaszok/reakcióutak.....	20
Anyag és módszer	24
1. Vizsgált objektumok.....	24
1.1. Növények	24
1.2. Rovarok.....	24
2. Vizsgálati módszerek.....	25
2.1. Kísérlet 1 - nyálhüvely festés.....	25
2.2. Kísérlet 2 – Terepi vizsgálatok.....	30
2.3. Kísérlet 3 – A <i>P. alienus</i> és a <i>R. padi</i> prekolonizációjának hatása az <i>Oulema</i> fajok táplálkozására	35
2.4. Kísérlet 4 – <i>Oulema</i> fajok táplálkozásának hatása a <i>P. alienus</i> táplálkozására és utódszámára.....	36
2.5. Kísérlet 5 - Elektropetrográfia (EPG)	39
Eredmények és azok megvitatása.....	43
1. Kísérlet 1 - nyálhüvely festés	43
1.1. A nyálhüvely lokalizálása	44

1.2.	A kiválasztott nyálhüvely kézi metszése.....	44
1.3.	A metszetek mikroszkópos vizsgálata.....	44
2.	Kísérlet 2 – Terepi vizsgálatok.....	48
2.1.	Az árpabogár kártétel hatása a termés hozamra.....	49
2.2.	További eredmények.....	50
2.3.	A természetes ellenségek közvetlen hatása.....	51
3.	Kísérlet 3 – A <i>P. alienus</i> és a <i>R. padi</i> prekolonizációjának hatása az <i>Oulema</i> fajok táplálkozására.....	54
4.	Kísérlet 4 – <i>Oulema</i> fajok táplálkozásának hatása a <i>P. alienus</i> táplálkozására és utódszámára	57
5.	Kísérlet 5 - Elektropetrográfia (EPG).....	60
5.1.	A sebzéstípusok közötti különbségeket vizsgáló statisztikai elemzés	60
5.2.	A károsítás intenzitását vizsgáló statisztikai elemzés eredménye.....	62
	Következtetések és javaslatok.....	65
	Új tudományos eredmények.....	67
1.	Kísérlet – Nyálhüvely festés.....	67
2.	Kísérlet – Terepi vizsgálatok.....	67
3.	Kísérlet – A <i>P. alienus</i> és a <i>R. padi</i> prekolonizációjának hatása az <i>Oulema</i> fajok táplálkozására.....	67
4.	Kísérlet - <i>Oulema</i> fajok táplálkozásának hatása a <i>P. alienus</i> táplálkozására és utódszámára	68
5.	Kísérlet – Elektropetrográfia (EPG).....	68
	Összefoglalás.....	69
	Summary	71
	Irodalomjegyzék.....	73
	Köszönetnyilvánítás	83

BEVEZETÉS

A növények és az őket fogyasztó fitofág rovarok közötti interakciók komplex és sokrétű rendszert alkotnak, amelyekben a növény nem pusztán passzív táplálékforrásként, hanem aktív közvetítőként is szerepet játszik a különböző herbivór fajok közötti kapcsolatok kialakulásában. Az úgynevezett növényközvetített interakciók (Lynch et al., 2006) lehetnek szinergikusak, amikor a fajok egymás jelenlétében előnyökhöz jutnak, vagy antagonisztikusak, amikor egy-egy faj jelenléte gátolja, vagy módosítja a másikat. Ezek az interakciók nemcsak az adott egyedek viselkedésére és fitnessére vannak hatással, hanem jelentős szerepet játszanak a populációk dinamikájában, és közvetve az egész ökoszisztéma stabilitásában, működésében is. E hatások feltérképezése ezért elengedhetetlen az ökológiai folyamatok mélyebb megértéséhez, és a fenntartható mezőgazdasági gyakorlatok kialakításához.

A szakirodalom ugyan számos példát tár fel a növények által közvetített herbivór interakciókra, ám ezek döntő többsége természetes vagy féltermészetes élőhelyeken, illetve nem gabonaféléken alapul (pl. Brunissen et al., 2009). A gabonafélék – melyek a világ egyik legfontosabb élelmiszer-alapanyagát képezik – esetében a növényközvetített herbivór interakciók vizsgálata kifejezetten hiányosnak mondható. Ez különösen fontos hiányosság egy olyan régióban, mint hazánk, ahol a gabonafélék, különösen a búza és az árpa, alapvető gazdasági és mezőgazdasági jelentőséggel bírnak, és ahol a termelés fenntarthatósága szorosan összefügg a kártevőkkel és a növényi betegségekkel folytatott hatékony védekezéssel.

Magyarországon a szántóföldi gabonatermesztés jelentős részét búza és árpa adja, és ezek a növények alapvető táplálékforrásai több fitofág rovarfajnak, amelyek a növény egészségi állapotát jelentősen befolyásolhatják. A gabonákon előforduló herbivór kártevő rovarok főként két nagy csoportba sorolhatók: a rágó szájszervűek közé, amelyek közül az *Oulema* nemzetség (Chrysomelidae) fajai különösen jelentősek, és a szipókás szájszervű rovarok közé, amelyek között számos faj fontos vírusvektor szerepet is betölt; például a *Rhopalosiphum padi* (Aphididae), amely az árpa sárga törpülés vírusát, a BYDV-t (Barley Yellow Dwarf Virus), vagy *Psammotettix alienus* (Cicadellidae), amely a búzatörpülés vírusát, a WDV-t (Wheat Dwarf Virus) terjeszti (Pfrieme et al., 2023, Peng et al., 2020). (Ezen vírusokra ezután csak a rövidítésükkel hivatkozom.) E kártevők nemcsak közvetlenül károsítják a növényt a táplálkozásukkal, hanem közvetetten is befolyásolhatják egymás jelenlétét, viselkedését és hatását a gazdanövényre, például növényközvetített módon (Erb et al., 2010).

Ezen komplex kártevőközösség dinamikájának megértése nem csupán tudományos érdeklődés tárgya, hanem közvetlen gyakorlati jelentőséggel is bír. A különböző táplálkozási típusú kártevők egymásra gyakorolt hatásainak feltárása lehetőséget adhat arra, hogy az integrált növényvédelmi rendszerek tervezése során figyelembe vegyük a kártevők közötti kölcsönhatásokat, és ezáltal hatékonyabb, fenntarthatóbb

védekezési stratégiákat dolgozzunk ki. Például, ha bizonyos szipókás rovarok prekolonizációja csökkenti egy rágó bogár faj károsító hatását, vagy fordítva, akkor ezt a tudást felhasználhatjuk a kártevők populációjának szabályozására, a vegyszerek alkalmazásának csökkentésére, és a természetes ellenségek hatékonyabb kihasználására.

CÉLKITŰZÉS

Amint a bevezetésben részletesebben vázoltam, a fitofág rovarok közötti, növények által közvetített interakciók jól dokumentáltak bizonyos természetes élőhelyeken és modellrendszerekben, ám a termesztett gabonafélékre vonatkozó ismeretek e téren meglehetősen szórványosak. A különböző típusú kártevők együttes jelenléte gabonában olyan komplex interakciós hálózatokat eredményezhet, amelyek alaposabb megértése elengedhetetlen a növényvédelmi gyakorlat fejlesztéséhez.

Ezen összefüggések feltárására egy átfogó, többlépcsős, egymásra épülő kísérletsorozatot terveztem, amelyben különböző módszertani megközelítéseket alkalmazva vizsgálom a gabonaféléken előforduló herbivór rovarfajok közötti kölcsönhatásokat. A kísérletsorozat célja, hogy átfogó képet kapjunk arról, miként befolyásolja egyes fajok jelenléte, táplálkozási viselkedése és sorrendje más fajok viselkedését, táplálkozási mintázatát, szaporodását, valamint milyen növényi válaszreakciók játszanak közre ezekben a folyamatokban. Ennek segítségével nem csak a fajok közvetlen interakcióit, hanem az ökoszisztéma szintű hatásokat is jobban megérthetjük, amelyek hozzájárulhatnak a gabonatermesztés fenntarthatóbbá tételéhez.

A téma mélyebb feltárása, valamint a hazai és nemzetközi szakirodalmi adatok bővítése érdekében egy ötrészes, egymásra épülő kísérletsorozatot terveztem, amely több módszertani megközelítést alkalmazva igyekszik feltárni a különböző herbivór típusok közötti kölcsönhatásokat. A vizsgálatok célja annak feltérképezése, hogy egyes fajok jelenléte és táplálkozása hogyan befolyásolja más fajok viselkedését, táplálkozási mintázatát vagy szaporodását. A kísérletsorozat főbb elemei a következők:

1. Kísérlet 1 – Nyálhüvellyfestés: célja egy új, egyszerűsített módszer kidolgozása a szipókás rovarok levélszövetben történő penetrációjának vizualizálására
2. Kísérlet 2 – Terepi vizsgálatok: a gabonaföldeken előforduló herbivór fajok együtt-előfordulási mintázatainak és eloszlásának dokumentálása természetes körülmények között.
3. Kísérlet 3 – A szipókás rovarok prekolonizációjának hatása az *Oulema* fajok táplálkozására: a sorrendiség és jelenlét hatása a rágó szájszervű faj viselkedésére és károsítására.
4. Kísérlet 4 – Az *Oulema* fajok prekolonizációjának hatása a *Psammotettix alienus* viselkedésére és utódszámára.
5. Kísérlet 5 – Az *Oulema* fajok prekolonizációjának hatása a *Psammotettix alienus* táplálkozási viselkedésére, mely elektrotenetrográf segítségével részletesen kielemezhető.

Összességében a kutatás célja a növényközvetített herbivór interakciók hazai gabonafélékre vonatkozó ismereteinek bővítése, amely hozzájárulhat a gabonák kártevőközösségének mélyebb megértéséhez, valamint az integrált növényvédelmi rendszerek fejlesztéséhez. Az eredmények nemcsak tudományos szempontból

értékesek, hanem a mezőgazdasági gyakorlatban is közvetlenül alkalmazható információkat szolgáltathatnak, támogatva ezzel a gazdálkodók munkáját és a fenntartható élelmiszer-termelést.

IRODALMI ÁTTEKINTÉS

1. Vizsgált rovarfajok jellemzése:

1.1. *Psammotettix alienus*

A csíkos gabonakabóca *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1850) a rovarok osztályának, félfedelesszárnyúak rendjébe, ezen belül a kabócák alrendjébe és a mezeikabóca-félék családjába tartozó rovarfaj (Hemiptera: Cicadellidae) (1. ábra).



1. ábra *Psammotettix alienus* imágó (Fotó: Tholt)

A *P. alienus* holarktikusan elterjedt, és jelentős gazdasági szereppel bír (Behjatnia et al., 2011, Zhang et al., 2010). Táplálkozása révén okozott közvetlen kártétele viszonylag csekély, ugyanakkor a komolyabb gazdasági veszteségek elsősorban abból adódnak, hogy hatékony növényi vírusvektorként működik (Vacke, 1961). Oligofág faj, mely pázsitfűféléken, tehát legjelentősebb termesztett gabonaféléinken is táplálkozik, mint pl. búza (*Triticum aestivum* L.), árpa (*Hordeum vulgare* L.), rozs (*Secale cereale* L.), zab (*Avena sativa*) és a tritikálé (Guglielmino and Virla, 1997, Lundsgaard, 1997, Mehner et al., 2003, Nickel, 2003). Néhány tápnövénykörre vonatkozó vizsgálat azonban azt mutatja, hogy a *P. alienus* más tápnövényeken is képes táplálkozni (Pertics et al., 2025). Terepi körülmények között nagy számban gyűjtötték be a faj egyedeit sárgarépa-ültetvényben, lucerna táblában, szőlő ültetvényben, valamint parlagfűvel borított területekről is (Drobnjaković et al., 2010, Kiss et al., 2008, Koppányi, 1976, Minuz et al., 2013).

Magyarországon 2-3 nemzedéke fejlődik ki és tojás alakban telet át. A tojásból kikelő lárvák 5x vedlenek, mire kifejlett imágó lesz belőlük. Zabon végzett kísérletben azt mutatták ki, hogy *P. alienus* teljes életciklusa kb. 43 nap alatt zajlik le laboratóriumi körülmények között és a tojásokból kikelő hím:nőstény ivararány 1:1. A nőstény egyedek a növény legidősebb levelét preferálják tojásrakás

szempontjából. A nőtények fűrészkes tojócsövével a levélszövetbe süllyesztve raknak tojást (Guglielmino and Virla, 1997). Szűrő-szívó szájszervvel rendelkeznek, mellyel a floémból táplálkoznak. Táplálkozásuk nyomán mézharmat választódik ki (Tholt et al., 2015).

Vibrokommunikáció:

Régóta ismert jelenség a kabócáknál a vibrokommunikáció használata, melynek elsősorban az ivarok egymásra találásában van szerepe. A *Psammotettix* fajoknál párzást a nőtény és hím egyedek egyaránt kezdeményezhetik, a hím- és nőtény hívójelek általános szerkezete hasonló és egyszerű, a kommunikáció egy szabályos mintázatból egy lazábban koordinált duettbe megy át (Abt et al., 2018, Derlink et al., 2018).

1.2. *Rhopalosiphum padi*

Egy másik igen jelentős szipókás gabonakártevő a *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758) vagyis a zselnicemeggy-levéltetű. A rovarok osztályának, félfedelesszárnyúak rendjébe, ezen belül a valódi levéltetvek családjába tartozó rovarfaj (Hemiptera: Aphididae) (2. ábra).



2. ábra *Rhopalosiphum padi* imágó (Fotó: Tholt)

Feltehetőleg eurázsiai eredetű faj, mely invazív módon jelen van Afrikában, Amerikában és Ausztráliában is. Nagy gazdasági jelentőségű kártevő (Finlay and Luck, 2011).

Fő tápnövénye a zselnicemeggy (*Prunus padus*), azonban a nyári időszakban pázsitfűfélékre vándorol, melyek melléktápnövényként szolgálnak. A melléktápnövényei közül kiemelkedő gazdasági értékű a búza, az árpa, a rozs, a zab, a kukorica, valamint a cirokfélék (Kuroli and Kalmár, 1979, Peng et al., 2020). Közvetlen kártétele nyomán, a gabonafélék ezermagtömege jelentős mértékben csökken. A *R. padi* közvetett kártétele, hogy vírusvektora az árpa sárga törpülés

vírusnak (Barley yellow dwarf virus, BYDV) (Carter et al., 1981, Gillet et al., 1990).

A *R. padi* egy sok (10-15) nemzedékes faj Magyarországon. Fejlődésüket tekintve, holociklikus és anholociklikus fejlődésment is előfordul, azonban Magyarországon inkább a holociklikus fejlődési mód a jellemző. A zselnicemeggy levéltetű tojás alakban telel át a zselnicemeggy fás részein. Kora tavasszal kelnek ki a lárvák, melyek több lárvastádium után ősanyává (fundatrix) fejlődnek és szűznemzéssel, álelevenszüléssel utódokat szülnek. Ezek az utódok mind szárnyatlan nőtény egyedek. Több ivartalan nemzedékkel később, május könyékén megjelennek a szárnyas egyedek. Ezek a szárnyas fundatrigének átvándorolnak a melléktápnövényként szolgáló fajokra, ahol szintén szűznemzéssel szárnyatlan utódokat hoznak létre. A nappalok rövidülésével és a hőmérséklet csökkenésével megjelennek a gynoparok és az androparok, vagyis az ivaros egyedeket szülő nőtények. Ezek az ivaros, szárnyas egyedek repülnek vissza a fő gazdanövényre, ahol párosodnak, majd a megtermékenyített nőtények áttelelő tojásokat raknak. A *R. padi*-t egy valódi migráció-gazdaváltós fajnak tekintjük, mivel fás gazdanövényről lágyszárúakra vándorolnak át a nyár folyamán. (Bozsik et al., 1997, Dixon, 1971, Nam and Hardie, 2012, Villanuevab and Strong, 1964)

1.3. *Oulema* spp.

Az *Oulema* fajok a rovarok osztályába, a bogarak rendjébe, ezen belül pedig a valódi levélbogarak családjába (Coleoptera: Chrysomelidae) tartoznak (3. ábra).



3. ábra Vetésfehérítő bogár imágó (Fotó: Gerstenbrand)

Hazánkban leggyakrabban az *Oulema melanopus* fordul elő, de gyakori kísérőfajai az *Oulema gallaeciana*, *Oulema cyanipennis*, *Oulema duftschmidi*, *Oulema rufocyanea* és *Oulema septentrionis* is (Pozsgai and Sáringer, 2006). Mivel ezek a fajok egymáshoz nagyon hasonlóak, mind morfológiájukban, mind életmódjukban,

a szakirodalomban gyakran összefoglalóan, *Oulema* spp. néven hivatkoznak rájuk, így a munkám további részében én is így fogok tenni.

Az *Oulema* fajok elterjedése az északi félteke mérsékelt égövi régióira koncentrálódik: populációik megtalálhatók Európa egészén, Észak-Amerikában, Ázsia északi és nyugati területein, valamint Észak-Afrika egyes régióiban is (Bezdek and Baselga, 2015, Elimem et al., 2022, Haynes and Gage, 1981, Heyer, 1977, Romantsov and Rakhimov, 2024).

Oligofág fajok, tápnövénykörük a pázsitfűfélékre (Poaceae) korlátozódik, így számos gazdaságilag jelentős termesztett növényünket is nagymértékben károsíthatják, mint pl. búza, árpa, zab, kukorica (Kher et al., 2011).

Magyarországon 1 nemzedékük van és az imágó telet át az avarban. Amikor a napi középhőmérséklet 10 °C fölé emelkedik, akkor jönnek elő az áttelelő egyedek. Érés táplálkozást folytatnak néhány napig, amely a levelek közötti területek kirágását jelenti. Egyszikűeken ez a kártétel forma jellegzetes, hosszanti irányú lyukakat eredményez a leveleken. Kopuláció után a nőstény a sárga tojásdad alakú petéit a levélre teszi, egymás mellé füzérszerűen (4. ábra).



4. ábra Az vetésfehérítő bogár kártétele és tojásai (Fotó: Gerstenbrand)

Nagyjából 2 hét múlva kel ki a sajátos megjelenésű lárva, amelyet árpacsigának is neveznek. A neve a háti oldalát borító nyálkára utal, amelyet ürülékkel kevert váladék alkot. Ez az ürülékes nyálka védelmül szolgál a predátorok ellen. Az árpacsiga a kikelés után egyből elkezd a táplálkozást, mely a leveleken történő hámozgatásban nyilvánul meg (Bozsik et al., 1997). A lárvák gyors fejlődéséhez kb 2 hét szükséges. Ezután a talajba húzódnak és bábkamrát készítenek, majd bebábozódnak. 2 hét elteltével kikelnek az imágók, amik rövid táplálkozás után teletőre vonulnak (Evans, 2023).

2. Fajok gazdasági jelentősége

2.1. *Psammotettix alienus*

A *Psammotettix alienus* gazdasági jelentősége elsősorban nem közvetlen kártételéből, hanem közvetett hatásából ered: táplálkozása során a WDV nevű növényi vírust terjeszti, amely ellen a fertőzött növény esetében már nincs hatékony

védekezési lehetőség (Kvarnheden et al., 2016). A WDV által károsított növényeken jellegzetes tünetegyüttes jelenik meg. A beteg növények -ahogy a vírus neve is sugallja- alacsony növekedésűek maradnak, bokrosan nőnek és jellegzetes sárga klorózis alakul ki a leveleken. A gyökerek mérete (hossza és vastagsága) és száma is elmarad az egészséges növényekétől. A kalászkok gyakran sterilek maradnak és kevesebb kalász is alakul ki a vírusfertőzött növényeken (Pfrieme et al., 2022). Ezek a megbetegített növények gyakran nagyobb foltokban jelennek meg a gabonatáblákban. A tünetek a növény megfertőzését követő néhány hétben alakulnak ki a hőmérséklet függvényében (Pfrieme et al., 2023). A WDV vírust 1988-ban írták le először Magyarországon (Martonvásár) (Bisztray et al., 1989). A WDV cirkulatív (perzisztens) átviteli módot mutat, azaz a vírus hosszú időn keresztül fertőzőképes marad a vektor szervezetében, miután az bejutott abba. A vektorszervezetbe annak táplálkozása nyomán képes bejutni a vírus. A vírus felvétele és leadása kizárólag a floémnedvből történő táplálkozásakor történik meg (Pfrieme et al., 2023). Egy 2013-as, Franciaországban végzett vizsgálat szerint a szeptemberben gyűjtött rovarok esetében a virulens kabócák aránya 14,9% volt, viszont Szlovéniában 2014 augusztusában gyűjtött kabócák a PCR diagnosztika alapján WDV-mentesek voltak (Abt et al., 2018). A WDV járványügyi adatai alapján a vírus előfordulása termőföldenként, régióként és évenként jelentős eltéréseket mutat (Manurung et al., 2004). Franciaországban például a WDV átlagos előfordulása a gabonafélékben 2008-ban 13,05%, 2009-ben 3,94%, míg 2010-ben 6,14% volt (Abt and Jacquot, 2015).

2.2. *Rhopalosiphum padi*

A zselnicemeggy-levéltetű esetében közvetlen és közvetett kártételt is számontartunk. Közvetett kártétele a terméshozam csökkenésében, az ezermagtömeg csökkenésében, és a kalásonkénti szemszám csökkenésében egyaránt megnyilvánul (Szunics et al., 2000). Magyarországi adatok szerint a *R. padi* által károsított növényeken a következőképpen alakult a teljes termésveszteség (hozamcsökkenés): őszi búza: 5-13%, rozs: 12-18%, őszi árpa: 28-48%, őszi zab: 5-12%. A következőképp csökkent a kalásonkénti szemek száma: őszi búza: 36-50% csökkenés, rozs: 24-48% csökkenés, őszi árpa: 41-60% csökkenés, őszi zab: 40-63% csökkenés. Vizsgálták ezen kívül a kalásonkénti szemtömeget is: őszi búza: 58-81% csökkenés, rozs: 17-61% csökkenés, őszi árpa: 56-78% csökkenés, őszi zab: 65-88% csökkenés volt megfigyelhető. Jelentős mértékben csökkent ezen kívül a szemek ezermag tömege is: őszi búza: 33-65% csökkenés, rozs: 13-26% csökkenés, őszi árpa: 25-47% csökkenés, őszi zab: 43-75% csökkenés. Ezen kívül a magok mérete (hosszúság, szélesség, vastagság) is megváltozott a kártétel következtében (Kuroli, 2009). A *R. padi* közvetett kártétele -a *P. alienus*-hoz hasonlóan- vírusvektor szerepében rejlik. A legjelentősebb általa terjesztett vírus BYDV, melynek tünetei hasonlóak a WDV-s növényekéhez: A fertőzött gabonanövények levelei arany, narancs vagy akár vörös színűre változnak, és mereven kiállhatnak. Fiatal növények fertőzése esetén gyenge a gyökérfejlődés,

intenzíven bokrosodnak, törpe növekedésű növények fejlődnek és a rosszul fejlett kalászok gyakran sterilek, vagy csak aszott magokat tartalmaznak. Az őszi vagy kora tavaszi fertőzés hatására a növények egy része elpusztul a kalászosítás vagy aratás előtt. Ez a vírus világszinten, így Magyarországon is súlyos termésveszteségeket képes okozni. Egy magyarországi vizsgálat szerint, melyet búzán végeztek, a beteg növények magassága 33,6–54,1%-kal, szemszáma 58,2–80,2%-kal, szentömege 60,5–89,7%-kal, ezermag tömege pedig 5,7–43,4%-kal alacsonyabb volt a tünetmentes növényekhez képest. Azt is kimutatták, hogy az esetek jelentős részében a BYDV és a WDV együtt vannak jelen a növényeken (Szunics et al., 2000)

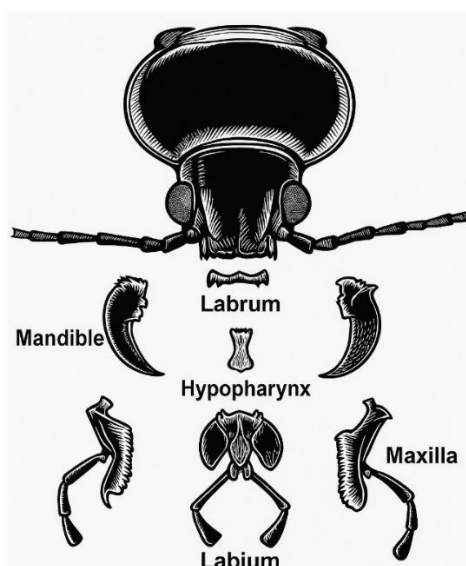
2.3. *Oulema* spp.

Az *Oulema* fajok egyedszáma Európában az 1980-as évek óta növekvő tendenciát mutat, amely összefüggésbe hozható az ipari jellegű mezőgazdasági termelés intenzifikációjával, a nagyméretű monokultúras gazdálkodás elterjedésével, valamint a klímaváltozás hatásaival (enyhébb telek, korábban kezdődő tavasz). E tényezők együttesen kedveznek a bogarak áttelelésének és populációnövekedésének. Az *Oulema* fajok lárvái és imágói a levéllemezek megrágásával jelentős zöldtömeg-csökkenést okoznak. Egyetlen lárva hozzávetőleg 10%-kal mérsékli a növény asszimilációs kapacitását, míg súlyos fertőzés esetén ez az érték akár 80%-os csökkenést is elérhet, ami hozzávetőlegesen egy tonna hektáronkénti termésveszteséget jelenthet. Kísérletes vizsgálatok alapján az árpa levelei jellemzően súlyosabban károsodnak, mint a búzáéi: árpa esetében a levelek 46–57%-át, míg búzáánál 26–35%-át érinti a kártétel. Egy Lengyelországban, 1995 és 1997 között végzett vizsgálat során őszi búzában a termésveszteség 0,5–4% között alakult, a lárvasűrűség pedig 22–26 egyed/100 szár volt. Árpa esetében a termés kiesés 3–8% közötti értékeket mutatott, lárvasűrűségük pedig elérte a 29–36 egyedet 100 száranként. Ugyanez a vizsgálat kimutatta, hogy az 1980-as évek végétől a 2000-es évek elejéig az *Oulema*-fertőzöttség akár 10–33-szoros emelkedést is mutatott (Ulrich et al., 2004). Észak-Amerikában az *Oulema melanopus* 1962-es betelepülése óta a fertőzött régiókban a termés kiesés elérheti a 10–20%-ot, egyes területeken akár a 30%-ot is. Washington államban, 2000 és 2002 között végzett megfigyelések szerint az átlagos fertőzöttségi szint 13–126 lárva/100 szár között mozgott (átlagosan 88 lárva/100 szár), ami hozzávetőlegesen 2–4%-os termésveszteséget eredményezett (Hitchcox et al., 2002).

3. A rágó szájszervű rovarok táplálkozása

Célkitűzéseink szerint kiemelkedően fontos a vizsgálni kívánt rovarcsoportok táplálkozásmódja, mert ez meghatározó a növényi válasz mikéntjében és nagyságában, ami végső soron a növényközvetítette interakciók alapja. A bogarak rendjébe tartozó egyedek, mint pl. az *Oulema* fajok rágó típusú szájszervvel rendelkeznek. Ez a legősibb szájszerv típus. Maga a szájszerv az egy pár rágóból

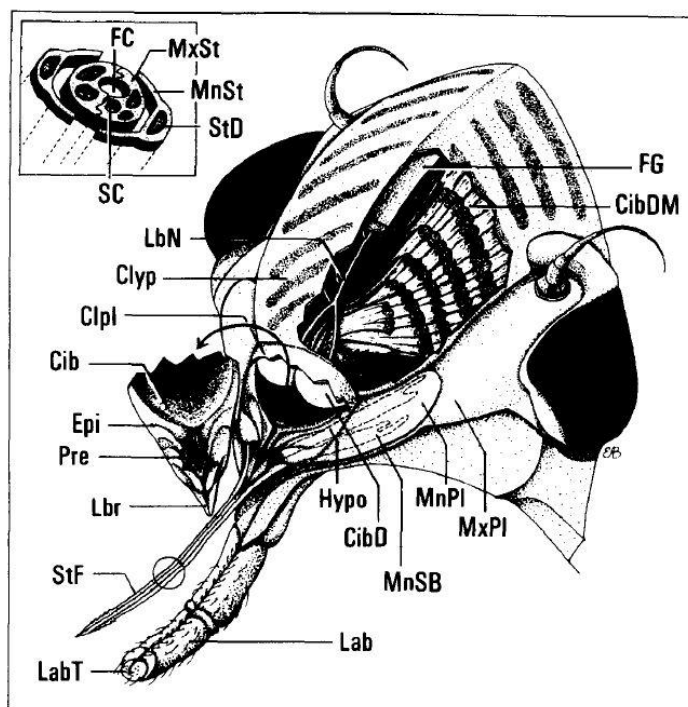
(*mandibula*) és két pár állkapocsból áll. Az első egy valódi állkapocs (*maxilla*) a második pedig középen összenőtt és az alsó ajkakat (*labium*) képezi. A szájszerv részét képezi még a felső ajak (*labrum*). A szájnylás a szájszervek között helyezkedik el. A mandibulák vastosak, karom formájúak és felületükön kitinfogak találhatóak, melyek a rágó felületet képezik. Ezek felelősek a növényi részek leszakításáért, valamint ezzel aprítja fel kisebb darabokra a táplálékot. Az állkapcsi tapogató (*palpus maxillaris*) a táplálék megtalálásában és felismerésében játszik szerepet. Az állkapcsi tapogató ízektől épül fel és sűrűn beborítják az érzékszőrök, kemoreceptorok. Ennek segítségével az állat folyamatosan képes monitorozni a környezetét és megtalálni a számára tökéletes táplálékot (Chapman, 1998, Krenn, 2019) (5. ábra).



5. ábra Sematikus ábra egy rágó szájszerv részeiről (AI)

4. A szűrő-szívó szájszervű rovarok táplálkozásának áttekintése

A szipókás rovarok szájszerve ún. szűrő-szívó szájszerv, amely a rágó szájszervből alakult ki. Ez a speciális szájszerv teszi lehetővé, hogy képesek legyenek például növényi nedvekkel táplálkozni. A rágó szájszervnél jelenlévő *mandibulae* (rágók) és *maxillae* (állkapcsok) megnyúltak és hegyes túszerű képletté, úgynevezett szűrőserte-köteggé alakultak. A szűrőserte-köteget körbenötte a *labium* (alsó ajak), ami egy ízektől álló, csőszerű hosszú képletté alakult, tokot képezve körülötte (6. ábra).



6. ábra Egy ventrálisan ábrázolt kabócafej, a szájszerv részeivel, valamint a szipóka keresztmetszete. Cib-cibarium; Clpl-előfejapajzs; Clyp-fejapajzs; (Backus, 1988)

A táplálkozás során a *labium* nem hatol be a növénybe, csak támasztja a szúróserte köteget.

A rágók és állkapcsok összenövésének következtében 2 csatorna alakult ki ennek a csőszerű képletnek a közepén: az egyik a tápcsatorna, amely a táplálék felvételére szolgál, a másik pedig a nyálcatorna, amelyen keresztül az állat nyálat fecskendez be a növénybe. A nyálkiválasztás a nyálmirigyekből történik, amelyek párosan helyezkednek el az állat fejének elülső részében.

A táplálék felvételét egy speciális, bonyolult mechanizmus segíti elő. A rovar fejében helyezkedik el a garatszivattyú, amely egy nagy izmokból álló, pumpaként funkcionáló szerv. A táplálkozás során a garatszivattyú vákuumot képez, amelynek segítségével a szipóka által felvett növényi nedvek a garaton keresztül a középbél felé továbbítódnak. A folyadék egyirányú, középbél felé történő áramlását egy a garatszivattyúhoz kapcsolódó zárószelep biztosítja.

A kabócaéknál és levéltetveknél egy táplálkozásbeli különlegesség, hogy ízérzékelő kemoreceptoraik szintén a garatban találhatóak. Ezáltal képes a rovar azonosítani a gazdanövényt, elkerülni a mérgező vagy számára táplálkozásra alkalmatlan növényeket és kiválasztani azokat, amelyek a legtöbb tápanyagot biztosítják. Ebből kifolyólag a rovarnak muszáj egy kis mennyiségű növényi nedvet felszívniuk és lenyelniük ahhoz, hogy kiderüljön, fogyasztható-e számukra egy adott növény.

A táplálék előkészítéséhez és felvételéhez a rovar nyálat juttat a növényi szövetekbe. Ez a nyál tiszta, színtelen folyadék, mely a táplálék lebontását, valamint

a szúróserte-köteg előrehaladását segíti elő a növényi szövetekben. 2 nyáltípust különböztetünk meg: az egyik a vizes jellegű nyál, a másik pedig a géles jellegű nyál. A vizes nyál folyékony állagú, emésztőenzimeket tartalmaz, és elsősorban a növényi anyagok lebontásában és előemésztésében játszik szerepet. Ezzel szemben a géles nyál egy viszkózusabb, lipoprotein-tartalmú váladék, amely a szipóka növényi szövetekbe történő behatolása során választódik ki. Ez az anyag gyorsan megszilárdul, és úgynevezett nyálhüvelyt képez a szúróserte köteg körül, amely mechanikai stabilitást biztosít a szájszerv számára annak előrehaladása során a mélyebb szövetrétegek felé (Chapman, 1998, Krenn, 2019, Miles, 1968, Miles, 1972).

4.1. A penetráció folyamata

A szipókás rovarok táplálkozásáról szóló szakirodalmi ismereteink legnagyobb része a levéltetvekre vonatkozik, ezért a következőkben az ő példájukon keresztül mutatom be részletesen a szipókás táplálkozás jellemzőit és fázisait. A szúró-szívó szájszerv anatómiai ismertetésénél fentebb már említést tettem arról, hogy a szipókás rovarok a nyálmirigyekből, a nyálcsatornán keresztül két típusú nyálat választanak ki.

A penetráció első fázisban géles állagú, fehérjékben gazdag nyálat juttatnak ki a növényi rész felszínére. Ez a géles nyál segít szétfeszíteni az epidermális sejteket, így a sejtek roncsolása nélkül képesek bejutni a mélyebben fekvő szöveti részekbe. A géles nyál kiválasztása a növényi szöveten belüli penetráció során folyamatos, ebből képződik az úgynevezett nyálhüvely. Ennek a nyálhüvelynek a segítségével képes a szipóka folyamatosan előrehaladni a szöveteken belül a sejtek között. A penetrációnak ezt a fázisát hívjuk a kereső fázisnak (pathway). Ebben a fázisban az állat néhány sejt nál próbászívást végez, hogy pontos képet kapjon arról, hogy mely szöveti résznél jár a szipóka. A levéltetvek esetében biztosan tudjuk, a kabócák esetében ez nem bizonyított, de a sejtek sok esetben életben maradnak az ilyen próbászívások után (Tjallingii and Esch, 1993). Ekkor választódik ki a másik, vizes nyál, amely segíti a felvett szövetnedvek lebontását. Ebből a vizes jellegű nyálból valamennyit mindig visszaszív, majd újra befecskendez az állat (ez teszi hatékonyá a táplálkozás során átvitt növényi vírusok terjedését, amelyekre bővebben kitérek a későbbiekben). Ezt egészen addig folytatja, míg el nem jut a szipóka vége a szállítószövetekig. A xilémből a folyadékpótlás, a floém szövetből pedig a tényleges táplálkozás történik. A floémból történő szívás első fázisában a rovarok ismét nyálat fecskendeznek a szövetbe (Tjallingii, 1994). Ennek a nyálnak a szerepe a növényi védekezési mechanizmusok csökkentésében van, ugyanakkor gyakorlatilag minden cirkulatív módon terjedő, floémhez kötött növényi kórokozót ebben a szívási szakaszban juttatnak a növénybe. Ezután kialakul a passzív táplálkozás, aminek során a nyálmirigyekből nyál választódik ki, miközben a növény turgora nyomja az állat tápcsatornájába a floém nedvet. A táplálkozást minden esetben mézharmat kiválasztás kíséri (Dixon, 1985). A mézharmat olyan anyagokat tartalmaz, melyek a rovarok számára nem hasznosak, illetve

emészthetetlenek. A mézharmat összetétele fajonként nagyban eltér, azonban elmondható, hogy javarészt (akár 90%-ban) különböző cukrokat (pl.: glükóz, xilóz, fruktóz, szukróz, melezitóz, stb.) és aminosavakat tartalmaz. A mézharmatürítés gyakorisága utal arra, hogy milyen intenzitással táplálkozik az adott állat (Stafford and Walker, 2009, Tjallingii, 2006).

Ez a táplálkozásforma minimálisra csökkenti a növényi szövetek károsítását, lehetővé téve, hogy az állat úgy táplálkozzon a növényen, hogy közben nem idéz elő számottevő stresszt, így a növény védekező reakciói csak korlátozott mértékben aktiválódnak.

4.2. Elektropetrográfia (EPG)

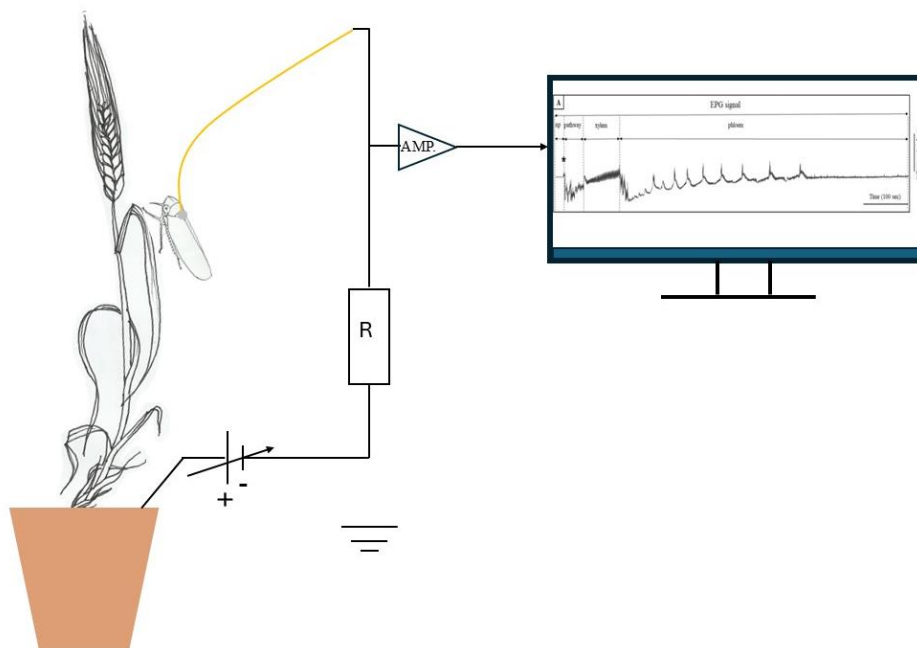
A penetráció folyamata szabad szemmel nem látható, így kívülről nem is vizsgálható. A táplálkozás in situ követésére egyetlen lehetőségünk van, az ún. elektropetrográf (EPG) műszer használata, mellyel képesek vagyunk megfigyelni és rögzíteni ezt a folyamatot (Tjallingii, 1982) (7. ábra). Az országban mindössze egyetlen EPG-műszer található, amely a HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont Növényvédelmi Intézetében működik.



7. ábra Az elektropetrográf (Fotó: Tholt)

Az EPG alkalmazása során az állatra és a növény földjébe egy-egy elektródot rögzítünk és feszültséget kapcsolunk erre a rendszerre. Ennek következtében, amikor a szipóka penetrál a levélszövetbe, zárul az áramkör és outputként a monitoron egy változó frekvenciájú és amplitúdójú hullám jelennek meg. Ez az

úgynevezett feszültségingadozási görbe, melynek alakja aszerint változik, hogy az állat szipókája mely szövetben helyezkedik el és ott szívást vagy nyálszekréciót folytat (Tjallingii, 1985). Ezek a tipikus hullámformák fajonként különbözőek lehetnek (8. ábra).



8. ábra Elektródot helyezve a növény földjébe, valamint a szipókás rovarra pontos képet kapunk arról, hogy a szipóka a növény mely szöveti részében jár. Ezt az elektromos jelet felerősítve fajra jellemző hullámformákat kapunk, melyekből kiolvashatjuk a szipópókás rovar táplálkozási viselkedését. (R=ellenállás; AMP=erősítő)

Jelentésüket úgy lehet meghatározni, ha megszakítjuk az adott hullámforma megjelenésekor a mérést, majd a növény leveléből metszetet készítünk és megvizsgáljuk, hol található a nyálhüvely csúcsa.

5. Vektor szerep

A szűrő-szívó szájszervű rovarok szájszervének anatómiai kialakulásánál, valamint penetráció folyamatának ismertetésénél már tettem említést arról, hogy a folyamatos nyálfecskendezésnek köszönhetően vírusvektorokként funkcionálnak. A növényi vírusoknak, terjedésük szerint 2 nagy csoportját különítjük el. (1) A perzisztens vagy cirkulatív vírusok a vektor testében maradnak, mechanikai úton nem vagy nehezen vihetőek át. Ezen vírusok átvitele a floémszívást megelőző nyáltermeléskor, felvétele pedig a floémszívás közben történik meg. (2) A stilet-borne, vagyis nem perzisztens vírusok átvitele során a rovar a fertőzött növény szövetnedveinek szívása közben víruspartikulumokat vesz fel, amelyek a szipókájához tapadnak. Ennek következtében, amikor a rovar egy egészséges növényre jut, a táplálkozáskor azonnal képes azt megfertőzni, mivel az

átvitelhez nincs szükség lappangási időre. Ezeket a vírusokat gyakran levéltetvek és kabócák terjesztik (Tholt, 2011).

Korábban már kitértem arra, hogy a növényi vírusok milyen jelentős gazdasági károkat okozhatnak a növénytermesztésben. E vírusok terjedésében a kártevő rovarok egy része vektorként működik. Az egyik legjelentősebb vírusvektor-csoportot a levéltetvek alkotják, amelyek a növényeket megbetegítő vírusok több mint felét képesek továbbítani. Ezért kiemelten fontos a megfelelő termesztési gyakorlat alkalmazása: a sűrűbben vetett gabonaállományok képesek szabályozni a levéltetű-populációt (Basky, 2003), és ezáltal a vírusterjedést is. A levéltetvekkel terjedő vírusokat afidofil vírusoknak nevezzük. A legnagyobb jelentőségű szántóföldi növényi vírusok közé tartozik a BYDV, amely az árpán kívül a zabot, a búzát, a kukoricát, a tritikálét és a rizst is képes károsítani. (Bozsik et al., 1997, Szunics et al., 2000).

Egy másik jelentős vektorcsoport a kabócák, melyek szintén vírusvektor rovarok és cikadofil, vagyis kabócák által átvihető vírusokat terjesztenek. Az általam is vizsgált *P. alienus* is egy vírusvektor faj. Kizárólagos terjesztője a WDV-nek. A WDV a Geminiviridae családjába tartozik és egyszikűeken fordul elő. Ezek közül a termesztett növények a búza (*T. aestivum* L.), az árpa (*H. vulgare* L.), a rozs (*S. cereale* L.), a zab (*A. sativa*) és a tritikálé. Ezen kívül azonban a WDV számos más vadon élő fűfélélet is megfertőz. Ide tartozik többek között a gabonarozsнок (*Bromus secalinus* L.), az olaszperje (*Lolium multiflorum* Lam.), a hélazab (*Avena fatua* L.), az árva rozsнок (*Bromus inermis* Leyss.), az fedélrozsнок (*Bromus tectorum* L.), az egérárpa (*Hordeum murinum* L.), az angolperje (*Lolium perenne* L.), a konkolyperje (*Lolium temulentum* L.), a meddő zab (*Avena sterilis* L.), a homoki zab (*Avena strigosa* Schreb.), az egynyári perje (*Poa annua* L.), a lenvadóc (*Lolium remotum* Schrk.), valamint a nagy széltippan (*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv.). A termesztett díszfüvek közül a tollkalászon, vagy nyuszifarokfűvön (*Lagurus ovatus* L.) fordul elő (Pfrieme et al., 2023).

6. Táplálkozásra adott növényi válaszok/reakcióutak

A fent leírtakból kiderül, hogy alapvetően különbözik egymástól a rágó és szűrő-szívó szájszervű herbivór (szipókás) rovarok táplálkozása, ezáltal az általuk kiváltott növényi reakciók is (Denno et al., 2000, Koornneef and Pieterse, 2008).

A rágó szájszervű rovarok táplálkozása következtében tipikusan a jázmonsavhoz kapcsolt jelátviteli útvonalak aktiválódnak a növényekben, melyek növényfajtól függően emésztés gátló vagy riasztó anyagok teremelését válthatják ki az egész növényben (Schweiger et al., 2014). Ezzel szemben a szipókás rovarok táplálkozása során jellemzőbb az ún. szalicil savhoz kapcsolt jelátviteli útvonal aktiválódása, illetve egyes növénycsoportoknál a floém szövetekben a kalcium csatornák kinyílása (Tjallingii, 2006). Ezek a reakciók olyan anyagok – főleg fehérjék - termelődését váltják ki, melyek a floém csövekben vagy a szipókás rovarok tápcsatornájában koagulálódhatnak, így azok elzárásával akadályozzák a növényi

nedv szívását (Will et al., 2007). Az, hogy a rovarok táplálkozása által indukált növényi hormontermelés következményeként megváltozik a növényi anyagcsere, önmagában nem feltétlenül jelent negatív hatást a rovarokra nézve. Sőt, az egyszerre jelen lévő fajok akár pozitív hatást is gyakorolhatnak egymásra. A különböző rovarok addicionális hatása eredményezheti azt is, hogy a lecsökkent növényi ellenálló képesség miatt az egyidejűleg táplálkozó rovarok hatékonyabban képesek az adott növényt fogyasztani. Szemléletes példája ennek egy paradicsomon végzett kísérlet, melyben a *Spodoptera exigua* (Hubner, 1808) (Noctuidae) és *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878) (Aphididae) fajok kapcsolatát vizsgálták. A levéltetvek által kolonizált növényeken nőtt a *S. exigua* hernyók túlélési aránya, valamint az általuk elfogyasztott növényi biomassa is a kontroll csoportéhoz képest (Stout et al., 1997). Szintén pozitív, kölcsönösen előnyös hatást gyakorolt egymásra egy fontos rizs kártevő kabócafaj a *Nilaparvata lugens* (Stål, 1854) (Delphacidae) valamint a *Chilo suppressalis* (Walker, 1863) (Crambidae) hernyója. A kutatók megállapították, hogy mind a kabócák, mind a hernyók közvetlenül és közvetetten is profitálnak abból, ha együttesen támadják meg ugyanazt a gazdanövényt. A két kártevő általi szimultán fertőzés javította a gazdanövényt, mint táplálékforrás minőségét, különösen a hernyók számára, mivel a kabóca teljes mértékben elnyomja a hernyók által kiváltott proteáz-inhibitorok termelődését. Ez azt jelenti, hogy a kabóca táplálkozása semlegesíti a hernyók által kiváltott növényi védekezési reakciókat, így a hernyók sokkal jobban fejlődnek a mindkét kártevő által fertőzött növényeken, mint azokon, amelyeket csak hernyó károsított. Mindkét kártevő adaptálta tojásrakási viselkedését, erős preferenciát mutatnak a másik faj által már fertőzött/kolonizált növények iránt, ami a csökkent parazitizmus kockázatával magyarázható (Liu et al., 2021). Soler et al. (2012) kutatásában a káposztalevéltetű és a káposztalepke, a *Brevicoryne brassicae* (L, 1758) (Aphididae) és a *Pieris brassicae* (L, 1758) (Pieridae) fajok egymásra, valamint a gazdanövényre (*Brassica oleracea* L.) gyakorolt hatását vizsgálták. A levéltetvek által kolonizált növényen a hernyók gyorsabban fejlődtek, ráadásul nagyobb testtömegre tettek szert. Az ilyen hatások hátterében egyrészt az egyik faj által tompított növényi rezisztencia (Soler et al., 2012), másrészt például a növényi nitrogéntartalom hatékonyabb kiaknázása állhat. A károsított növény tápanyagtartalmának megváltozására szemléletes példa a Gibberd et al. (1988) által végzett vizsgálat. Különböző, előzetesen mesterségesen károsított, valamint intakt tápnövények elfogadottságát vizsgálták trópusi lápi bagolylepke (*Spodoptera littoralis*) (Boisduval, 1833) (Noctuidae) hernyók esetében. Kísérletek igazolták, hogy az éger (*Alnus glutinosa* L.), a galagonya (*Crataegus monogyna* L.) és a nyír (*Betula pendula* L.) – esetében is általánosan csökkent a mesterségesen károsított levelek elfogadottsága a *S. littoralis* lárvái számára. A mesterséges sebzés valószínűleg változásokat idéz elő a táplálék kémiai összetételében és tápértékében, ami hátrányosan befolyásolja a rovarok teljesítményét.

Növényvédelmi szempontból szintén nagyon jelentősek – ha nem fontosabbak, azok az eredmények, amelyek azt mutatják, hogyan képes egy herbivór negatív hatást gyakorolni egy kompetítor fajra. Lynch et al. (2006), valamint Kaplan et al.

(2007) azt vizsgálták, hogy hogyan hat egymásra és a gazdanövényre az *Empoasca fabae* (Harris, 1841) (Cicadellidae) és a *Leptinotarsa decemlineata* danaus táplálkozása. Ehhez, a burgonya növényeket (*Solanum tuberosum* L.) először különböző mennyiségű kabóca egyeddel kolonizáltatták, majd rárakták a burgonyabogarakat. Az eredmények alapján, a kabócák által kolonizált növényeken a burgonyabogarak túlélése, tömege, tojásaik száma és tömege, tehát az összbiomassza is csökkent. Emellett megnőtt a lárvák kifejlődéséhez szükséges idő. Vagyis, a kabóca táplálkozása következtében kialakult indukált rezisztencia negatívan hat a bogarakra, mind a fejlődés, mind a szaporodás szempontjából. Más vizsgálatokban azt is sikerült igazolni, hogy a kompetíció az ellenkező irányban is működik ennél a fajpárnál, a fajok együttes jelenléte esetén mindkét faj kevesebb utódot produkált, vagyis csökkent a fitnessük (Tomlin and Sears, 1992). További példák pedig azt mutatják, hogy az azonos növényt fogyasztó rovarok egymásra gyakorolt hatása nem csak a fajpár identitásától, táplálkozásmódjától, hanem megjelenésük időbeli szekvenciájától is függ (Davidson-Lowe et al., 2018).

Az eddigiekben tárgyalt példák a táplálékhalózatokban azonos szinten jelenlévő fajok interakcióit mutatták, de legalább ilyen fontosak azok az esetek, mikor egy másik guild tagjait is befolyásolja a növény közvetítette kompetíció (Kaplan and Denno, 2007). Ez gyakran nyilvánul meg úgy, hogy a herbivór táplálkozásának hatására a növény illatanyagokat bocsát ki, amelyek vonzzák a növényen táplálkozó kártevő természetes ellenségét (Hare, 2011, Kessler and Heil, 2011). Guerreri et al. (2013) azt vizsgálták, hogy az *Aphidius ervi* (Haliday, 1834) (Braconidae) fürkészdarázs milyen gyakran választja az *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (Aphididae) levéltetűvel fertőzött *Vicia faba* (L.) növényt, a kontroll növényekhez képest. A fertőzött növény egyértelműen vonzotta a parazitoidot.

A növény-közvetítette herbivór interakciók kutatása azért is izgalmas, mert a hatás kimenetele nem jósolható meg egyszerűen. A fenti példákból is látszik, hogy ha több herbivór faj azonos növényt egyszerre fogyaszt, vagy eltérő sorrendben kolonizál, az interakciók kimenetele változatos lehet. Ezt a változatosságot célzottan mutatták be McGuire and Johnson (2006), akik egy kankalin fajon több, mint 10 különböző táplálkozási móddal vagy szájszervvel rendelkező fajpár interakcióját vizsgálták meg, ezek közt számos esetben megfigyelve az egymásra gyakorolt pozitív vagy negatív hatást, melyek az egyes fajok abundanciájában, fogyasztásának mértékében, az egyedek vagy a szaporító képletek tömegében mutatkozott meg.

Azonban a növényi válaszok kiváltásában nem csupán a táplálkozás önmagában játszhat szerepet, hanem a szipókás rovarok által kiválasztott mézharmat is jelentős hatással bírhat a növényi védekezőrendszerre. Ezt azért fontos megemlíteni, mert a szipókások táplálkozásához szervesen kapcsolódik a mézharmat ürítés. Egy rizs (*Oryza sativa* L.) növényen végzett kutatásban laboratóriumi körülmények között vizsgálták, hogy hogyan hat a növényi védekezőképességre egy kabócafaj (*Nilaparvata lugens*) táplálkozása, valamint mézharmat ürítése. A vizsgálat eredményei szerint a *Nilaparvata lugens* mézharmatában található

mikroorganizmusok hatékonyan képesek aktiválni a rizs védekezési mechanizmusait. Ez a válaszreakció kiegészíti a kabóca nyálában lévő elicitorok, valamint a rovar táplálkozása során keletkező mechanikai sérülések által kiváltott növényi válaszokat (Wari et al., 2019).

A rovarvilágban egyes fajoknál ismert a hangyák és levéltetvek közötti mutualisztikus kapcsolat: a hangyák gondozzák és védik a levéltetveket a predátorokkal szemben, míg a levéltetvek mézharmatot termelnek számukra, amely a hangyák számára jelentős energiatartalmú táplálékforrás. Az ilyen, hangyákhoz asszociált életmódot folytató levéltetűfajokat mirmekofil levéltetveknek nevezzük (Kronauer and Pierce, 2011). Gabonában károsító levéltetűfajok esetében azonban ez a jelenség nem jellemző.

ANYAG ÉS MÓDSZER

1. Vizsgált objektumok

1.1. Növények

A laboratóriumi kísérletekhez 2-4 leveles fenológiai fázisú árpa növényeket (*Hordeum vulgare*, Mv. Conchita fajta) használtam, egyenként kis (2 dl űrtartalmú) cserepekbe ültetve. Ezeket a növényeket minősített, kórokozómentes vetőmagból szaporítottam, majd klímakamrában neveltem 21 °C-on, napi 16 órás megvilágítás (L16:D8) és 40-50%-os relatív páratartalom mellett.

A rovartenyészetek fenntartásához körülbelül 10 magot ültettem egy-egy nagyobb (1,2 literes) cserépbe. A rovarokat akkor helyeztem rá a növényekre, amikor azok elérték a bokrosodási stádiumot. Minden cserepes növényre izolátorhálót (Organza white 4001, 0,1 mm-es szövetsűrűség) helyeztem. A növények fenntartása a korábban ismertetett paramétereknek megfelelően történt.

1.2. Rovarok

A *P. alienus* alapállományát ugyanolyan körülmények között tartottam, mint a növényeket. A kabócákat a hálóval borított, cserepes árpanövényeken neveltem. A mérésekhez az egyedeket ebből az állományból válogattam ki. Ezt az alapállományt a hosszútávú genetikai leromlás elkerülésének érdekében rendszeresen frissítettem, terepről behozott, előzetesen 1 generáció kinevelődéséig karanténban tartott, izolált egyedekkel. Ezeket a kabócákat jellemzően gabona árvakelésekről vagy őszi vetésekről gyűjtöttem be, Páty, Zsámbék, Tök és Perbál környékén, majd 1 új generáció kinevelése után vegyítettem őket az alapterítéssel.

A *R. padi* kolóniát a kabócatenyészethez hasonlóan tartottam fenn, egy külön erre dedikált helyiségben.

A vetésfehérítő bogarakat (*Oulema* spp.) egy kisméretű (1,5 × 1,5 m) kísérleti árpatablából gyűjtöttük (Adyliget), amelyet kifejezetten a környező területekről érkező *Oulema* fajok vonzására tartottunk fenn. A begyűjtött rovarokat a lehálózott, cserepes árpanövényeken tartottuk a klímakamrában, 21 °C-on, napi 16 órás megvilágítás mellett (L16:D8).

Egy 135 példányt tartalmazó mintán végzett egyszeri faji határozás eredményeként a tenyészetben az egyes fajok aránya a következő volt: *O. melanopus* 83%, *O. duftschmidi* 11%, *O. rufocyanea* 6%.

2. Vizsgálati módszerek

2.1. Kísérlet 1 - nyálhüvely festés

2.1.1. Alkalmazott oldatok

A koncentrált vizes fukszin oldatot (5% tömegszázalék) az Acid Fuchsin CAS [3244-88-0] (Reanal labor) pigmentből készítettem ioncserélt víz felhasználásával. Mivel oldószerként vizet használtam, nem pedig tömény ecetsavat, az oldatot finom rázással kellett elkeverni, míg a festékpórt teljesen fel nem oldódott. Az oldatot szűrőpapíron átszűrve biztosítottam, hogy oldatlan részecskék ne maradjanak az oldatban. A vizes metilzöld oldatot (1% tömegszázalék) a Methyl Green CAS [7114-03-6] (Sigma-Aldrich) pigmentből készítettem, ugyanazon eljárást követve, mint a fukszin esetében. A PBS (foszfátpufferes sóoldat) elkészítéséhez egy PBS tablettát (Sigma-Aldrich) oldottam fel 200 ml ioncserélt vízben, aminek a teljes oldódását mágneses keverő segítette elő. A fel nem használt PBS-oldatot jól záródó edényben, 5 °C-on tároltam. A kivágott levélszeletek áttetszővé tételét 20%-os KOH oldatban (CAS [1310-58-3], Reanal labor) végeztem. A vékony metszetek derítésére DL-tejsavat (puriss.) (CAS [598-82-3], Reanal labor) alkalmaztam, amelyet 1,5 cm átmérőjű bepárlóedénybe helyeztem. Az ágyazó oldat 96%-os etanoltól (CAS [64-17-5], Reanal labor) és 87%-os glicerintől (CAS [56-81-5], Reanal labor) állt, 1:1 térfogatarányban. Az oldat elkészítéséhez 5 ml etanolt és 5 ml glicerint alaposan összeráztam.

2.1.2. Kabócékkal végzett előkezelés

A kabócék táplálkozási területének leszűkítése érdekében a kabócékat mikroizolátorokba helyeztem és 2 leveles árpanövények első levelére kerültek (növényenként 1 izolátor). Az izolátorok 5 cm hosszúak és 3 cm szélesek voltak, spirálkötő elemek darabjaiból készültek (Office Depot, cikkszám: 555.4995). A spirál hengeres felületét izolátorhálójával fedtem be (szálátmérő: 0,07 mm, nyílásméret: 0,23 × 0,33 mm, levegőáteresztés: 62%; Rayher), amelyet hőre lágyuló ragasztóval rögzítettem. A két nyitott végét félbevágott poliuretán habdugókkal zártam le, amelyeken keresztül a levél áthaladt (9. ábra).



9. ábra A növényekre helyezett mikroizolátor, melynek belsején keresztülhalad az árpa levél. A mikroizolátorok két vége poliuretán habdugókkal van lezárva. A mikroizolátorokban helyeztem el a kabócákat az előkezeléshez (Fotó: Tholt)

Minden izolátorba két kabócát helyeztem, amelyek 24 órán keresztül táplálkozhattak. Ez idő alatt több nyálhüvelyt képeztek a levélszövetben, esetenként tojásokat is raktak. Összesen 147 ismétlést végeztem el az előkezelés során.

2.1.3. A nyálhüvelyek lokalizálása

A kabócák eltávolítása után, nyálhüvelyek pontos helyének meghatározásához a korábban izolált 3 cm hosszúságú levélrészét kivágtam. Az áttisztításhoz a levélrészét 4 percre, 40 °C-on, Eppendorf-csőben KOH oldatba helyeztem. Ezután először 1 percig 200 ml ioncserélt vízben, majd PBS-oldatban mostam, hogy a KOH-maradványokat eltávolítsam. Ha a feldolgozás nem történt meg azonnal, a kiszáradás elkerülése érdekében a levelet vízben tároltam. Ezt követően a levelet 5%-os vizes fukszin oldatban 60 percig, 23 °C-on festettem. A festést egy vízszintes rázóban (60 rázás/perc) végeztem, amely megakadályozta a pigmentek kicsapódását, ezáltal egyenletesebb festést eredményezett. A rázás továbbá elősegítette a festék jobb penetrációját a nyálhüvelybe. A festés után a leveleket ismét 200 ml vízben mostam 1 percig.

2.1.4. Nyálhüvely metszetek készítése kézi mikrotóm technikával

A nyálhüvelyek kezdőpontját - amely a festés után magenta foltként látszott - sztereomikroszkóppal (Olympus SZX-TR30) lokalizáltam. A metszést a levélerekre merőleges irányban végeztem, éles borotvapengével (Wilkinson Sword Classic). A cél a lehető legvékonyabb, de még ép nyálhüvelyet tartalmazó metszetek készítése volt, amely több ismétléses próbát igényelt. A penge mozgását a mutatóujjam

hegyével vezettem, és gyengéd, de határozott mozdulatokkal végeztem a vágást. A metszést friss mintákon kellett végezni, mivel a levelek gyorsan kiszáradtak. A szeletek derítését 90 °C-ra felmelegített tejsavban, 30–40 percen át végeztem, a klorofill mennyiségétől függően. Melegítés nélkül is lehetséges volt a derítés, de ebben az esetben lényegesen lassabban ment végbe.

2.1.5. Mikroszkópos vizsgálat és kontrasztosítás

Amikor a metszet már teljesen áttetsző volt - kivéve a nyálhüvelyt, ami magenta színre festődött - kontrasztosító festést végeztem metilzöld oldattal. A mikroszkópos tárgylemezre két csepp festéket cseppentettem Pasteur-pipettával, majd a metszetet teljesen belemerítettem az oldatba kb. 0,5–1 percig. A festett metszetet egy hegyes tű segítségével eltávolítottam, majd vízben alaposan kimostam, míg a felesleges festék ki nem oldódott. Ezt követően a szeletet etil-alkohol-glicerin ágyazóoldatba helyeztem egy 76 × 26 mm-es tárgylemezre (Thermo Scientific). A metszetet úgy helyeztem el, hogy a festett nyálhüvely a felső felszínhez kerüljön közelebb. A mikroszkóp alatti manipuláláshoz volfrám tűt vagy 5SA csipeszt (Dumont) használtam.

A végleges festési módszer kialakítását összesen 34 különböző festék-, derítőoldat-, kontrasztfesték- és főzési idő kombináció előzte meg, amelyeket táblázatban foglaltam össze (1. táblázat).

1. táblázat A festési eljárás közben kipróbált festék-, derítőoldat-, kontrasztfesték- és főzési idő kombinációk összefoglalása

Eljárás azonosító	Derítés	Derítés hőmérséklete	Derítés ideje	Nyálhüvelyt színező festék	Festési hőmérséklet	Festés ideje	Kontrasztosítás	Példa fotó
1	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	2'	Metilzöld	
2	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilénkék	
3	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Kristályibolya	
4	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Coomassie briliánskék	
5	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Szafranin	15. ábra C
6	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilzöld	
7	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	16'	Kristályibolya + Szafranin	15. ábra A
8	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	16'	Szafranin + Metilzöld	15. ábra H
9	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	16'	Metilzöld + Metilénkék	
10	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Lignin pink 1%	24 °C	5'	Kristályibolya	15. ábra B
11	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Lignin pink 1%	24 °C	5'	Kristályibolya	15. ábra D
12	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	2'	Metilzöld + Crystal violet	15. ábra E
13	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	2'	Vizes fukszin	
14	DL-tejsav puriss.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	3'	Vizes fukszin	
15	Glicerín 87% a.r.	80 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	2'	Toluidinkék	
16	KOH (20% w/v)	40 °C	2'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	2'	Toluidinkék	15. ábra I
17	Glicerín 87% a.r.	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin	
18	DL-tejsav puriss.	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin	
19	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin	
20	Glycerol (87%)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilzöld	
21	DL-tejsav puriss.	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilzöld	

22	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilzöld	
23	Glicerin (87%)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin + Metilzöld	
24	DL-tejsav puriss.	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin + Metilzöld	
25	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Vizes fukszin + Metilzöld	15. ábra G
26	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Metilzöld	
27	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Lignin pink	15. ábra F
28	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2%	24 °C	4'	Lignin pink + Metilzöld	
29	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Savas fukszin 0,2% majd Lignin pink 1%	24 °C	4'	Metilzöld	
30	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Vizes fukszin 1%	24 °C	16'	Metilzöld	
31	Vizes fukszin 1%*	40 °C	4'	-	-	-	Metilzöld	
32	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Vizes fukszin 1%	40 °C	30'	Metilzöld	
33	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Vizes fukszin 1% + Tween20	40 °C	30'	Metilzöld	
34	Desztillált víz	40 °C	4'	Vizes fukszin 1% + Tween20	40 °C	30'	Metilzöld	
35	KOH (20% w/v)	40 °C	4'	Vizes fukszin 1%	24 °C	60'	Metilzöld	

* Azt teszteltem, hogy vajon kivilágosítja-e a sejteket (40 °C-ra hevítve)

2.1.6. Tárolás és újrafestés

A festett metszetek néhány hétig tárolhatók az ágyazó oldatban, zárt tárolóedényekben. Hosszú távú tároláshoz a minták glicerinben, +5 °C-on is megőrizhetők, bár a festett területek néhány hónap után elhalványulhatnak. Ilyen esetekben a metszetek újrafestése lehetséges. A tárolóközeggől való eltávolítás után először alapos vízzel való mosás szükséges. Amennyiben a sejtek összeesnek a mosás során, tejsavval visszaállíthatók azok, azonban ezt követően ismét vízben történő mosással kell eltávolítani a tejsavat. Az újrafestés a vízzel mosott mintákon történik, 0,5–1 percig tartó fukszin oldatos festéssel, ügyelve arra, hogy ne történjen túlzott festés. A felesleges festéket vízzel való öblítéssel lehet eltávolítani. Az edénynyalábok metilzölddel is újrafesthetők. A vízzel való öblítés után a metszetek ismét az ágyazó oldatba helyezhetők, és az elsődleges festés során alkalmazott módon vizsgálhatók tovább.

2.2. Kísérlet 2 – Terepi vizsgálatok

A kísérleteket és megfigyeléseket két éven keresztül (2021 és 2022), két különböző helyszínen, összesen négy táblán végeztük, annak érdekében, hogy valós idő- és térbeli ismétlést biztosítsunk. 2021-ben a kísérleti terület Martonvásáron helyezkedett el, ahol két szomszédos, egyenként 0,1 hektáros őszi búza táblát használtunk fel, két különböző búzafajtaival. 2022-ben két újabb tábla került bevonásra két különböző helyszínen: egy 0,2 hektáros őszi búza tábla Martonvásár közelében és egy 0,6 hektáros őszi árpa tábla Környén (22A, illetve 22B tábla). Minden vizsgálatban a táblák egyik oldalán erdő, a többi oldalon pedig szántóföldek vagy művelt területek helyezkedtek el. Egyik vizsgált tábla sem kapott semmilyen növényvédő szeres kezelést és még abban az esetben is, ha a szomszédos táblákat permetezték, 20 méteres vegyszermentes védősávot alakítottunk ki.

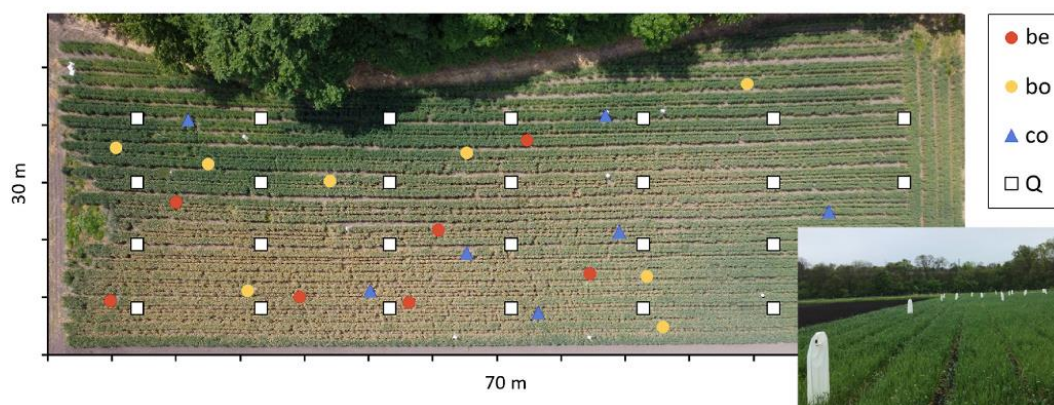
2.2.1. A természetes ellenségek hatása az *Oulema* fajok kártételére

E kísérleti elrendezés célja az volt, hogy kvantifikáljuk a természetes ellenségek hatását az *Oulema* spp. által okozott levélkárosításra és a végső termés hozamra búza és árpa esetében. A módszer lényege mesterséges vetésfehérítő bogár-fertőzések létrehozása volt egyedileg kijelölt növényeken, majd ezek összehasonlítása két kezelési csoportban és a kontroll kezelésben:

1. Az egyik kezelésben a növényeket rovarhálóval fedett ketrecekkel védtük a természetes ellenségektől a lárvák kritikus táplálkozási időszakában (inkubációs időszak, 35 nap).
2. A másik kezelésben a ketrecet az inkubációs időszakot (14 nap) követően az expozíciós időszakban (21 nap) eltávolítottuk, így a természetes ellenségek szabadon hozzáférhettek a fertőzött növényekhez.

3. A kontroll kezelés ketrec és mesterséges betelepítés nélküli növényegyedek megfigyelését jelentette.

A kísérlethez az őszi búza és árpa egyedeit választottuk ki a négy kísérleti táblában a bokrosodás korai szakaszában (Feekes-skála F2–F4). A kijelölt növények közvetlen környezetéből (40 cm átmérőjű körben) eltávolítottuk a többi növényt, majd a talajt homokkal borítottuk. Ketreceket kizárólag az első és a második kezelési csoportban alkalmaztunk, a kontroll csoportban nem. Ezek célja egyrészt a mesterséges *Oulema* fajokkal történő fertőzés biztosítása, másrészt a természetes ellenségek kizárása volt – mind az imágók, mind a lárvák elöl. A mesterséges fertőzést 10 darab kifejlett *Oulema* spp. imágó betelepítésével valósítottuk meg minden egyes ketrecben. Az imágók itt tojásokat raktak, majd a kikelő lárvák táplálkoztak a növény levelein. A bogarakat a kísérleti helyszínek közelében található, vegyszermentes táblákról gyűjtöttük, közvetlenül a rajzásukat követően. A nemek szerint nem válogattuk szét őket, így az ivararány véletlenszerű volt. A 10 imágó betelepítése elegendőnek bizonyult a peték és lárvák megfelelő számának biztosításához (a mesterségesen fertőzött növényeken a lárvák átlagos száma a szárankénti inkubációs időszak végén 3,7 volt, 95%-os konfidencia-intervallum: 1,4–6,1), amely megfelelt más terepi vizsgálatokban közölt értékeknek (Jossi and Bigler, 1996, Webster and Smith, 1983, Ihrig et al., 2001, Steinger et al., 2020b). A kizáró ketrec egy hosszúkás zsákszerű szerkezet volt, melyet belülről acélhuzalos váz támasztott meg (alsó átmérő: 35 cm, magasság: 130 cm). A zsák anyaga finom fehér háló volt (Organza white 4001, 0,1 mm-es szövetsűrűség). Az oldalán cipzáras nyílás biztosította a hozzáférést a megfigyelésekhez és beavatkozásokhoz, alján felvarrt peremmel, amelyet a homokréteg alá tettünk el, megakadályozva ezzel a természetes ellenségek bejutását, illetve a bogarak kijutását a talajfelszínen keresztül. A kísérleti növények elhelyezését és a kezeléseket kiosztását véletlenszerűen végeztük (10. ábra).



10. ábra A ketreces és a károsodási gradiens kísérlet kísérleti elrendezésének sematikus ábrázolása a 22A jelű parcellában. A ketreces kísérlet kísérleti növényeit színes szimbólumok jelölik, míg a károsodási gradiens természetes kísérlet 0,25 m²-es kvadrátjait fehér téglalapok mutatják. A méretarányt a tengelyek szemléltetik. A ketreces kísérlet kizárásos kezeléseinek jelölése: be = bogár hozzáadva, zárt (kizárásos) ketrec; bo = bogár hozzáadva, nyitott ketrec; co = kontroll; Q = kvadrát a károsodási gradiens kísérletben.

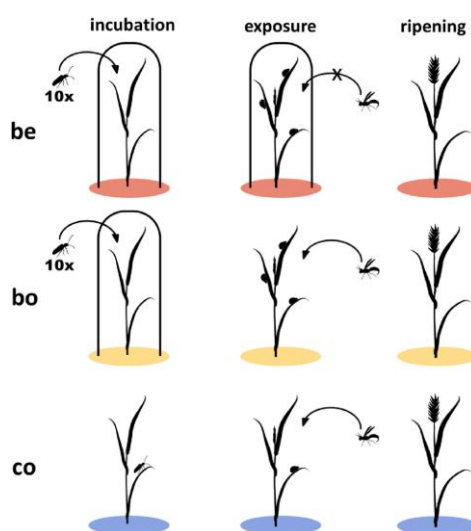
Figyelembe véve a kísérleti növények térbeli véletlenszerűen egyenetlen eloszlását, a közelségi adatok alapján térbeli „klasztereket” határoztunk meg. Egy klaszterhez azok a növények tartoztak, amelyek egymáshoz közelebb voltak, mint bármely más növényhez a távolságmátrix alapján. Így 2–8 növényből álló klasztereket kaptunk. A klasztereket blokk változóként alkalmaztuk a statisztikai modellekben, térbeli ismétlések figyelembe vételéhez. A levélkárosodást csak a zászlós leveleken mértük. A károsítás mértékét egy referencialap segítségével becsültük meg, amely különböző mértékű *Oulema* fajok által károsított, lefényképezett leveleket tartalmazott a hozzájuk tartozó százalékos értékekkel. E leveleket természetes körülmények között gyűjtöttük, és az ImageJ 1.53 programmal (Rasband, 2022) mértük meg a károsított levélfelület arányát. A terepi felmérést két megfigyelő végezte, az értékeléseik átlaga került rögzítésre.

2.2.2. Kísérleti kezelések és elrendezés

A ketreces kísérlet öt szakaszból állt:

1. növények izolálása
2. mesterséges vetésfehérítő fertőzés, inkubációs szakasz
3. természetes ellenségeknek való kitettség, expozíciós szakasz
4. érés
5. betakarítás.

A kísérlet elején kiválasztottuk a vizsgálatra szánt növényeket, melyek a kísérlet alapegységei voltak, majd az előzőekben leírtak szerint izoláltuk őket. A növényeket három kezelési csoportba osztottuk az alkalmazott kizárási mód szerint (11. ábra).



11. ábra A ketreces kísérlet kezeléseinek sematikus ábrázolása, a főbb szakaszok feltüntetésével. Kezelések: be = *Oulema* spp. hozzáadva, végig ketreccel zárt; bo = *Oulema* spp. hozzáadva, majd az inkubációs szakasz után nyitott ketrec; co = kontroll, ketrec nélküli növények (kezeletlen)

2021-ben minden kezelési csoportban 6 ismétlést, 2022-ben pedig 8 ismétlést alkalmaztunk táblánként. A kezelések megkezdése az inkubációs szakasz elején történt, azaz május első hetében, amikor a növények a szárba indulás szakaszában voltak (Feeke-skála F5–F6, árpa esetén F9). Két kezelési csoport növényeit ketrecekkel fedtük be az inkubációs periódus idejére, így biztosítva a korábban ismertetett mesterséges fertőzést. A harmadik, kontroll (co) csoportban nem alkalmaztunk sem ketrecet, sem fertőzést. Az inkubációs időszak körülbelül két hétig tartott, mely alatt a bogarak petét raktak, és részben ki is keltek a lárvák. Az inkubáció végén eltávolítottuk a felnőtt bogarakat, megszámloltuk a petéket és lárvákat, és rögzítettük a kezdeti levélkárosodás mértékét („károsítás 1”). Ekkor a ketrecben tartott növényeket két további csoportba osztottuk: a „kizárásos” (be) kezelési csoportban visszatettük a ketrecet, míg a „nyitott” (bo) csoport növényeit ketrec nélkül hagytuk, így a természetes ellenségek szabadon hozzáférhettek. A kitétségi szakasz nagyjából három hétig tartott, egészen a kalászhányásig (F10). Ennek végén a kizárásos kezelésekből is eltávolítottuk a ketreceket (innen már egyik növény sem volt lefedve). Ekkor történt a második levélkárosodási felmérés („károsítás 2”, azaz késői károsítás). A lárvák többsége ekkorra már eltűnt a növényekről, feltehetően elvonultak bebábozódni a talajba. Az érés szakaszában nem történt további megfigyelés. A kontroll növényeken is elvégeztük a peteszámolást, lárvaszámlálást és károsítás-felmérést a fenti időpontokban és módszerekkel. Az összes kísérleti növényt kézzel takarítottuk be, néhány nappal a teljes tábla betakarítása előtt.

2.2.3. Természetes károsítás vizsgálata

2022-ben a 22A jelű táblán, a búza kalászhányás stádiumában (F10), egy természetes eredetű *Oulema* fajok általi fertőzés következtében nem egyenletes eloszlású levélkárosodást figyeltünk meg. Egy későbbi elemzés során – amelyhez egy DJI Mini 1 típusú drónnal készített légifelvételt használtunk (2022.05.31-én, a ketreces kísérlet kitétségi időszakának végén készült, amikor már kialakultak a kár 2 értékek) – nyilvánvalóvá vált, hogy a táblán belül egyértelmű levélkárosodási gradiens volt jelen. Ennek kiaknázására a fotón először virtuálisan kijelöltünk egy 4×7 -es rácshálót, amely lefedte az egész táblát. A rácspontokon a levélszíneződést vizuálisan becsültük egy 0–10-es skálán. Megállapítottuk, hogy ez a gradiens szinte teljes egészében lefedi azokat a zászlóslevél-károsodási értékeket, amelyeket a ketreces kísérlet legközelebbi kontrollnövényein mértünk. A kontrollnövények levélkárosodása és a legközelebbi rácspont becsült értéke között erős korrelációt találtunk ($R = 0,93$, $N = 8$, $P = 0,0008$). A regressziós egyenlet alapján a maximális, 10-es becsült kárérték 93,9%-os zászlóslevél-károsodásnak felelt meg. Az aratáskor fizikailag is kijelöltük a rácshálót a táblán, és minden rácspontonál $0,25 \text{ m}^2$ -es kvadrátból gyűjtöttük be az összes kalászt. Ezzel a módszerrel célunk az volt, hogy nagyobb minták alapján becsüljük meg, hogyan befolyásolja a levélkárosodás a különböző terméskomponenseket, szemben a kizárólag kézzel betakarított egyedi növényekből származó adatgyűjtéssel.

A termésparamétereket a laborban elemeztük a kézzel betakarított kalászokon. A ketreces kísérlet esetén egyedi növényekről gyűjtöttünk kalászokat, míg a károsítási mértékes kísérletben a kalászokat 0,25 m²-es kvadrátokból gyűjtöttük. Mindkét esetben a kalászokat közvetlenül a nádusz alatt vágtuk le ollóval, minimalizálva a szárdarabot. Ezután a kalászokat Hege 16 típusú cséplőgéppel (Wintersteiger, Németország) dolgoztuk fel, és a pelyvamentes szemeket további vizsgálatnak vetettük alá. A magok számát mintánként Contador magszámláló géppel (Pfeuffer, Németország) kvantifikáltuk, míg a szemek össztömegét (a továbbiakban: terméshozam) hagyományos precíziós analitikai mérlegen határoztuk meg. A szemek fizikai paramétereit, köztük az ezerszemtömeget (TGW), Marvin Seed Analyser készülékkel (Marvitech GmbH, Németország) határoztuk meg az MSZ EN ISO 520:2011 szabvány szerint.

A szemmintákat Labmill 3100 típusú (Perten) kalapácsos malomban őrlöttük meg. Az őrleményből meghatároztuk a fehérje-, glutén-, keményítő- és nedvességtartalmat, a vízfelvevő képességet, valamint a Zeleny-indexet a kalibrált PerCon Inframatic 8611 NIR készülékkel (ICC 202, 1995), Balla et al. (2011) módszere alapján. A terméshozam jellemzésére minden kezelés és kísérlet esetében három alapparamétert használtunk: a szemtermést, az ezerszemtömeget (TGW) és a fehérjetartalmat. Ezeknek a paramétereknek a mérése a HUN-REN Mezőgazdasági Intézetben, a Kalászos Gabona Nemesítési Osztály munkatársainak a közreműködésével történt.

2.2.4. Statisztikai elemzések

Az *Oulema* fajok kár és a termésparaméterek magyarázatára lineáris vegyes modelleket (LMM, identitás linkfüggvénnyel, (Bolker et al., 2009)) alkalmaztunk térbeli véletlen tényezők bevonásával. A modelleket normáeloszlás feltételezése mellett becsültük az l_m vagy, ha véletlen tényezőt is bevontunk, a l_{mer} függvényekkel az l_{me4} R-csomagból (Bates et al., 2015, R Core Team, 2023). Az illeszkedések eloszlását QQ-plottal ellenőriztük, amennyiben az eloszlások idokolttá tették, négyeztgyök transzformációt alkalmaztunk.

Annak vizsgálatához, hogy a természetes ellenségek csökkentik-e a vetésfehérítő bogár által okozott levélkárosodást a négy kísérleti helyszínen végzett ketreces kísérletek egyesített adatállományát használtuk. A természetes ellenségek az expozíciós időszak alatt csak a „nyitott” kezelésű növényeken értek hozzá az *Oulema* fajok lárváihoz, míg a kizárásos kezelésekből nem értek hozzá. Ezért összehasonlítottuk a levélkárosodás mértékét az expozíciós időszak elején (kár 1) és végén (kár 2) a kezelések között. Eredeti hipotézisünk alapján feltételeztük, hogy a kezdeti kárértékek nem különböznek, de a kezelések közötti eltérés az expozíció végére kialakul. A modellekben figyelembe vettük a kiindulási tojás- és lárvaszámot, ugyanakkor a vetésfehérítő bogár tojások száma nem gyakorolt szignifikáns hatást, így a modellek egyszerűsítése érdekében ezt később kizártuk a további elemzésekből.

A levélkárosodás termésparaméterekre gyakorolt hatását a ketreces kísérletben és a természetes károsítást vizsgáló kísérletben is vizsgáltuk. A ketreces kísérletben a kár 1 és kár 2 hatását vizsgáltuk a három alapvető hozam paraméterre (x, y, z paraméter), az egyes kísérleti táblákat (lokálitás + év) random faktor-ként figyelembe véve. A természetes károsítós kísérlet esetében a drónfotók alapján 0–10-es skálán becsült károsítási értékeket használtuk. A modellekben a levélkárosodás mellett az árnyékolási hatást is független változóként vettük figyelembe a terméshozam változásának magyarázatához. Általánosabb következtetések levonásához kiszámoltuk a hozamparaméterek hatását is mindkét kísérlet esetén, az effectsize R-csomag eta_squared függvényével (Cauvain and Young, 2009). Ezek regresszió alapuló becslések, tehát a modellek nem önkényes skálán adják meg az eredményt, hanem valódi hatásméreteket tükröznek (Maggin et al., 2011).

Végül megvizsgáltuk, hogy a természetes ellenségek jelenléte közvetlen hatással van-e a termésparaméterekre, vagyis, hogy a ketreces kezelés, a lárvaszám, valamint a kísérleti blokk és klaszter véletlen tényezőként hatással vannak-e a hozamokra.

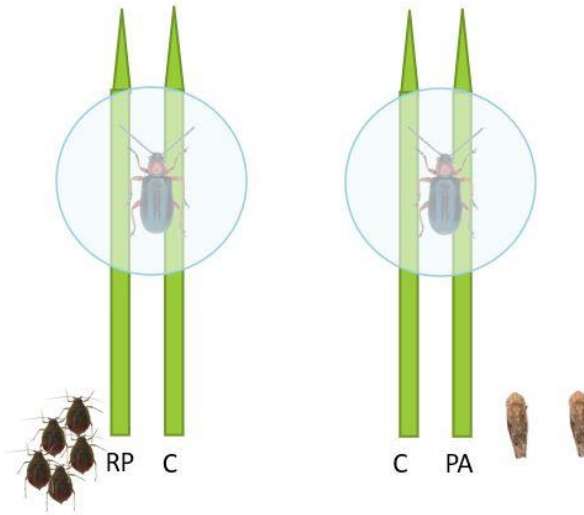
2.3. Kísérlet 3 – A *P. alienus* és a *R. padi* prekolonizációjának hatása az *Oulema* fajok táplálkozására

2.3.1. Kísérleti beállítás

Ebben a laboratóriumi vizsgálatban azt teszteltem, hogy a szipókás rovarok (*P. alienus* és *R. padi*) előzetes táplálkozása hogyan befolyásolja egy rágó szájszervű faj, az vetésfehérítő bogár (*Oulema* spp.) táplálkozási aktivitását. A vizsgálathoz választásos arénatesztet alkalmaztam. A kísérlet során Petri-csészéket használtam arénaként. Minden lefordított csésze alá két levelet helyeztem, amelyeket nem választottam le a növényekről: egy kezeletlen, intakt kontroll növény levelét és egy előzetesen szipókás rovarok által prekolonizált növény levelét. Az azénát úgy alakítottam ki, hogy a rovarok egy kb. 3cm hosszú levélrészhez férjenek hozzá. A prekolonizációhoz a korábban (Kísérlet 1) ismertetett mikroizolátorokat alkalmaztam, amelyeket 2–4 leveles árpanövények első lomblevelére helyeztem, növényenként egyet. A prekolonizáció időtartama 48 óra volt. A kontroll levelek esetében (N=40) az izolátorokat üresen hagytam, a kezelt növényeken pedig két szipókás rovarfajjal végeztem a prekolonizációt:

1. Kabóca (*P. alienus*): mikroizolátoronként 2 egyed, N=20,
2. Levéltetű (*R. padi*): mikroizolátoronként 5 egyed, N=20.

A prekolonizációs periódust követően a kezelt és kontroll növények leveleit párba állítottam, majd mindegyik aréna alá egy-egy vetésfehérítő bogár imágót helyeztem (12. ábra).



12. ábra A kísérleti elrendezés sematikus ábrázolása. A vizsgálat során a *Rhopalosiphum padi* és a *Psammotettix alienus* fajok *Oulema* spp. táplálkozására gyakorolt hatását elemeztem

A kísérletben az *Oulema* fajoknak történő kitettség időtartama 24 óra volt. A periódus végén az vetésfehérítő bogarakat eltávolítottam, a károsított levélrészeket levágtam, és nagy felbontású fényképet készítettem róluk. A levélkárosítás mértékének kvantifikálását az ImageJ képelemző szoftver segítségével végeztem. Az elemzés során először meghatároztam a táplálkozásnak kitett levelek teljes felszínét, ezt követően pedig a sérült levélfelület nagyságát. A relatív károsítás mértékét a károsított felület és a teljes levélfelület hányadosaként számítottam ki, majd az így kapott értéket 100-zal megszorozva százalékos formában fejeztem ki.

2.3.2. Statisztikai elemzés

A statisztikai elemzést az R 4.5.0 verziójában végeztük el (R Core Team 2025). A korábban meghatározott százalékos szám adatok alapján 50-50%-os eloszlást feltételeztünk a kontroll és a szipókások által prekolonizált levelek között. A teszt elvégzéséhez először minden kezeléspárosításnál megvizsgáltuk, hogy hol volt nagyobb a százalékos károsítás mértéke. Ez alapján 1-es és 0-s értékeket rendeltünk hozzájuk (az 1-es értéket a nagyobb károsítási százalékúhoz, a 0-t pedig a kevésbé károsítottához). Az ebből kapott binomiális (1/0) adatokat χ^2 próbával vetettük össze.

2.4. Kísérlet 4 – *Oulema* fajok táplálkozásának hatása a *P. alienus* táplálkozására és utódszámára

2.4.1. Kísérleti beállítás

Ebben a laboratóriumi vizsgálatban azt tanulmányoztam, hogyan befolyásolja egy rágó szájszervű rovar (*Oulema* spp.) táplálkozása egy szipókás rovar (csíkos gabonakabóca, *P. alienus*) táplálkozási viselkedését és potenciális utódszámát. A

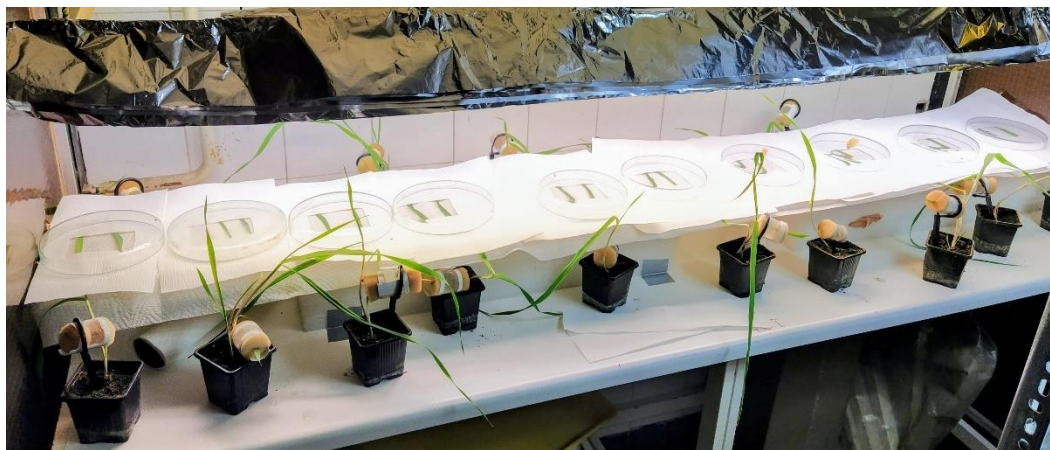
kísérlet során előzetesen kezelt növényeket kínáltam fel a nőstény kabócáknak, egy választásos arénateszt keretében. A vizsgálathoz 2–4 leveles árpanövények első lomblevelét használtam, amelyre a korábban ismertetett mikroizolátorokat helyeztem fel. A mikroizolátorokban háromféle kezelést alkalmaztunk:

1. Kontroll (C): a leveleken semmilyen manipuláció nem történt, kizárólag mikroizolátort helyeztünk rájuk;
2. Mesterséges sebzés (AT): a leveleken egy keresztirányú bemetszést ejtettünk, ügyelve arra, hogy a főér ne sérüljön;
3. Vetésfehérítő bogárral fertőzött (O): egy-egy vetésfehérítő bogarat helyeztünk az izolátorba, amely 24 órán keresztül táplálkozhatott a levélen.

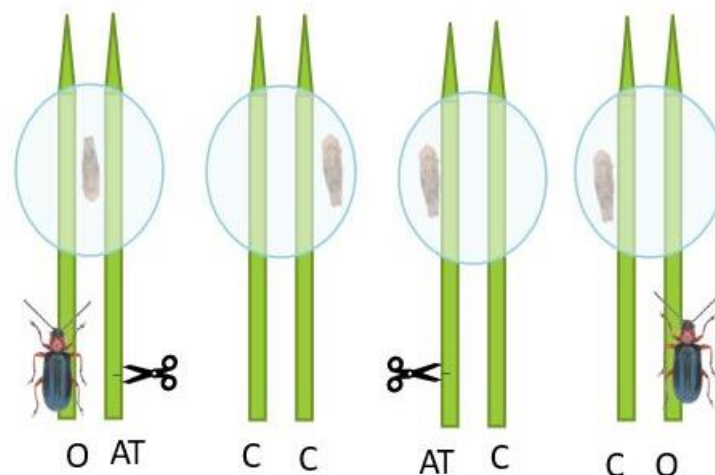
A mikroizolátorok két végébe félbevágott szivacs dugókat illesztettem, a levéllemezten ezeken keresztül vezettem át, így biztosítva a levelek rögzítését és az izoláció fenntartását. A prekolonizációs szakasz 24 óráig tartott, ezt követően a vetésfehérítő bogarakat eltávolítottam a levelekről, közvetlenül a választásos teszt megkezdése előtt. A választásos kísérletet lefordított Petri-csészék alatt végeztem, melyek arénaként szolgáltak. Minden egyes lefordított Petri-csésze alá két levelet helyeztem el, az alábbi párosításokban:

1. mesterségesen sebzett – *Oulema* fajok által fertőzött (N=40),
2. kontroll – kontroll (N=40),
3. kontroll – mesterségesen sebzett (N=40),
4. kontroll – *Oulema* fajok által fertőzött (N=40).

A leveleket egy papírlappal fedtem le oly módon, hogy kb. 3 cm-es levélszakasz maradt szabadon, amely a kabócák számára hozzáférhető volt (13. ábra). Ezután minden arénába egy-egy nőstény kabócát helyeztem (14. ábra).



13. ábra A kísérlet elrendezése, ahol az *Oulema* fajok *P. alienus* táplálkozására és utódszámára gyakorolt hatását vizsgáltam. (Fotó: Gerstenbrand)



14. ábra A kísérleti elrendezés sematikus ábrázolása. A vizsgálat során az *Oulema* fajok prekolonizációjának hatását elemeztem a *P. alienus* táplálkozási viselkedésére és tojásrakására.

A táplálkozásra rendelkezésre álló 24 órás periódus után a kabócákat eltávolítottam, majd a levélrészeket — amelyek a kabócák táplálkozásának voltak kitéve — levágtam és foszfát-pufferolt sóoldattal (PBS) töltött Eppendorf-csövekbe helyeztem. A mintákat a kiértékelésig 5 °C-on hűtőszekrényben tároltam. A nyálhüvelyek kvantifikálásához a leveleket 5%-os savanyú fukszin oldattal festettem, majd 80%-os tejsavban derítettem, és végül glicerinnel töltött Eppendorf-csövekben tároltam. A levelek vizsgálatát sztereomikroszkóppal végeztem, amely során megszámoltam a kabócák által hátrahagyott nyálhüvelyeket és az általuk lerakott tojásokat.

2.4.2. Statisztikai elemzés

A nőtények táplálkozását és tojásrakási preferenciáját vizsgáló eredmények adatállománya azokat a kísérleteket tartalmazta (N=99), ahol a nőstény szipókás rovarok két különböző módon kezelt levél közül választhattak táplálkozásra és petezésre a következő kombinációkban: C-C, C-AT, C-OT, AT-OT. Itt azt vizsgáltuk, hogy a nyálhüvelyek és a peték száma hogyan különbözött a két levél között a kezelési kombinációk függvényében (faktorként), általánosított lineáris kevert modellekkel Gauss-hibaeloszlással. Tekintettel arra, hogy a lerakott peték száma sok esetben nulla volt, ebben az elemzésben ún. zero inflated modellt használtunk. Mindkét modellben a „kísérlet azonosító” szerepelt random faktorként.

A Cox proportional hazard-modelleket a „survival” R csomag ‘cox.zph’ függvényével teszteltük (Therneau, 2015b, Therneau, 1997). A GLMM-ek feltételeinek vizsgálatára a ‘DHARMa’ R csomagot használtuk reziduálisok eloszlásának ábrázolós diagnosztikájára (Hartig, 2016). A lehetséges prediktorok szignifikanciájának becslésére a kevert modelleknél III. típusú Wald χ^2 -próbákat alkalmaztunk a ‘car’ R csomag Anova függvényével (Fox and Weisberg, 2018).

Utólagos összehasonlításokat FDR (az elméleti nullhipotézishez viszonyítva) és Dunnett (a kontrollcsoporthoz viszonyítva) korrekciókkal végeztük az ‘emmeans’ R csomag segítségével (Lenth, 2023). Minden vizsgálat kétoldalú volt, a szignifikanciaszintet $\alpha=0,05$ -ben állítottuk be.

2.5. Kísérlet 5 - Elektropetrográfia (EPG)

2.5.1. Kísérleti beállítás

A választásos táplálkozási teszt kiegészítéseként elektropetrográfias (EPG) méréseket is végeztem annak érdekében, hogy részletesen nyomon követhessem a csíkos gabonakabócák (*P. alienus*) táplálkozási viselkedését különböző módon előkezelt árpa növények levelein. A növényeket háromféleképpen kezeltem:

1. Kontroll (C): a leveleken semmilyen manipuláció nem történt, kizárólag mikroizolátort helyeztem rájuk (N=60);
2. Mesterséges sebzés (AT): a leveleken egy keresztirányú bemetszést ejtettem, ügyelve arra, hogy a főér ne sérüljön (N=60);
3. Vetésfehérítő bogárral fertőzött (O): egy-egy élő vetésfehérítő bogarat helyeztem az izolátorba, amely 24 órán keresztül táplálkozhatott a levélen (N=120).

A kezeléseket a mérés előtt 24 órával végeztem el. Az árpanövények második lomblevelére egyedileg tervezett mikroizolátorokat helyeztem, melyekbe a prekolonizációs kezelés szerint vagy egy *Oulema* spp. imágót helyeztem, vagy mechanikai sértést alkalmaztam (a levél főérére merőleges, azt nem károsító vágással). A prekolonizációs szakaszt követően a vetésfehérítő bogarakat eltávolítottam a levelekről. A kontroll leveleket kezelés nélkül izoláltam. A táplálkozási folyamat monitorozásához Giga-4 és Giga-2 típusú EPG készülékeket (EPG Systems Ltd.) használtam. A kísérlethez szükséges kabócákat a mérést megelőzően egy órával gyűjtöttem be a hálóval fedett cserepes árpanövényeken tartott tenyészetéről, hogy egységes éhezési szintet biztosítsak. A vizsgált egyedeket először CO₂ segítségével altattam, majd vékony aranyszállal rögzítettem őket, jó konduktivitású ezüst ragasztóval (15. ábra).

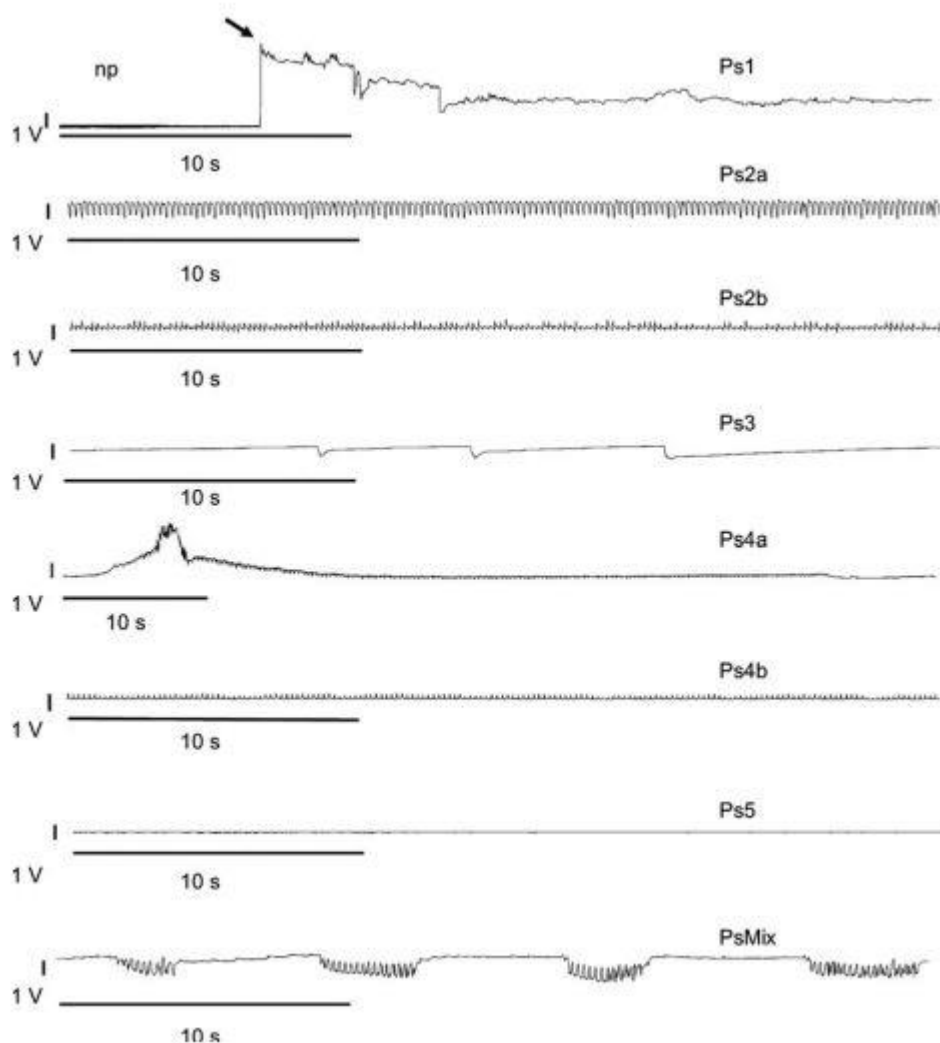


15. ábra EPG méréshez preparált *P. alienus*. A toron ezüst ragasztóval rögzített aranyszál, amelyek jó elektromos konduktivitást biztosítanak az EPG méréshez (Fotó: Tholt)

Ezt követően csatlakoztattam őket az EPG-elektrodákhoz. A mérés előtt közvetlenül eltávolítottam a vetésfehérítő bogarakat a mikroizolátorokból. A mérések időtartama 6 óra volt. Azokat a kabóca egyedeket, amelyek a mérés során leszakadtak vagy elpusztultak, kizártam a statisztikai elemzésekből. A mérés végén minden olyan levelet, amelyeken *Oulema* faj táplálkozott korábban, dokumentáltam: fényképet készítettem róluk, majd a károsított levélszakaszokat kivágtam. Alulról történő megvilágítással készítem a fotókat, annak érdekében, hogy a nagy kontraszt kiemelje a sérült és ép levélszövetek közti különbségeket. A felvételeket ImageJ szoftverrel elemeztem a kártétel kvantitatív, százalékos meghatározásához. (A 3. kísérlethez hasonlóan). Az EPG-mérések során rögzített hullámformák kiértékelése a Tholt et al. (2015) által definiált hullámformameghatározás alapján történt (16. ábra), azonban az elmúlt években kísérleteink révén pontosítottuk ezeket a meghatározásokat, és ma már a javított hullámforma osztályozást használjuk (Tholt és Gerstenbrand, nem publikált adat).

A mérések kezdeti szakaszában -majd a mérés közben is előforduló- np hullámforma jelenik meg. Ekkor egy sima vonal látható outputként a monitoron, hiszen ez a hullámforma azt jelöli, amikor nincs penetráció. Ennek során bár az állat a növényen van, de mivel nem csatlakozik a szipóka a levélszövethez, nem jön létre elektromos jel. A Ps1 hullámforma detektálásakor kezdődik meg a penetráció a levél mélyebb szöveteibe. A Ps2a és Ps2b hullámformák a xilémből történő táplálkozás során jelennek meg. Mivel a két hullámforma funkcionálisan nem, csak formáját tekintve különbözik egymástól, a vizsgálat során nem tettünk köztük különbséget – mindkettő a xilémmnedv fogyasztását jelöli (Ps2). A Ps4a a floémába történő nyálszekréciót jelzi, amely megelőzi a tényleges floémszívást, amit a Ps4b hullámforma reprezentál. A Ps4a és Ps4b hullámformák aránya mérések között

változik, és jelentőséggel bír. Míg a nyálszekréció energia-befektetést jelent az állat számára, a Ps4b fázis energiát biztosít számára. A hosszabb nyálszekréciós időtartam arra utalhat, hogy az adott táplálék nehezebben emészthető. A Ps3 és Psmix hullámformák jelentése a jelenlegi szakirodalom alapján még nem teljesen tisztázott, azonban mint említettem, jelenleg is zajlanak a kísérletek ezeknek a meghatározására. Jelenleg azt gondoljuk, hogy a Ps3 során az állat nyálat termel a floém szöveten kívül, a Psmix pedig a nyálszekréció és a szívogatás rövid szakaszainak a váltakozása lehet (Tholt és Gerstenbrand, nem publikált adat). A Ps5 hullámformát az új osztályozás szerint már nem használjuk.



16. ábra A *Psammotettix alienus* táplálkozása során előforduló hullámformák. (Tholt et al., 2015)

2.5.2. Statisztikai elemzések

Minden vizsgálatot az R 4.5.0 verziójában végeztünk (R Core Team 2025). Három különböző adatállományt használtunk annak vizsgálatára, hogyan befolyásolja az *Oulema* fajok által okozott levélsérülés a szipókás rovarok táplálkozási és petézési viselkedését; ezek között a vizsgálatok száma változó volt.

A sebzéstípusok közötti különbségeket felderítő vizsgálatban (N=176) a következő csoportokba tartozó állatok táplálkozási aktivitását vizsgáltuk: kontrolles csoport (C), mesterséges kezelés (AT), illetve *Oulema*-sérülés kezelési csoport (OT). Az utóbbi csoport esetében csak azok a kísérletek kerültek be az adatbázisba, ahol az *Oulema* fajok érzékelhető károsítást (>0) okoztak az árpalevélen. Ezzel az adatállománnyal vizsgáltuk, hogy a kísérlet időtartama (standard), a fókuszban álló egyed neme (faktorként), a kezelés típusa (faktorként), valamint ezen két tényező (kezelés+ivar) kölcsönhatása milyen hatással van az alábbi válaszváltozókra: a penetrációs fázisok közötti átmenetek összesített száma, a penetráció nélküli (np), xilém-fázis (Ps1+Ps2+Ps3), és floém-fázisok (Ps4a+Ps4b) időtartamának százalékos aránya, az első xilem- és floém penetrációig eltelt idő, valamint a Ps4a/Ps3 fázisok aránya. Vizsgáltuk továbbá, hogy a kísérlet időtartama és a kezelés hogyan befolyásolja a nőstényeknél a Ps4 össz/Ps4a arányát; ezt a modellt hímek nélkül készítettük, mivel csak egy hím érte el a Ps4b fázist a kontroll csoportban. Az első xilém- és floém-penetrációig eltelt időt vizsgáló modellben kevert hatású Cox proportional hazard modelleket alkalmaztunk a 'coxme' R csomag segítségével (Therneau, 2015a). A penetrációs fázisok közötti átmenetek számát vizsgáló modellben általánosított lineáris kevert modellt (GLMM) illesztettünk negatív binomiális hibaeloszlással (lineáris paraméterezéssel) a Template Model Builder ('glmmTMB' R csomag; (Brooks et al., 2017)) segítségével, míg a többi modell esetében Gauss hibaeloszlású GLMM-eket használtunk. A penetráció nélküli, valamint a xilém- és floémpenetrációs fázisok időtartamának százalékos arányát vizsgáló modellben arcszínusz-transzformációt, míg a Ps4a és Ps3 fázisok arányát, valamint a sumPs4 és a Ps4a fázisok arányát nőstény egyedeknél vizsgáló modellben logaritmusos transzformációt alkalmaztunk a válaszváltozók normális eloszláshoz való illeszkedésének javítására. Minden modellben a „kísérlet azonosító” (trial ID) szerepelt random faktorként.

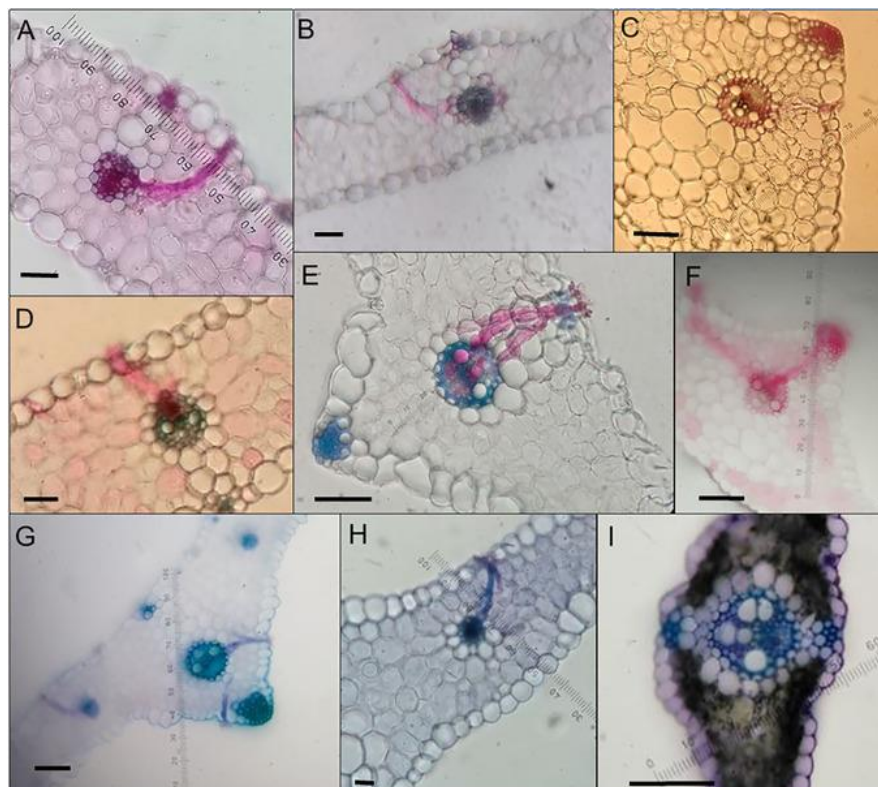
A károsítás intenzitását feltáró eredmények adatállománya (N=112 kísérlet) kizárólag az OT csoportból állt, de ebbe beletartoztak olyan kísérletek is, ahol a vetésfehérítő bogár nem okozott károsodást az árpalevélen a kísérlet előtti kezelés során. Itt azt vizsgáltuk, hogyan hat a kísérlet időtartama, a kabóca neme, a sérülés intenzitása, valamint ezen két tényező kölcsönhatása az alábbi válaszváltozókra: a penetrációs fázisok közötti átmenetek száma, a penetráció nélküli, xilem- és floémpenetrációs fázisok időtartamának százalékos aránya, és az első xilem- illetve floémpenetrációig eltelt idő. Az utóbbi két esetben kevert Cox-modelleket alkalmaztunk. A penetrációs fázisok közötti átmenetek teljes számát vizsgáló modell esetében negatív binomiális eloszlású GLMM-et alkalmaztunk lineáris paraméterezéssel, míg a többi modellben Gauss eloszlású GLMM-eket. A penetráció nélküli fázis időtartamának százalékos arányát vizsgáló modell válaszváltozóján négyzetgyök-transzformációt, míg a floém-fázisok időtartamának százalékos arányát vizsgáló modellben logaritmusos transzformációt végeztünk a normális eloszláshoz való jobb illeszkedés érdekében. A modellekben a „kísérlet azonosító” random faktorként szerepelt.

EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGVITATÁSA

1. Kísérlet 1 - nyálhüvely festés

Módszertani próbákat végeztem annak érdekében, hogy optimalizáljam a *Psammotettix alienus* nyálhüvelyének lokalizálását és vizualizálását árpalevelszövetekben. A legfontosabb cél a metszetkészítés sikerarányának növelése mellett az volt, hogy redukálódjon a metszetek készítésével eltöltött idő hossza. Az általam kidolgozott végleges módszerrel a 147 célzott nyálhüvelyből 122-t sikerült jól értékelhetően megfestenem, ami 83%-os sikeraránynak felel meg. Ezeket a megfestett nyálhüvelyeket 113 kabóca hozta létre, amelyek közül -a tenyészetből való véletlenszerű kiválasztással- 30 hím és 83 nőstény volt. A teljes festési procedúra időtartama az általam létrehozott módszerrel 1,5 óra volt, ami jelentős előrelépés a korábban ismert módszerek minimum 24 órás időtartamához képest.

A módszer finomítása során 35 különféle kombinációt próbáltam ki és mindegyik kombinációból legalább 2 ismétlést végeztem el. – festékek (pl. lignin pink, fukszin), áttetszőségeit biztosító anyagok (tejsav, KOH, glicerin, víz), valamint kontrasztfestékek (Safranin, Kristályibolya, Toluidin-kék, Coomassie Brilliant Blue, Metilzöld, Metilkék) variálásával. Ezek eredményeit részletesen összefoglaltam egy táblázatban, valamint képeket is készítettem a sikertelen próbálkozásokról (17. ábra; 1. táblázat).



17. ábra a különböző próbálkozások során képződött levélszövet minták, amelyek kevésbé jó eredményt hoztak, mint a végleges protokollal készült metszetek (lásd: 1. táblázat)

A képek jól illusztrálják, hogy egyes kombinációk elfogadható eredményt adtak, míg mások egyértelműen gyengébb minőségűek voltak a végleges módszerhez képest. A teljes eljárás időtartama nagyjából 1,5 óra. A fejlesztés három fő szakasz optimalizálására irányult:

1.1. A nyálhüvely lokalizálása

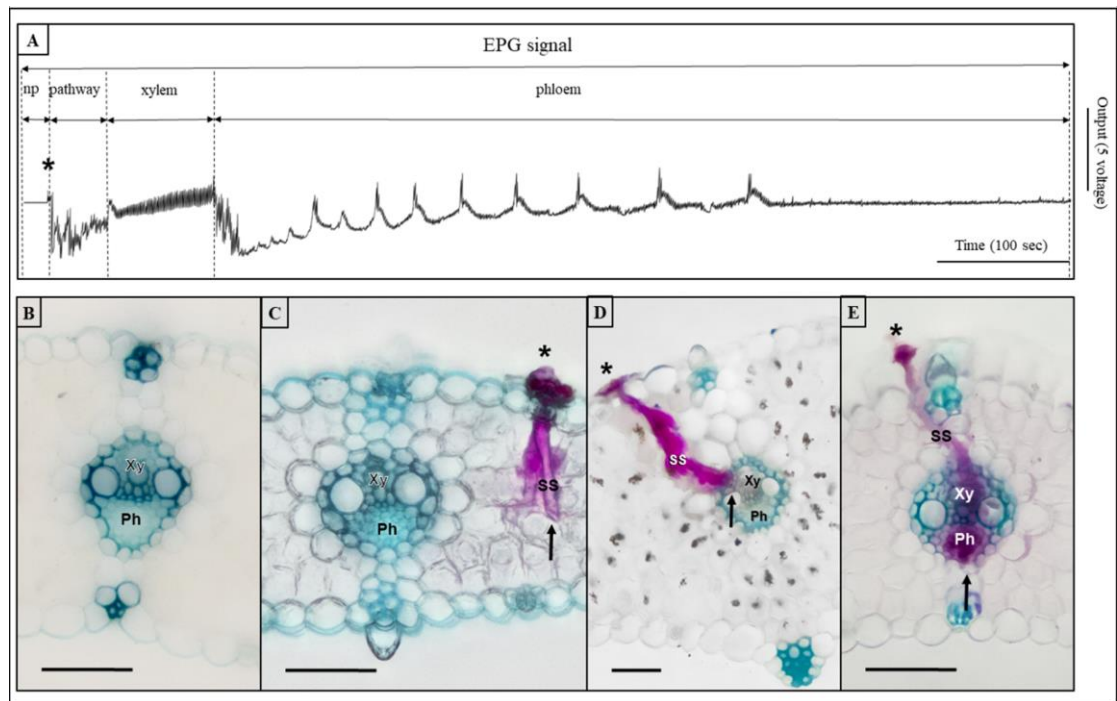
Első lépésként olyan módszert dolgoztam ki, amely lehetővé tette, hogy a nyálhüvelyek kezdőpontja a levél teljes felületén jól kivehetőek legyenek. A levél KOH-oldattal történő tisztítása után vizes alapú fukszinnal festettem meg a nyálhüvelyeket alkotó géles nyálat. A nyálhüvelyek kezdőpontjai magenta pontként jelentek meg, így sztereomikroszkóppal könnyen azonosíthattam őket. Ennek köszönhetően mindössze egyetlen célzott metszést kellett készítenem, amely tartalmazta az egész – gyakran elágazó – nyálhüvelyt.

1.2. A kiválasztott nyálhüvely kézi metszése

A második szakaszban a legegyszerűbb, kézi metszési módszert alkalmaztam, mikrotóm vagy beágyazás nélkül. Az általam készített metszetek 60 µm vastagságúak voltak. Amennyiben a vágás megfelelő pontossággal történt – a nyálhüvely kezdőpontja a metszet közepére esett, a vágás egyenes és a levélre teljesen merőleges volt –, ekkor a teljes nyálhüvely-szerkezet jól láthatóvá vált egyetlen metszetben.

1.3. A metszetek mikroszkópos vizsgálata

A nyálhüvelyeket már az első lépésben megfestettem fukszinnal, de a jól láthatóságot metilzöld kontrasztfestéssel segítettem elő. Ez utóbbi a megvastagodott sejtfalakat – különösen az edénynyalábokat – zöldes árnyalattal színezte, így jól elkülönültek a fukszin által megfestett nyálhüvelyektől. A metszeteket etanol-glicerin (1:1) oldatba helyeztem, így készítettem elő őket mikroszkópos vizsgálatra (18. ábra).



18. ábra Nyálhüvelyek a levélszövetben, sematikus EPG-jellel korrelálva (Ph = floém; Xy = xilém; SS = salivary sheath/nyálhüvely; * = nyálhüvely bemenet/penetráció kezdete; nyíl = nyálhüvely végződése).

A: EPG hullámformák (* = penetráció kezdete; np = nincs penetráció; pathway = Ps1/kereső fázis; Xylem = xilém szívás; Phloem = floém szívás). B: szállítószövet nyálhüvely nélkül (np hullámformának felel meg). C: Ps1 hullámforma (kereső fázis). D: xilém szívás (Ps2 hullámforma). E: floém szívás (Ps4a/Ps4b hullámforma), Méretarány: 100 μ m

Ezzel a technikával a teljes nyálhüvely-szerkezet jól láthatóvá vált, és pontosan meghatározhattam, hogy a nyálhüvely hol végződik – akár a xylémbe, akár a floémbe. A metszetek hosszú távon tárolhatók, és szükség esetén újrafesthetőek is.

A kísérleti vizsgálatok során sikerült egy teljes eljárást kidolgozni, amely lehetővé teszi a nyálhüvelyek elhelyezkedésének és csúcsának gyors és egyszerű vizualizálását. Az eljárás egyszerűségét és gyorsaságát az egyes lépések optimalizálásával értem el, amelyek közé tartozott a nyálhüvelyek kezdőpontjainak lokalizálása a levélfelszínen, a kiválasztott nyálhüvely kézi metszése mikrotóm és beágyazás nélkül, valamint egy leegyszerűsített mikroszkópos vizsgálati módszer alkalmazása. Az elvégzett irodalmi áttekintés alapján megállapítottam, hogy bár korábban történtek próbálkozások az egyes lépésekre vonatkozóan, eddig nem jelent meg olyan átfogó módszertan, amely a jelenlegihez hasonló egyszerűséggel és gyorsasággal képes lett volna hasonló eredményeket elérni (Almeida and Backus, 2004, Ammar and Hall, 2012, Backus et al., 1988, Backus et al., 2005a, Brennan et al., 2001, Lowe, 1967, Lucini and Panizzi, 2016, Saguez et al., 2015, Saxena and Chada, 1971, Wang et al., 2008).

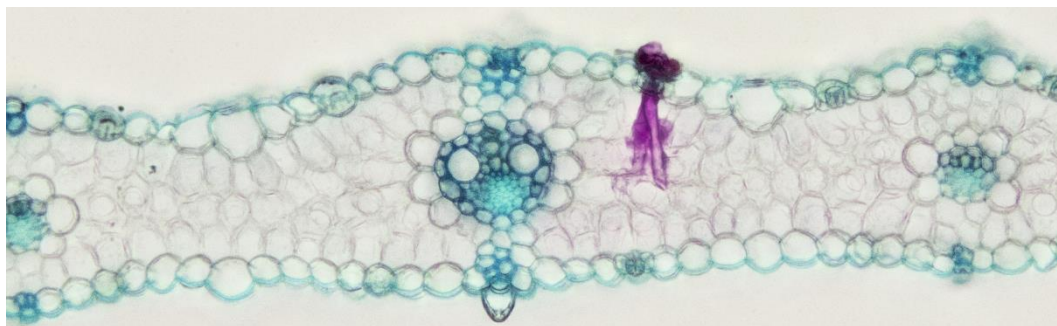
Az általam kidolgozott eljárás központi eleme egy kezdeti festési lépés, amely kettős célt szolgál: a nyálhüvelyek lokalizálását és azok intenzív megfestését. A használt vizes fukszin-oldat segítségével a nyálhüvely elágazásai jól láthatóvá váltak, még a növényi szövetek belsőbb részeiben is. Korábbi eljárások gyakran

McBride-oldattal végeztek festést (Almeida and Backus, 2004), amelynek oldószere a dietil-éter – egy rendkívül illékony, gyúlékony és mérgező anyag –, így alkalmazása vegyifülke használatát tette szükségessé. Emellett alacsony felületi feszültsége miatt nehéz vele dolgozni. A vízbázisú oldószert alkalmazása mindkét problémát kiküszöbölte. Ugyanakkor a vízalapú festék használat előtti leszűrése elengedhetetlen volt, mivel ennek hiányában sok oldatlan pigmentrészecske maradt a levél felszínén, amelyek könnyen összetéveszthetők voltak a nyálhüvelyek kiindulópontjaival. A fukszin helyettesíthető volt lignin pink festékekkel is, ám ez kevésbé adott kontrasztos képet, mivel a szállítószöveteket is megfestette. A tisztítási lépések során eredetileg csak savas komponenseket szerettem volna alkalmazni, azonban a KOH (lúgos komponens) használata jobb eredményeket adott az első tisztítási lépés során. Bár a tejsav is alkalmas volt az epidermisz átlátszóbbá tételére, a KOH kezeléssel az epidermisz átlátszóbbá vált, a levél merevebb maradt, és így könnyebbé vált a metszés; emellett a KOH hatékonyabb zsírtalanítóként is szolgált.

A második szakasz fő kihívása az volt, hogy hogyan lehet elkerülni a metszetsorozat szükségességét. A kabócák táplálkozásuk során szinte mindig párhuzamosan helyezkednek el a levelekre mentén. Anatómiai sajátosságaik miatt a szűrő-szívó száj szerv oldalirányban mozog a legkönnyebben (Zhao et al., 2010), így a nyálhüvelyek elágazásai többnyire egy síkban helyezkednek el, amely merőleges a levélre. Ezért, ha tudjuk, hol és milyen irányban kell metszeni, akkor szükségtelenné válik a metszetsorozat készítése, ami kulcsfontosságú lépés volt az eljárás optimalizálása során. A metszés sikerességét a minták vastagsága is befolyásolta. Bár célom az volt, hogy a lehető legvékonyabb metszeteket készítsük, a túl vékony minták elemzésre alkalmatlannak bizonyultak, mivel gyakran kimetszettem a nyálhüvely egyes részeit. Az optimális vastagság elérése nem volt különösen nehéz, de néhány iterációt igényelt. A metszések során előnyben részesítettem a mikroszkópos alsó megvilágítást, amely segítette a nyálhüvelyek megtalálását, de a megvilágítás típusa egyéni preferencia kérdése. A kézi metszés módszerét más kutatások főként erősebben szklerotizált levelű növények, például *Yucca* sp. vagy *Pinus* sp. esetében alkalmazták (Brennan et al., 2001). A jelen vizsgálat kimutatta, hogy a módszer sikeresen alkalmazható árpán, amely egy lágyszárú, egyszikű növény, viszonylag puha levelekkel. A nyálhüvelyek térbeli elrendeződése kevésbé lehet egyértelmű kétszikűek esetében, mivel ezek erezte elágazóbb és kevésbé egyenes lefutású. A metszést követően – a kontrasztosító festés előtt – további tisztítási lépésre volt szükség. A korábbi tisztítással ellentétben ebben a fázisban a KOH alkalmazása a levélszövetek összeeséséhez vezetett, ezért a végleges protokollban ezt a lépést tejsavval végeztem, amely lehetővé tette a sejtfalak épségének és rugalmasságának megőrzését. A tejsav további előnye, hogy helyreállítja a metszés során esetlegesen torzult, összeesett sejtek eredeti alakját.

A harmadik szakasz célja a nyálhüvelyek vizualizálása volt a bemetszett mintákban. A nyálhüvelyek már az első lépés során fukszinnal megfestésre kerültek, ami még a növényi szövetek belsőbb részeiben is jól kiemelte az elágazásokat. A nyálhüvely

szállítószövetbeni elhelyezkedését metilénzölddel végzett kontrasztfestés segítette, amely a megvastagodott sejtfalakat festette meg – beleértve az edénnyalábokat is. Ez éles kontrasztot hozott létre a fukszinnal festett nyálhüvelyek és a zölde színű edénnyalábok között (19. ábra).



19. ábra A festésnek köszönhetően jól detektálható a levélszövetben a nyálhüvely (magenta szín) és a megvastagodott növényi sejtek (kék szín) is.

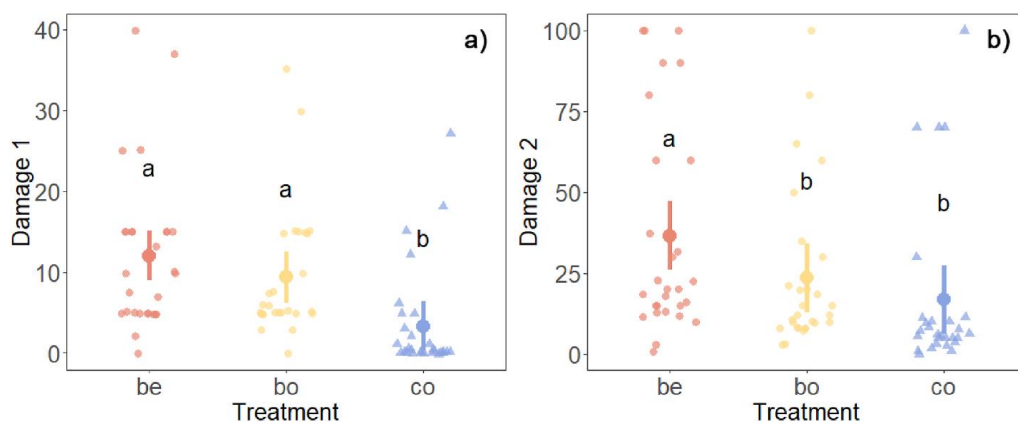
A módszer eredményesen alkalmazható volt más nyálhüvellyel táplálkozó fajok, például a levéltetű *R. padi* esetében is (Tholt G. és Gerstenbrand R., nem publikált eredmények).

A harmadik lépés egyik legnagyobb előnye az volt, hogy az etanol-glicerín beágyazó oldat használatával elkerülhetővé vált a fixált tárgylemezes preparálás. A fix beágyazás jelentősen lassította volna a metszetek gyors mikroszkópos vizsgálatát. A hagyományosan alkalmazott, szilárduló beágyazó anyagokkal (pl. kanadabalzsam, Permount, glicerín-zselatin, Euparal stb.) végzett preparálás általában hosszadalmasabb, mivel további lépések – például alkoholos víztelenítés vagy oldószerek használata – is szükségesek (Brennan et al., 2001, Lucini and Panizzi, 2016, Saxena and Chada, 1971, Wirth and Marston, 1968). Ha ezek az anyagok egyszer megszilárdulnak, a fedőlemez és a minta csak hosszadalmas eljárással és újabb oldószerekkel távolítható el. Az általam alkalmazott beágyazó oldat előnye, hogy nem állandó, így a metszetek épek maradnak, és később újra festhetők. Ez különösen hasznos lehet, mivel a mikroszkópos festések gyakran halványulnak hosszabb tárolás után. Az etanol csökkentette a metilénzöld oldódását és a fukszin fakulását, míg a glicerín javította a megfigyelhetőséget, mivel törésmutatója megegyezik az üvegével. A legtöbb publikált technika epifluoreszcens, TEM vagy SEM mikroszkópiát alkalmaz a minták elemzésére (Ahmad et al., 2012, Ammar et al., 2018, Backus et al., 2005b). Az epifluoreszcens mikroszkópia jó eredményeket ad, és viszonylag könnyen kezelhető, ugyanakkor nem teszi lehetővé a minták többszöri vizsgálatát, mivel a metszetek fluoreszcens képessége néhány használat után megszűnik. Ha azonban az eljárás ezen szakaszáig eljutunk, a preparátumok fluoreszcens mikroszkópiához is alkalmazhatók, mivel a fukszin és a metilénzöld eltérő gerjesztési és emissziós hullámhosszakkal rendelkezik. A leírt festési és metszési eljárás lehetővé teszi a nyálhüvelyek teljes szerkezetének gyors és rutinszerű vizsgálatát a növényi szöveteken belül. Ez a módszer lehetőséget ad annak megállapítására, hogy a táplálkozás a xilém vagy a floém elemekből történt, illetve az elágazási mintázat alapján becslést ad arra

vonatkozóan, hogy hány próbálkozásra volt szükség a megfelelő táplálkozási hely megtalálásához. A nyálhüvelyek vizsgálatának egyik legnagyobb előnye, hogy az EPG-hullámformák megszakított táplálkozással történő kalibrálása révén pontosan meghatározható a hullámformák és a táplálkozás helye közötti kapcsolat. Az általam kidolgozott új festési módszertan 83%-os sikeraránya jelentősen megkönnyíti ezt a folyamatot, különösen ritkábban előforduló hullámformák esetében, amikor eleve korlátozott mintaszámmal dolgozunk, így minden egyes minta kiemelt értéket képvisel.

2. Kísérlet 2 – Terepi vizsgálatok

A természetes ellenségek hozzáféréseinek *Oulema* spp. kártételre gyakorolt hatását vizsgáló modellek azt mutatták, hogy bár az expozíciós időszak kezdetén nem volt szignifikáns különbség a leveleken mért kártételben a zárt ketrecekben lévő növények között, a nyitott ketrecekben a természetes ellenségek szabad hozzáférése jelentős biológiai védekezést biztosított. A modell 30%-os különbséget mutatott a levélkárosodásban a nyitott és kizárásos kezelésű növények között az expozíciós időszak végére (20. ábra).



20. ábra A levélkárosodás százalékos értékei a kitettségi szakasz elején (a, damage 1) és végén (b, damage 2) a kizárásos kezeléseken a ketreces kísérlet során. A hibavonalak a 95%-os konfidencia intervallumokat jelölik, a betűk statisztikailag szignifikáns különbségeket mutatnak a Tukey-féle HSD teszt alapján. Kezelések: be = *Oulema* spp. hozzáadva, természetes ellenségek kizárva; bo = *Oulema* spp. hozzáadva, nyitott ketrec; co = kontroll.

Az eredményeket a kezdeti vetésfehérítő bogár lárvaszám hatásának ellenőrzése után kaptuk, ami indokolt volt, mivel a kezdeti lárvaszám – a kezeléstől függetlenül – erősen pozitívan korrelált a rágási veszteség mértékével mindkét levélkárosodási felmérésnél (2. táblázat).

2. táblázat A természetes ellenségek kizárásának hatása az *Oulema* fajok által okozott levélkárosodásra és a terméshozam-paraméterekre kevert hatású modellekkel, ahol a tábla és klaszter véletlen hatásként szerepelt.

válaszváltozó	magyarázóváltozó	χ^2 / arány	Var.	d.f.	p/Wald p
Károsítás 1	Kizárásos kezelés	28,408		2	<0,001*
	Lárvák száma	33,863		1	<0,001*
	Tábla (random faktor)	-0,089		1	0,505
	Klaszter (random faktor)	0,780		1	0,066
Károsítás 2	Kizárásos kezelés	20,776		2	<0,001*
	Lárvák száma	45,838		1	<0,001*
	Tábla (random faktor)	1,289		1	0,443
	Klaszter (random faktor)	1,569		1	0,031*
Terméshozam	Kizárásos kezelés	1,925		2	0,381
	Lárvák száma	5,563		1	0,018*
	Tábla (random faktor)	1,903		1	0,328
ezermagtömeg	Kizárásos kezelés	2,073		2	0,355
	Lárvák száma	27,997		1	<0,001*
	Tábla (random faktor)	0,015		1	0,891
Fehérje tartalom	Kizárásos kezelés	0,994		2	0,609
	Lárvák száma	2,636		1	0,104
	Tábla (random faktor)	2,158		1	0,327

Emellett az is megfigyelhető volt, hogy azoknál a nem ketrecbe zárt kontrollnövényeknél, ahol természetes *Oulema* spp. fertőzés történt, az expozíciós időszak kezdetén kisebb volt a levélkárosodás, mint bármely ketreces kezelésnél. Azonban az expozíció végére szignifikáns különbség alakult ki a nyitott és kizárásos kezelésű növények között, és a nyitott kezelésűek levélkárosodása már nem tért el szignifikánsan a kontrolltól (20. ábra).

2.1. Az árpabogár kártétel hatása a terméshozamra

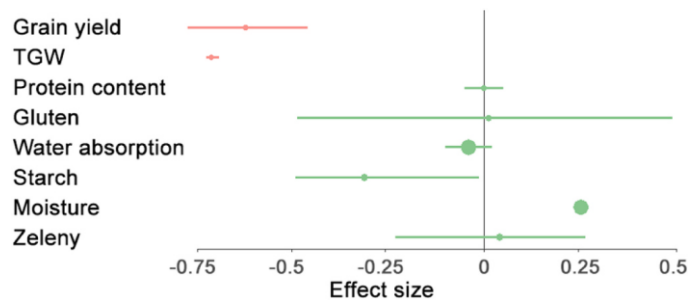
A vetésfehérítő bogár lárvák által okozott levélkárosodás jelentősen befolyásolta a terméshozam bizonyos paramétereit. A hozamválasz hasonló volt mindkét gabonafajban (búza és árpa), mivel nem találtunk szignifikáns kölcsönhatást a kár és a növényfaj között. Az ezermagtömeg volt a legérzékenyebb paraméter, melyet szignifikánsan befolyásolt: a kezdeti (károsodás 1) és a késői (károsodás 2) levélkárosodás a ketreces kísérletben, valamint a károsodás szintje a természetes kárspektrumos vizsgálatban. Ez 22–29%-os becsült ezermagtömeg-csökkenést jelentett a minimális és maximális levélkárosodás között (3. táblázat).

3. táblázat A terméshozamra gyakorolt hatás összegzése (ezermagtömeg, hozam, fehérje)

válaszváltozó	%-os változás a min-max kártétel között	Becsült paraméter	SE	d.f.	t-érték	P	hatás
Károsodási gradiens kísérlet, a károsodás mértékének hatása (0-10)							
Terméshozam	-51,17	-12,6190	1,738	1	-7,26	<0,001*	0,62
Ezermagtömeg	-28,53	-1,3750	0,208	1	-6,617	<0,001*	0,71
Fehérje tartalom	9,33	0,1025	0,087	1	1,184	0,247	0,001
Ketreces kísérlet, károsodás 1 hatása (0%-40%)							
Terméshozam	-51,70	-0,1169	0,060	1	-1,947	0,052	0,05
Ezermagtömeg	-22,63	-0,2792	0,061	1	-4,539	<0,001*	0,25
Fehérje tartalom	18,44	0,0495	0,020	1	2,526	0,012*	0,08
Ketreces kísérlet, károsodás 2 hatása (0%-100%)							
Terméshozam	-46,33	-0,0438	0,023	1	-1,197	0,051	0,05
Ezermagtömeg	-21,63	-0,1080	0,018	1	-6,153	<0,001*	0,32
Fehérje tartalom	11,48	0,0123	0,007	1	1,667	0,095	0,03

2.2. További eredmények

Az ezermagtömeg különbsége nem volt szignifikáns a ketreces és nem ketreces kezelések között nulla kártételnél. A terméshozam nagyjából 50%-kal volt alacsonyabb a maximális kártételű növényeknél, de csak a természetes kárspektrumos vizsgálatban volt ez szignifikáns. A fehérjetartalom növekedett a levélkárosodással, de csak a korai kár esetén volt szignifikáns. A keményítőtartalom mérsékelten csökkent, a nedvességtartalom pozitívan korrelált a levélkárrel (21. ábra).



21. ábra A levélkárosodás hatásának mértéke a természetes kárgradiens kísérletben. A narancssárga jelölések a termés mennyiségi jellemzőit (grain yield = terméshozam; TGW = ezermag tömeg; Protein content = fehérje tartalom; Gluten = glutén tartalom; Water absorption = vízfelvétel; Starch = keményítő tartalom; Moisture = nedvesség), a zöldek pedig az örölt minták elemzésével kapott belső minőségi jellemzőket mutatják. A pontok a hatás nagyságát jelzik (Cohen-féle D), a jelölések mérete a standard hibát, a vízszintes vonalak pedig a 95%-os konfidenciaintervallumokat ábrázolják.

2.3. A természetes ellenségek közvetlen hatása

Nem találtunk szignifikáns közvetlen hatást a terméshozam-paraméterekre a természetes ellenségek hozzáférhetősége alapján. A lárva kezdeti száma viszont jelentős negatív hatást gyakorolt mind a hozamra, mind az ezermag tömegre. A kontroll növényekben a lárvaszám eloszlása jobbra ferde volt, a legtöbb növényen nulla vagy alacsony fertőzöttség volt jellemző (75%-nál max. 3 lárva). A vegyes modell szerint azonban az ezerszemtömeg 10%-nál legfertőzöttebb növényenél 18%-ot meghaladó csökkenést mutatott. A természetes fertőzés gradiensvizsgálat alapján a teljes tábla átlagos hozama 15,7%-kal, az átlagos ezermagtömeg pedig 11,7%-kal volt alacsonyabb, mintha minimális vagy semmilyen kártétel nem történt volna.

Kísérleteinkben minden elemzés azt mutatta, hogy a természetes ellenségek által végzett biológiai védekezés csökkenti az *Oulema* fajok okozta kártételt. Azokban a kezeléseknél, ahol a természetes ellenségek szabadon hozzáférhettek a növényeken táplálkozó lárvaikhoz, a levélkárosodás alacsonyabb volt, mint azoknál a növényeknél, ahol kizáró ketrec akadályozta meg a biológiai védekezés hatását. Ráadásul, ahol a vetésfehérítő bogár kártétele nagyobb volt, ott a fontos terméshozam-paraméterek is negatívan változtak. A nagy léptékű természetes kísérlet, amely az egész tábla mentén megfigyelt *Oulema* fajok kártételek gradiensét használta, megerősítette az egyedi növényes kizárásos kísérletek alapján levont következtetéseinket és szintén azt mutatta, hogy a termésre hatással van a vetésfehérítő bogár okozta levélkárosodás. Ugyanakkor sok összefüggés viszonylag gyenge volt, ami nagyrészt a bogár kártétel erősen változó és foltoszerű eloszlásának tudható be. A mi területeinken a természetes vetésfehérítő bogár fertőzés, a legsúlyosabban fertőzött foltokon kívül, csak korlátozott termésvesztést okozott. Kísérletileg vizsgáltuk a természetes ellenségek potenciálját az *Oulema* fajok okozta kártétel csökkentésére. A vetésfehérítő bogarak sokféle ízeltlábú természetes ellenségnek vannak kitéve. Jelentős hatásukat számos európai és észak-amerikai tanulmány is kimutatta (Kheirodin et al., 2020, Meindl et al., 2001, Samkova et al., 2020). Különböző fürkészdarázs fajokat rendszeresen említenek a vetésfehérítő bogár populációk visszaszorításában. Osztrák,

növényvédőszer-mentes gabonáblákban az *Anaphes flavipes* (Förster, 1841) (Mymaridae) fajhoz tartozó fürkészdarázs által végzett tojás parazitáltság átlaga 40%, maximális értéke 87% volt (Meindl et al., 2001). Más európai tanulmányokban ez az arány 30% körül mozgott (Dysart et al., 1973, Jeloková and Gallo, 2008), és ezek alapján Észak-Amerikában is megindult a fajok betelepítése (Dysart et al., 1973, Kher et al., 2011, Roberts, 2016). A ragadozó természetes ellenségek szintén fontos biológiai védekezési szerepet töltenek be a vetésfehérítő bogarak ellen. Az olyan generalista ragadozó csoportok, mint a Nabidae, Coccinellidae, Carabidae és pókok (pl. Thomisidae), mind európai, mind észak-amerikai tanulmányokban előfordulnak (Kheirodin et al., 2020, Meindl et al., 2001, Szabolcs and Horvath, 1991). Egy párhuzamos vizsgálat ugyanazokon a kísérleti területeken kimutatta, hogy ezek a ragadozók voltak a leggyakoribbak, bár fürkészdarázsakat nem észleltek (Samu Ferenc, nem publikált adatok).

Míg az előző tanulmányok a természetes ellenségek előfordulását és hatását vizsgálták különböző fejlődési szakaszokban lévő vetésfehérítő bogarakra nézve, a növényeken okozott közvetlen kár csökkentésének hatását ritkábban elemezték. Kísérleteink szerint, ha kizártuk a természetes ellenségeket, 30%-kal több levélkárt észleltünk, mint akkor, amikor szabadon hozzáférhettek a vetésfehérítő lárvákhoz. Egy átfogó svájci tanulmány kimutatta, hogy a heterogén vetésminta a gabonáblákon fokozta a futrinkafajok sokféleségét és zsákmánypusztítását, és ez 56%-os csökkenést eredményezett a *Oulema* fajok okozta terméskárbán (Blösch et al., 2023). Lajos et al. (2020) a tájszerkezeti kontextust vizsgálták, és kvantifikálás nélkül jelezték, hogy a természetes ellenségek kizárása szignifikáns levélkárosodást okozott. A vetésfehérítő bogár fertőzés elleni természetes védekezésnek a terméshozamra gyakorolt hatását ritkán vizsgálták terepen. Tschumi et al. (2016) például a virágzó sávok hatását elemezte, és erőteljes csökkenést mutatott ki mind a vetésfehérítő bogár populáció, mind a levélkár tekintetében, valamint 10%-os terméshozam-növekedést tapasztalt olyan táblákon, ahol virágzó sávok is voltak.

Több tanulmány vizsgálta az *Oulema* fajok egyedszáma és a levélkárosodás közötti összefüggést. Egy magyarországi kutatásban mesterségesen növelték meg a vetésfehérítő bogár lárvák számát növényenként 20-ra. A levélkárosodás nőtt a lárvasűrűséggel. A legnagyobb kártétel 25% volt a zászlós leveleken (Császár et al., 2021). Ezzel szemben egy észak-karolinai kutatásban már 1,5 lárva száronként 30%-os levélkártételt eredményezett (Ihrig et al., 2001). Egy másik magyarországi vizsgálat (Lajos et al., 2016) 24 őszi búzatáblán 14% ± 11,17% (átlag ± SD) levélkártételt mért, ami hasonló a mi kontrollnövényeinken mért 16%-os átlaghoz.

A súlyos levélkárosodás általában jelentős termésveszteséggel jár. Két észak-amerikai tanulmányban 85–90%-os levélkárosodás 45%, illetve 23%-os termésveszteséget okozott (Gallun et al., 1967, Webster and Smith, 1983). A mi kártételi gradiens vizsgálatunkban a legmagasabb kártétellel rendelkező területeken 51%-kal volt kisebb a termés, mint a károsodásmentes zónákban, míg az egész tábla szintjén a veszteség 16% volt. Az általános vetésfehérítő bogár kártétel azonban jellemzően kisebb mértékű termésnövekedést okoz. Egy hároméves svájci

vizsgálatban például, az *Oulema melanopus* átlagosan 5,4%-kal csökkentette az őszi búza termés hozamát (Jossi and Bigler, 1996). Hét georgiai (USA) kísérlet során a termésveszteség 0–16% között mozgott, de a legtöbb esetben 9% alatt maradt; a legnagyobb, 43%-os levélkárosodás is csak 7%-os terméscsökkenéssel járt (Buntin et al., 2004). A mesterséges defoliációs kísérletek részletesebben feltárják az összefüggést a levélvesztés és a termés hozam között. Svájcban Steinger et al. (2020a) különböző zászlóslevél levél-veszteségi szinteket alkalmaztak (0, 20, 40 és 60%), és ezekhez 2–6 lárva/szár fertőzési szint társult. A termés kalászonként szignifikánsan csökkent a defoliációval: 1,14%-kal minden 10%-os levélkárosodás-növekedésre. Ugyanakkor egyes őszbúza fajták toleránsnak bizonyultak. A természetes defoliáció alacsony termésveszteséget eredményezett minden vizsgált fajtánál. Császár et al. (2021) különbségeket talált a különböző fajták érzékenységében, valamint évenkénti eltéréseket is megfigyelt a levélkár hozamra gyakorolt hatásában. Egy amerikai tanulmány szerint a kalászhányás előtti levélkárosodás jobban rontja a termésmennyiséget és a termés beltartalmát, mint a későbbi károsodás (Buntin et al., 2004). A zászlós levelek elvesztése a termésre általában nagyobb negatív hatással van, mint az alsó leveleké (Buntin et al., 2004, Lindsey et al., 2017).

Míg a gabonában károsító levéltetvek esetében ismert, hogy kártételük befolyásolja a gabonaszemek beltartalmi paramétereit (Basky et al., 2006a, Basky et al., 2006b), addig az *Oulema* fajok őrlési minőségre gyakorolt hatása még kevéssé feltárt. Jelen tanulmányunk ezt a hiányt hivatott pótolni, számos fontos minőségi paraméter figyelembevételével. Vizsgálatunkban a keményítőtartalom szignifikánsan csökkent a vetésfehérítő bogár okozta stressz hatás következtében. Hasonló változásokat tapasztalnak szárazságstressz esetén is, amikor a termésveszteség főként a csökkent keményítőtartalomnak köszönhető, miközben a stressz ellen védő fehérjék mennyisége növekszik (Balla et al., 2011). A mi vizsgálatunkban is megfigyelhető volt a fehérjetartalom növekedésének tendenciája a vetésfehérítő bogár kártételre adott válaszként, de ez csak a korai kártétel esetén volt szignifikáns. A nagyobb károsodású mintákban magasabb nedvességtartalmat is mértünk. A gluténtartalom és az őrlési minőséget jelző Zeleny-index viszont nem változott. A termésmennyiséget jellemző ezermag tömeg (TGW) viszont konzisztensen csökkent a nagyobb károsodással járó területeken, és ez bizonyult az egyik legérzékenyebb mutatónak. Az ezermag tömeg jelentősen befolyásolja a termés piaci értékét, mivel a nagyobb tömegű szemek hatékonyabban őrölhetők, így több lisztet adnak. Emellett gazdaságilag is jelentős profitkiesést okozhat az ezermagtömeg csökkenése, ami által a teljes termés tömege csökken.

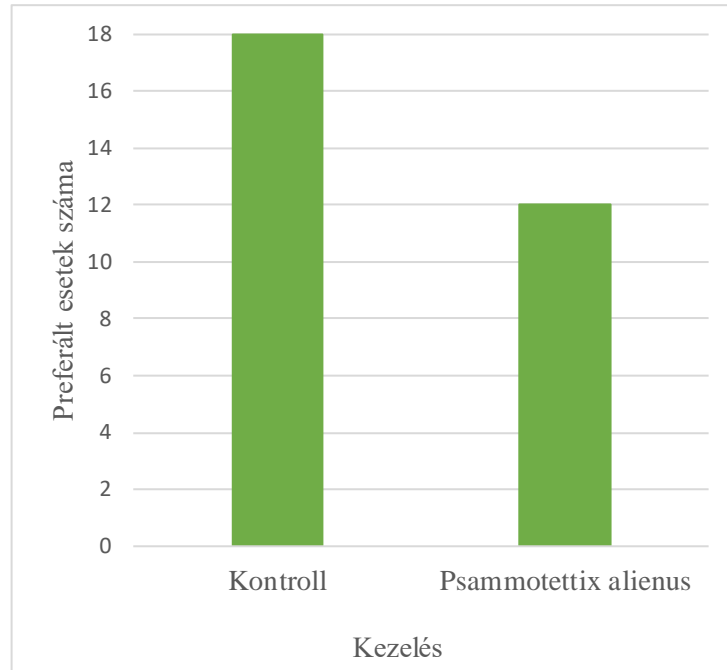
A vetésfehérítő bogarak okozta kártétel és a termésveszteség közötti kapcsolat gyakran erősen változik az évek és a táblák között. Ez részben az *Oulema* fajok előfordulásának térbeli és időbeli sztochasztikusságával magyarázható. A vetésfehérítő bogár populációdinamikáját az időjárás (Evans et al., 2014, Lampert and Haynes, 1985), a természetes ellenségek és a tájszerkezeti tényezők együttesen befolyásolják. Még egyazon évben, egyazon helyszínen is gyakori az *Oulema* fajok

foltszerű előfordulása. A mi kísérleti területünkön, a 22A táblában sajátos térbeli eloszlást tapasztaltunk, és az egész táblát tekintve a táblán belüli klaszterek véletlenszerű hatása a késői károsodás varianciájának 40%-át magyarázta. Egy amerikai vizsgálatban 16 vizsgált táblából 13-ban kimutatták az *Oulema* fajok foltszerű előfordulását (Reay-Jones, 2017). A lárvák gyakran a jobb tápanyag-ellátottságú, sűrűbb állományú, erőteljesebb növényekhez tömörültek (Kher et al., 2014). Emellett a hím egyedek által kibocsátott aggregációs feromon mindkét nemet vonzotta a telelőhelyekről való rajzás során (Rao et al., 2003). Számos tanulmány konszenzusa szerint az *Oulema* fajokat általában hatékonyan kontrollálják természetes ellenségei (Jeloková and Gallo, 2008, Kheirodin et al., 2019, Mazurkiewicz et al., 2021, Meindl et al., 2001). Bár a vetésfehérítő bogarak károsítása jelentős is lehet, az összesített termésveszteség általában korlátozott – mind mennyiségi, mind minőségi értelemben. A megelőző rovarölőszer-használat vagy az integrált növényvédelem hatékonysága változó eredményeket hozott, (Reisig et al., 2017), míg a biológiai védekezés gyakran sikeresnek bizonyult, nemcsak Európában, hanem az Egyesült Államokban is, ahol a természetes ellenségeket be kellett telepíteni (Roberts, 2016). A biológiai védekezés lehetőségeit leginkább az általános, rutinszerűen végzett permetezési gyakorlat ássa alá. Az *Oulema* fajok kártételének térbeli és időbeli változékonysága miatt a kártevő helyhez kötött lárváinak korai monitorozása kulcsfontosságú, és a rovarölőszeres védekezést csak végső megoldásként, kizárólag a súlyosan fertőzött foltokban lenne indokolt alkalmazni.

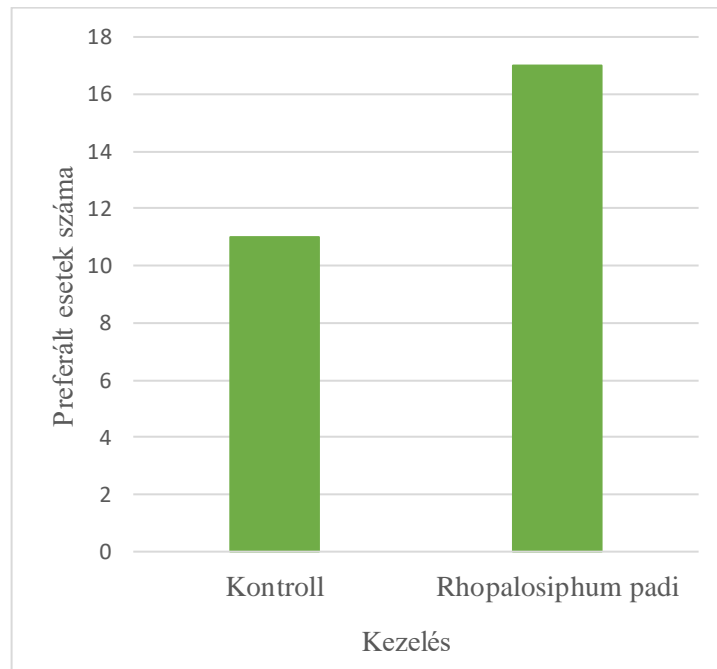
3. Kísérlet 3 –A *P. alienus* és a *R. padi* prekolonizációjának hatása az *Oulema* fajok táplálkozására

A vizsgálatra illesztett statisztikai modell alapján nem mutatkozott szignifikáns különbség a kontrollnövények és a szipókás rovarok által károsított növények preferenciája között. A *Psammotettix alienus*-szal prekolonizált növények és a kontrollnövények összehasonlítása során $\chi^2 = 1,2081$; $df = 1$; $p = 0,2717$ értéket kaptunk, amely nem jelez statisztikailag szignifikáns eltérést. Hasonló eredmény született a *Rhopalosiphum padi* által prekolonizált és a kontrollnövények összevetésekor is ($\chi^2 = 1,2957$; $df = 1$; $p = 0,2550$), amely szintén nem utal szignifikáns különbségre a választott preferencia tekintetében.

Ugyanakkor az oszlopdigramokon megfigyelhető mintázatok arra utalnak, hogy a vetésfehérítő bogár eltérően reagált a szipókás fajok által prekolonizált növényekre. Míg a kabócával (*P. alienus*) fertőzött növényeket a bogár ritkábban választotta a sértetlen kontroll növényekhez képest (22. ábra), addig a levéltetűvel (*R. padi*) fertőzött növények esetében gyakrabban választotta a vetésfehérítő bogár a már prekolonizált növényt az intakthoz képest (23. ábra).



22. ábra A vetésfehérítő bogár preferenciája kontroll és P. alienus-által károsított növények között



23. ábra A vetésfehérítő bogár preferenciája kontroll és R. padi által-károsított növények között

Ez az eredmény egybeesik a szakirodalomban korábban leírtakkal, miszerint az ilyen típusú interakciók nem általánosíthatók, mivel a különböző rovar- és növényfajok közötti kapcsolatok gyakran fajspecifikusak. Ennek következtében egy szipókás rovar előzetes táplálkozása pozitív, negatív vagy semleges hatással lehet egy rágó szájszervű faj viselkedésére – attól függően, hogy pontosan mely fajok vesznek részt az interakcióban.

Pozitív kölcsönhatást figyeltek meg például egy káposztán (*Brassica oleracea* L.) végzett kísérletben, ahol a káposzta-levéltetű (*Brevicoryne brassicae*) (Linnaeus, 1758) (Aphididae) a káposztalepke (*Pieris brassicae*) (Linnaeus, 1758) (Pieridae) hernyóra gyakorolt hatását vizsgálták. A levéltetű táplálkozása elősegítette a hernyók fejlődését, amit a jázmonsavhoz kapcsolódó védekezési útvonal gyengítésével magyaráztak (Soler et al., 2011). Hasonló pozitív hatást mutatott ki egy másik tanulmány is, amelyben közönséges selyemkórón (*Asclepias syriaca* L.) vizsgálták az oleander-levéltetű (*Aphis nerii*) (Boyer de Fonscolombe, 1841) (Aphididae) és a pompás királylepke (*Danaus plexippus*) (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae) hernyóinak interakcióját. Az eredmények szerint a levéltetűekkel fertőzött növényeken a hernyók 38%-kal gyorsabban fejlődtek, mint a kontrollon. Amikor azonban a közönséges selyemkórót gumós selyemkóróra (*Asclepias tuberosa* L.) cserélték, nem tapasztaltak szignifikáns hatást – ami arra utal, hogy még közeli rokon növényfajok is eltérően reagálhatnak ugyanazon kártevők jelenlétére (Ali et al., 2014). Mindez alátámasztja azt az állítást, hogy az egyes modellrendszerek eredményei nem, vagy csak korlátozottan általánosíthatók. A fenti példák megerősítik saját vizsgálatom eredményeit is, melyek szerint egy levéltetű faj kedvezően befolyásolhat egy rágó szájszervű rovarfajt. Ezzel szemben Lynch et al. (2006) burgonyán (*Solanum tuberosum* L.) végzett kísérletében negatív hatásról számoltak be: az *Empoasca fabae* (Harris, 1841) (Cicadellidae) kabócafaj jelenléte csökkentette a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) (Say, 1824) (Chrysomelidae) által rakott tojások számát és a lárvák fejlődési sikerességét, sőt a kifejlett imágók tömege is kisebb volt. Ugyanezekkel a modellfajokkal hasonló eredményre jutott Tomlin and Sears (1992), a kabócafaj jelenléte az ő vizsgálatukban is csökkentette a burgonyabogár fitneszt. Az utóbbi két megfigyelés összhangban van az eredményeimmel, amelyek szintén negatív hatást jeleztek egy kabócafaj és egy rágó szájszervű rovar interakciójában. Azonban mivel az *E. fabae* roncsolva táplálkozó faj, és nem alakít ki nyálhüvelyt, az általa kiváltott hatás jelentősen eltérhet az általam vizsgált *P. alienus*-étól. Nouri-Ganbalani et al. (2018) repce (*Brassica napus* L.) növényeken keresztül vizsgálták a káposzta-levéltetű, mint szipókás kártevő, és a káposztamoly (*Plutella xylostella*) (Linnaeus, 1767) (Plutellidae) hernyó, mint rágó kártevő közötti kölcsönhatást. A vizsgálatukban a levéltetű táplálkozása negatívan befolyásolta a káposztamoly növekedését, fejlődését és populációdinamikáját.

Egy másik tanulmányban paradicsomon (*Lycopersicon esculentum* L.) vizsgálták a csíkos burgonya-levéltetű (*Macrosiphum euphorbiae*) (Thomas, 1878) (Aphididae) és az apró jegyesbagoly (*Spodoptera exigua*) (Hübner, 1808) (Noctuidae) hernyóinak kapcsolatát. A levéltetű kártétele ebben az esetben nem befolyásolta szignifikánsan a hernyók teljesítményét. Wetzal et al. (1983) egy az enyémhez nagyon hasonló modellrendszerben – őszi búzán – vizsgálták a *Rhopalosiphum padi* és az *Oulema melanopus* közötti interakciókat. Megfigyeléseik szerint mindkét faj esetében jelentkezett fajon belüli (intraspecifikus) versengés: nagyobb kezdeti populációk esetén csökkent a szaporodási ráta. Ugyanakkor nem tapasztaltak fajok közötti (interspecifikus) negatív kölcsönhatást – vagyis a *R. padi*

populációjának mérete nem befolyásolta a vetésfehérítő bogarak tojásainak vagy lárváinak számát, és fordítva sem volt hatás. Hasonló, semleges egymásra hatásról számolt be Johnson et al. (2020): *Brachypodium distachyon* L. modellen vizsgálva azt találták, hogy a zselnicemeggy-levéltetű táplálkozása nem volt kimutatható hatással a gyapottok bagolylepke (*Helicoverpa armigera*) (Hübner, 1827) (Noctuidae) lárváira, noha a növényekben a szalicilsav szintje nőtt, a jázmonsavé pedig csökkent.

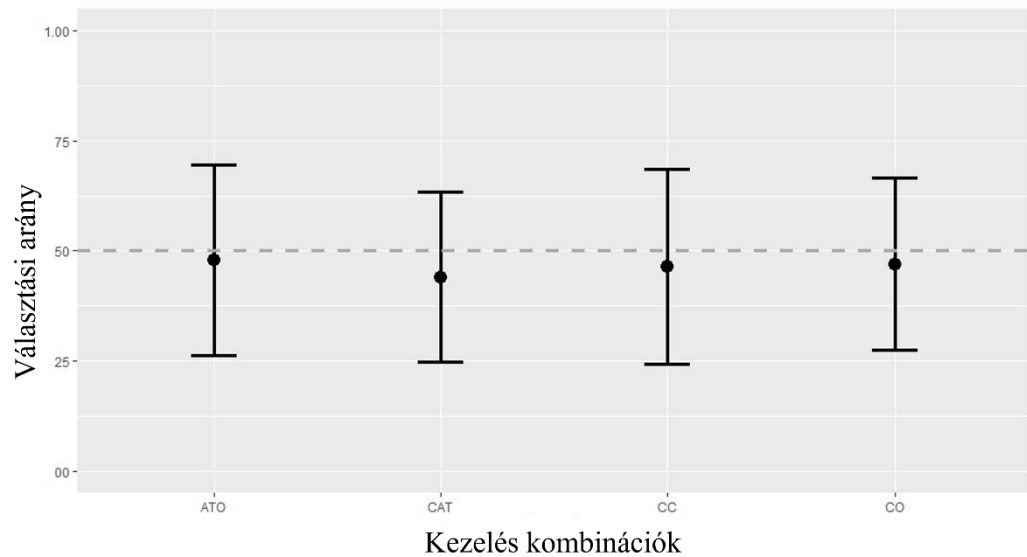
Bár a saját vizsgálatom nem terjedt ki a növények kémiai összetételének változásaira, feltételezhető, hogy az eredmények háttérében hasonló mechanizmusok húzódnak meg, mint a fent említett tanulmányban. A kabócák táplálkozása során – a floém elérését célzó próbaszúrások révén – a növényi szövetekben több sejt is sérülhet, mint a levéltetvek esetében, ami erőteljesebb válaszreakciót válthat ki a növény részéről. A növényi jelátviteli útvonalak nem elkülönülten működnek, hanem egy összetett szabályozási hálózat részét képezik, amelyben az egyes útvonalak kölcsönösen hatnak egymásra pozitív vagy negatív módon. Ezek a kölcsönhatások (cross-talk) lehetővé teszik, hogy a növény a rá ható herbivór ingerek típusának megfelelően az adott helyzethez leginkább illeszkedő védekezési stratégiát válassza (Morkunas et al., 2011). Például A szalicilsav (SA) képes gátolni a jázmonsav (JA) szintézisének folyamatát, valamint az ehhez kapcsolódó génexpressziót, aminek következtében módosulhat a növények védekezési válasza a kártevők támadásával szemben (Thaler et al., 1999).

4. Kísérlet 4 – *Oulema* fajok táplálkozásának hatása a *P. alienus* táplálkozására és utódszámára

A választásos tesztek eredményeire épülő statisztikai modell alapján az *Oulema* fajok táplálkozása nem gyakorolt szignifikáns hatást a *P. alienus* táplálkozási viselkedésére az eltérően előkezelt növényeken. A II-es típusú Wald Chi Square teszt eredménye ($\chi^2=3,5$; $df=3$; $p=0,9494$) megerősítette, hogy a kezeléskombinációk között nem volt statisztikailag jelentős különbség. Ez azt jelenti, hogy a csíkos gabonakabóca nem részesítette előnyben egyik kezeléstípust sem a másikkal szemben (4. táblázat; 24. ábra).

4. táblázat A különböző kezelések hatásainak statisztikai értékelése A változó oszlopban feltüntetett betűkódok a különböző kezeléskombinációkat jelölik: ATO=mesterségesen sebzett-Oulema fajok által prekolonizált; CAT=kontroll-mesterségesen sebzett; CC=kontroll-kontroll; CO=kontroll-Oulema fajok által prekolonizált

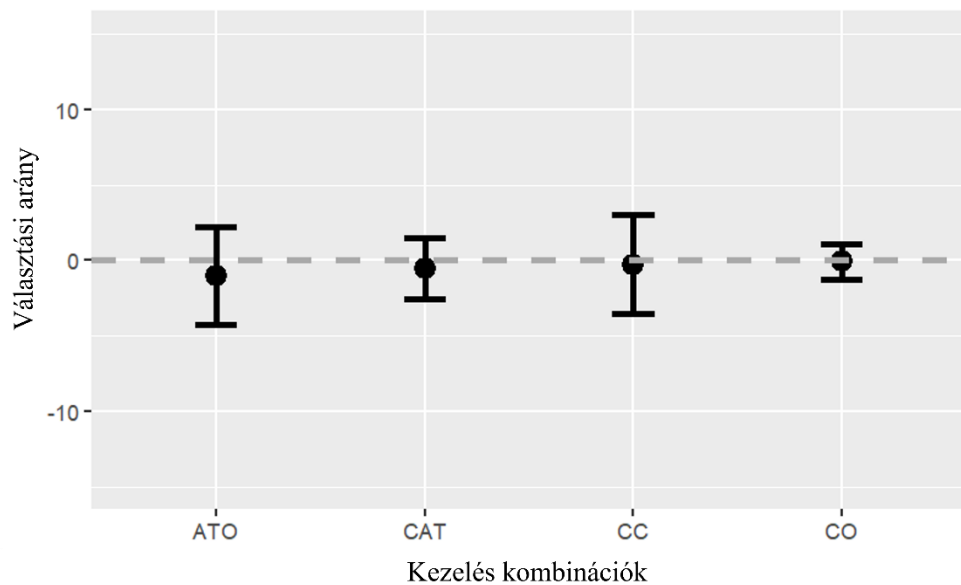
Változó	Valószínűség	Standard hiba (SE)	Szabadságfok (Df)	Nullhipotézis	Z-érték	P-érték
ATO	0.486	0.0394	Inf	0.5	-0.364	0.7251
CAT	0.458	0.0399	Inf	0.5	-1.046	0.7251
CC	0.476	0.0394	Inf	0.5	-0.605	0.7251
CO	0.486	0.0397	Inf	0.5	-0.352	0.7251



24. ábra A különböző kezelések hatása a választási arányra. Az „x” tengelyen feltüntetett betűkódok a különböző kezelés kombinációkat jelölik: ATO=mesterségesen sebzett-Oulema fajok által prekolonizált; CAT=kontroll-mesterségesen sebzett; CC=kontroll-kontroll; CO=kontroll-Oulema fajok által prekolonizált

Ezek alapján megállapítható, hogy az általunk használt modellfajok esetében sem a rágó szájszervű rovar táplálkozása, sem a mechanikai sebzés nincs hatással a szipókás rovar táplálkozására.

Hasonlóképpen, a peték két levélre történő lerakásának különbségét sem befolyásolták szignifikánsan ezek a kezelési kombinációk (nulla-inflációs komponens: $\chi^2_3=1,58$, $P=0,664$; feltételes komponens: $\chi^2_3=1,96$, $P=0,582$; 25. ábra).



25. ábra A különböző kezelésekkel ellátott levelekre lerakott peték számának különbsége az egyes kezelési kombinációk között. A vizsgált kezelési kombinációk a következők: ATO = mesterségesen sebzett – Oulema fajok által károsított, CAT = kontroll – mesterségesen sebzett, CC = kontroll – kontroll, CO = kontroll – Oulema fajok által károsított

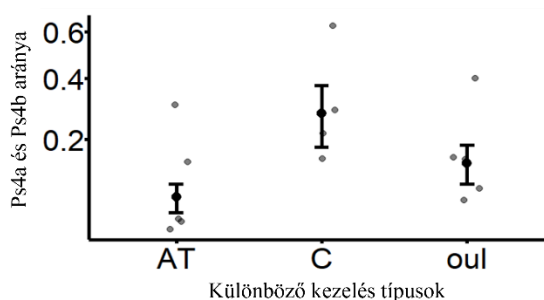
Az egyes kezelési kombinációkon belüli eltérések szintén megfeleltek annak a nullhipotézisnek, hogy nincs különbség a vizsgált levelek között (mind $P \geq 0,185$). Az előző, 3. kísérlethez hasonlóan, a szakirodalmi adatok alapján nem volt prediktálható, hogy az adott modellrendszerben hogyan befolyásolják majd egymást a szereplők. Rágó szájszervű rovar egy szipókás szájszervű rovarral szintén hathat negatívan, vagy pozitívan, de az is előfordulhat, hogy nincsenek egymásra hatással. Negatív hatásról számoltak be például egy burgonyabogár végzett vizsgálatban, ahol a burgonyabogár, zöld-öszibarack levéltetűre (*Myzus persicae*) (Sulzer, 1776) (Aphididae) gyakorolt hatását vizsgálták. Az eredmények azt mutatják, hogy laboratóriumi körülmények között a levéltetű-populációk növekedése több mint 48%-kal alacsonyabb volt azokon a növényeken, amelyeket burgonyabogár rágott meg, akár előzetesen, akár egyidejűleg, és ez a csökkenés az idő előrehaladtával is megmaradt. 16 nappal a kísérlet kezdete után a levéltetű-populációk még mindig több mint 43%-kal kisebbek voltak a burgonyabogárral károsított növényeken, mint azokon, amelyeken csak levéltetvek táplálkoztak. Szabadföldi vizsgálatokban hasonló tendenciát tapasztaltak: 8 nap elteltével a levéltetvek száma átlagosan több mint kétszer akkora volt a burgonyabogárral nem érintett növényeken, mint az egyidejűleg károsítottakon, és több mint hatszorosa a korábban burgonyabogárral fertőzött növényekhez képest (Davidson-Lowe et al., 2018). Ugyanezen szerzők egy későbbi kísérletben vizsgálták ugyanezt a modellrendszert egy Y-olfaktométeres teszttel, ahol meglepő módon azt mutatták ki, hogy a levéltetvek jobban vonzódtak a burgonyabogár által károsított növényi illatanyagokhoz, mint a kontroll növény illatanyagaihoz, noha fitneszük gyengébb volt a korábbi vizsgálatok szerint. Ezt egy potenciális evolúciós stratégiával magyarázták: a levéltetvek így csökkenthetik a ragadozók általi pusztulásukat, hiszen ezek a már károsított növények alternatív zsákmányforrásokat kínálnak a természetes ellenségek számára, vagy zavarhatják azok vonzását (de Rijk et al., 2013). Chisholm et al. (2019) a növényevő rovarok közötti, növény által közvetített kölcsönhatásokat és azok a növényi vírusok terjedésére gyakorolt hatását vizsgálták borsó növényeken (*Pisum sativum* L.). Két kártevő kölcsönhatását vizsgálták: a borsóormányosét (*Sitona lineatus*) (Linnaeus, 1758) (Curculionidae) és a borsólevéltetűét. A tanulmány azt mutatja, hogy a rágó szájszervű borsóormányos növelheti a levéltetű vektor fittségét és mozgását, ami elősegíti a növényi vírus terjedését. Negatív kölcsönhatásról számoltak be Blubaugh et al. (2018) üvegházi körülmények között, ahol brokkoli (*Brassica oleracea* L. var. *Italica* 'Arcadia') növényeken vizsgálták, hogy hogyan hat a rágó szájszervű répalepke (*Pieris rapae*) (Linnaeus, 1758) (Pieridae) hernyójának táplálkozása a szipókás káposzta-levéltetűre. Az eredményeik szerint a hernyók csökkentették a levéltetvek egyedsűrűségét. Ezzel szemben terepi körülmények között, ahol jelen volt a levéltetű egy természetes ellensége (*Diaeretiella rapae*) (McIntosh, 1855) (Aphidiidae) ellentétes hatást mutattak ki: a hernyók táplálkozása pozitív hatást gyakorolt a levéltetvek egyedszámára. Ezt a hatást azzal magyarázták, hogy valószínűleg a hernyók kártétele által kibocsátódott illatanyagok eltompítják vagy elfedik a levéltetvek által kibocsátott illékony vegyületeket, amelyek egyébként a

parazitoidokat vonzanák. Szintén negatív kölcsönhatásról számoltak be egy paradicsomon végzett vizsgálatban, ahol a dél-amerikai paradicsommoly (*Tuta absoluta*) (Meyrick, 1917) (Gelechiidae) hernyója és a burgonya levéltetű egymásra gyakorolt hatását vizsgálták. Bár a kísérletben elsősorban az egyes abiotikus stresszhatások függvényében vizsgálták az interakciókat, a stresszorok nélkül is hasonló következtetésre jutottak: a hernyó, táplálkozásával negatívan befolyásolta a levéltetű faj túlélését és utódszámát. Ezeket az eredményeket a növény közvetítette kölcsönhatásoknak tulajdonították (Dong et al., 2020).

5. Kísérlet 5 - Elektropetrográfia (EPG)

5.1. A sebzéstípusok közötti különbségeket vizsgáló statisztikai elemzés

A rágás/sebzés kezelés szignifikánsan befolyásolta a nőstény kabócák esetében a *sumPs4/ps4a* arányt ($\chi^2=7,92$, $P=0,019$; 26. ábra): ez az arány alacsonyabb volt a mesterségesen sebzett (AT) csoportban, mint a kontroll (C) csoportban (AT/C kontraszt arány \pm SE = $0,27 \pm 0,13$, t-érték = -2,81, df = 9, $P = 0,038$), míg a kontroll (C) és az *Oulema* fajokkal (OT) kezelt csoport között nem volt szignifikáns különbség ($0,51 \pm 0,24$, t-érték = -1,43, df = 9, $P = 0,315$). Ebben a statisztikai elemzésben a hímekkel végzett méréseket nem lehetett értékelni, mert alacsony volt azoknak a hím egyedeknek a száma, amelyek Ps4b hullámformát produkáltak a mérési időn belül.



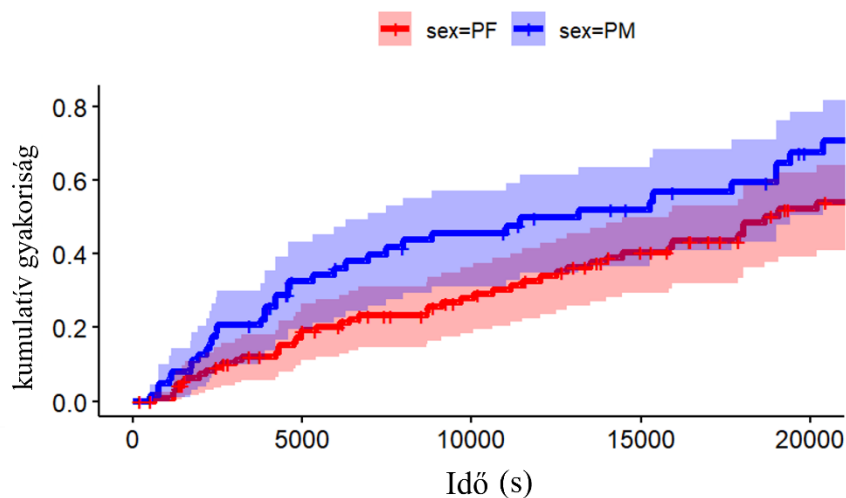
26. ábra A kezelési csoportok közötti különbségek a nőstények esetében mért *sumPs4/ps4a* arányban. AT = mesterségesen sebzett minták, C = kontroll, oul = *Oulema* faj által prekolonizált

Az eredmények azt mutatják, hogy a vetésfehérítő bogarakkal történő prekolonizáció növelte a nőstény kabócák floémszívás közbeni nyáltermelésének időtartamát, ami azt jelzi, hogy az ilyen módon károsított növényi részek nehezebben emészthetők. A mesterséges sebzés tovább fokozta ezt a hatást,

ugyanakkor az eredmények arra utalnak, hogy a kabócák képesek különbséget tenni a rovarok által okozott és a mechanikus károsodások között, és táplálkozási viselkedésüket ennek megfelelően módosítják. Ez feltehetően a növények által kibocsátott fizikai vagy kémiai jelek közvetítésével valósul meg.

Mivel a mechanikai sebzés nem idézi elő a rovarnyál által kiváltott sajátos molekuláris és biokémiai reakciókat, a két típusú sérülés eltérő növényi válaszokhoz vezethet (Korth and Dixon, 1997). Az EPG-mérések eredményei szerint a kabócák passzív szívással a legtöbb időt a kontrollnövényeken töltötték, míg a károsított növények floémjából történő szíváshoz megnövekedett nyáltermelésre volt szükség. A hosszabb Ps4a fázis a floémnedv felvehetőségének akadályozottságát jelzi, ami többletenergia-ráfordítást igényel a kabóctól, és egyben a vírusátvitel szempontjából is jelentős, mivel a nyál leadása kulcsfontosságú a kórokozók növénybe juttatásában.

Emellett szignifikáns különbséget találtam a nemek között az első floém-penetrációig eltelt időben ($\chi^2_1=4,78$, $P=0,029$), ami azt jelzi, hogy a hímek hamarabb érték el a floémet, mint a nőstények (nőstény/hím kontraszt arány \pm SE = $0,59 \pm 0,14$, z-érték = $-2,19$, $P = 0,029$; 27. ábra).



27. ábra az első floém-penetrációk kumulatív gyakoriságát mutató görbe nőstények (piros) és hímek (kék) esetében.

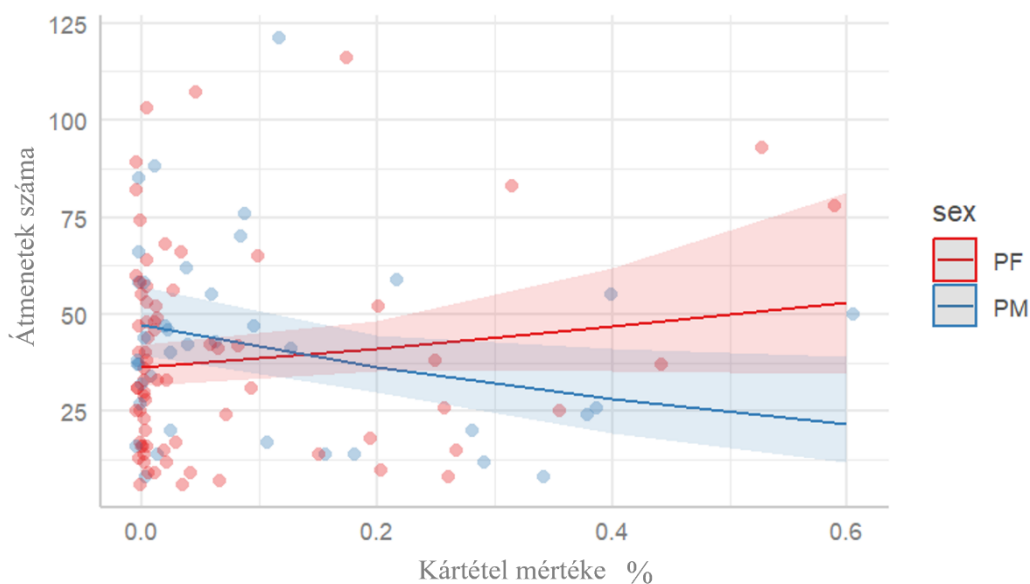
Ez az eredmény egybevág az amerikai szőlőkabóca (*Scaphoideus titanus*) (Ball, 1932) (Cicadellidae) táplálkozási viselkedését vizsgáló korábbi kísérletekkel, amelyeket szőlő (*Vitis vinifera* L. cv. *Cabernet Sauvignon*) növényeken végeztek elektropenetrográfias módszerrel. A jelen vizsgálathoz hasonlóan ezekben is azt figyelték meg, hogy a hím egyedek szignifikánsan rövidebb idő alatt érték el a

floémfázist, mint a nőstények, ami ivari dimorfizmusra utalhat a táplálkozási viselkedés dinamikájában (Chuche et al., 2017).

A penetrációs fázisok közötti átmenetek összes száma, valamint a xilem-penetráció időtartamának százalékos aránya szignifikánsan nőtt a kísérlet időtartamával (mindkét esetben $\chi^2 \geq 15,0$, $P < 0,001$), azonban sem a nem, sem a kezelés, sem azok kölcsönhatása nem gyakorolt hatást ezekre a változókra (mind $P \geq 0,092$). A többi vizsgált válaszváltozóra egyik tesztelt prediktor sem mutatott szignifikáns hatást (mind $P \geq 0,208$).

5.2. A károsítás intenzitását vizsgáló statisztikai elemzés eredménye

A kabócák nemének és a vetésfehérítő károsítás intenzitásának kölcsönhatása szignifikáns hatást gyakorolt a penetrációs fázisok közötti átmenetek összes számára ($\chi^2_1=7,47$, $P=0,006$; 28. ábra): a rágás intenzitása a kabóca nőstények esetében elhanyagolható hatást mutatott erre a változóra (becsült tendencia \pm SE = $0,63 \pm 0,4$, z-érték = 1,57, $P = 0,117$), míg a hímeknél szignifikánsan csökkentette az egyes táplálkozási fázisok közötti átmenetek számát ($-1,3 \pm 0,58$, z-érték = -2,26, $P = 0,024$).



28. ábra A szúrásifázisok közötti összes átmenet száma és az *Oulema* fajok által okozott levélkárosodás intenzitása közötti összefüggés a két ivar esetében a „Károsítás intenzitása” kísérletben (piros: nőstények; kék: hímek).

A többi válaszváltozó esetében azonban egyik vizsgált prediktor sem mutatott szignifikáns hatást (mind $P \geq 0,166$).

Eredményeim arra utalnak, hogy a különböző kezelésmódok eltérő mértékben befolyásolják a vizsgált viselkedési és élettani válaszokat. A nőstény kabócák floém táplálkozási aktivitása érzékenyen reagált a kezelés típusára: a mesterségesen

előidézett mechanikai sérülés (AT) szignifikáns csökkenést eredményezett a floémfázisban eltöltött idő arányában, míg a természetes, rovar által okozott sérülés (OT) nem váltott ki hasonló választ. Ez arra utal, hogy a kabócák képesek lehetnek megkülönböztetni a különböző eredetű növényi károsodásokat, és viselkedésüket azokhoz szelektíven igazítják – feltehetően a növény által kibocsátott fizikai vagy kémiai jelek alapján.

Ez a megkülönböztető viselkedés összhangban áll Duceppe et al. (2012) megállapításaival, akik burgonyán végzett vizsgálatok során kimutatták, hogy a mechanikai sebzés, valamint a burgonyabogár rágása és a burgonya-levéltetű szívogatása eltérő fehérjeprofilokat idéztek elő a levelekben. Hasonló következtetésre jutottak Korth and Dixon (1997) is, akik szintén burgonyán vizsgálták a mechanikai és herbivor kártevők (pl. *Manduca sexta*) (Linnaeus 1763) (Sphingidae) által kiváltott növényi válaszokat. Ezek alapján a mechanikus károsítás nem feltétlenül utánozza a rovarok által előidézett válaszokat, mivel azok nyálával együtt sajátos molekuláris és biokémiai reakciókat váltanak ki.

Ezzel szemben jelen vizsgálatunk eredményei arra utalnak, hogy a szipókás kártevő éppen a mechanikai sebzés hatására mutatott csökkent táplálkozási aktivitást. Ez részben ellentmond a fentebb idézett kutatásoknak, ugyanakkor nem elhanyagolható körülmény, hogy azok eltérő gazdanövényeken és más rovarfajokkal zajlottak. Az előzőekben hivatkozott szakirodalmi adatok is megerősítik, hogy a modellorganizmus és a kísérleti környezet jelentős hatással lehet a növény–kártevő interakciók eredményére.

Az ivari különbségek szintén markánsan megjelentek: a hímek gyorsabban érték el a floémot, mint a nőstények, ami eltérő keresési viselkedésre vagy élettani szükségletekre utalhat. A penetrációs fázisok közötti átmenetek és a xilem-penetráció időarányai azonban főként időfüggőnek bizonyultak, és nem reagáltak érzékenyen a kezelésre vagy a nemek közötti különbségekre.

A vetésfehérítő károsítás mértéke csak a hímek esetében mutatott szignifikáns hatást, ahol az rágott felület növekedése a táplálkozási fázisváltások számának csökkenéséhez vezetett. Ez arra utalhat, hogy a hím egyedek viselkedése érzékenyebben reagál a környezeti stresszjelekre, és potenciálisan eltérő adaptív válaszokat adnak, mint a nőstények.

Ugyanakkor a nőstények esetében sem a táplálkozási aktivitás, sem a tojásrakás nem mutatott szignifikáns különbséget a különféle kezeléseik között, ami arra utal, hogy az általunk vizsgált növényi sérülések nem gyakorolnak közvetlen hatást az ovipozíciós döntéseikre. Lehetséges, hogy ezek a sérülések nem bírnak elégséges információtartalommal számukra, vagy érzékelésük nem indukál adaptív viselkedésváltozást.

A szakirodalom korlátozottsága miatt a kapott eredményekre egyelőre nem adható teljes körű, megalapozott magyarázat. Ugyanakkor a vizsgálat során feltárt jelenségek új és ígéretes kutatási irányt jelölnek ki, különösen az ivari

különbségekhez köthető viselkedés- és táplálkozási mintázatok mélyebb megértésére. E modellfajok alkalmazása a jövőbeni vizsgálatokban lehetőséget kínál e komplex kölcsönhatások mechanizmusainak részletesebb feltárására.

KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A rendelkezésre álló szakirodalmi adatok és saját kutatási eredményeim alapján megállapítható, hogy a gabonaalapú táplálékhálózatok vizsgálata számos izgalmas és sokrétű aspektust rejt magában. A kísérletek során és az irodalmi háttér feldolgozása közben több olyan érdekes, eddig kevésbé feltárt kérdés is felmerült, amelyek további vizsgálatra érdemesek lennének. Az eredmények nemcsak az elméleti tudásbázis bővítéséhez járulnak hozzá, hanem a növényvédelem, az agrárökológia és az integrált kártevő-szabályozás területén is alkalmazható, releváns információkkal szolgálhatnak. A vizsgálatok összességében rámutattak arra, hogy a gabonaféléket érő biotikus hatások – különösen a különböző táplálkozási módú rovarfajok aktivitása – komplex, fajspecifikus kölcsönhatásokat alakítanak ki, amelyek befolyásolhatják mind a kártevők viselkedését, mind a gazdanövény fiziológiai válaszait.

Az általam kidolgozott nyálhüvelyfestési módszer jelentős gyakorlati előrelépést jelent a szűrő-szívó szájszervű rovarok táplálkozási mintázatainak vizsgálatában. A módszer gyorsasága, költséghatékonysága és könnyű reprodukálhatósága lehetővé teszi a nyálhüvelyek elhelyezkedésének és szerkezetének rutinszerű feltérképezését, és így hozzájárulhat a szipókás rovarok kórokozó-terjesztésének, valamint táplálkozási mintáinak pontosabb megértéséhez. Javasolt a módszer szélesebb körű alkalmazása és adaptálása egyéb gazdanövény-rendszerekre is. Érdemes lenne nem csak egyszikű, de akár kétszikű növényfajokon is kis hibaarányal alkalmazható festési eljárást kidolgozni. Egy ilyen módszertani megközelítés különösen értékes lenne, mivel a kétszikű növények leveleiben az erek elrendeződése nem párhuzamos, mint az egyszikűeknél, ami megnehezíti a metszési sík pontos meghatározását. Ezért nagy jelentősége lenne egy egyszerű, gyors és alacsony hibaarányú eljárás alkalmazásának.

A terepi vizsgálatok alapján egyértelművé vált, hogy a természetes ellenségek jelenléte szignifikáns ökoszisztéma-szolgáltatást nyújt, csökkentve az *Oulema* fajok okozta károsítást. Ugyan a közvetlen termés hozam-növekedés nem volt kimutatható, de az ezermagtömeg jelentős csökkenése a kártétel mértékének függvényében alátámasztja a biológiai kontroll fontosságát. Erősen javasolható a természetes ellenségek megőrzésére és támogatására irányuló mezőgazdasági gyakorlatok bevezetése, mint például a diverzifikált élőhelyek fenntartása, erdősávok létrehozása, valamint a rutinszerűen alkalmazott növény permetezési gyakorlatok helyett okszerű, a károsítás mértékének megfelelő foltokban történő kezelést alkalmazni, hiszen ezzel is elősegíthetjük a biológiai ágensek túlélését és felszaporodását.

A szipókás prekolonizációs kísérletek alátámasztották, hogy a rovarok közötti, növényen keresztül közvetített kölcsönhatások fajspecifikusak, és a növény válaszreakciói döntő szerepet játszanak ezek kimenetelében. Az *Oulema* fajok differenciált viselkedése a kabóca és levéltetű fertőzés hatására egy érdekes, a

későbbiekben vizsgálandó jelenség. Eredményeimet a későbbiekben érdemes lenne kiegészíteni további fitohormonális vizsgálatokkal a kölcsönhatások hátterének feltárása érdekében.

Az *Oulema* fajok táplálkozásának hatását a *P. alienus* viselkedésére vizsgáló kísérlet nem tárt fel jelentős eltérést, ami arra utal, hogy a rágó típusú kártétel ebben az esetben nem befolyásolja érdemben a szipókás faj preferenciáját. Ez tovább erősíti azt a szakirodalmi megállapítást, miszerint az ilyen interakciók rendszerspecifikusak. Javasolt e megfigyelések kiterjesztése más fajtákra és gazdanövényekre, illetve különböző stresszfaktorok együttes hatásának vizsgálata.

Az EPG-kísérletek eredményei alapján a *P. alienus* érzékeli a növényi sérülések típusát és viselkedését ennek megfelelően módosítja, különösen a hímek esetében. A természetes és mesterséges kártételek eltérő hatása hangsúlyozza a sérülés eredetének jelentőségét a táplálkozási viselkedés szabályozásában. További vizsgálatok szükségesek annak feltárására, hogy milyen szövetszintű vagy molekuláris változások állnak a viselkedésbeli eltérések hátterében.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Kísérlet – Nyálhüvely festés

A nyálhüvely-szerkezet egyszerű és gyors vizsgálatára alkalmas új eljárást dolgoztam ki, amely lehetővé teszi a szűrő-szívó szájszervű rovarok (pl. kabócák) által létrehozott nyálhüvelyek könnyű azonosítását és mikroszkópos vizsgálatát. A technika alapja egy vizes fukszin festési lépés, amely magenta színnel kiemeli a nyálhüvelyek kezdőpontját a levél teljes felszínén, így egyetlen célzott kézi metszés elegendő a teljes nyálhüvely feltárásához. A metszeteket mikrotóm nélkül, kb. 60 µm vastagságban készítettem, majd metilzöld kontrasztfestéssel tovább növeltem a szöveti struktúrák elkülöníthetőségét. Az alkalmazott etanol-glicerin beágyazó közeg nem állandó, így a minták hosszú távon is tárolhatók és újrafesthetők. Az eljárás nagy előnye, hogy gyors, költséghatékony, és alkalmas a nyálhüvelyek szállítószövethez való viszonyának, illetve elágazási mintázatának rutinszerű vizsgálatára. Ez lehetőséget ad az EPG-hullámformák és a táplálkozási helyek közötti kapcsolat pontos feltérképezésére, és hozzájárulhat a szipókás rovarok kórokozó-terjesztésének jobb megértéséhez.

2. Kísérlet – Terepi vizsgálatok

Kísérleteink kvantitatív módon igazolták, hogy a természetes ellenségek jelenléte szignifikánsan mérsékli az *Oulema* spp. által okozott levélkárosodás mértékét. A ketreces kizárásos modellkísérletek alapján a természetes ellenségek szabad hozzáférése az expozíció végére mintegy 30%-kal csökkentette a károsítás mértékét a kizárt kezelésekhez képest. A rágási levélfelület veszteség mértéke térben jelentős heterogenitást mutatott, amit a klaszterszintű véletlen hatás szignifikáns szerepe is alátámasztott. A károsítás szintje negatív hatást gyakorolt több hozamparaméterre – különösen az ezermagtömegre, amely a maximális és minimális kártétel között akár 22–29%-os csökkenést is mutatott. A természetes ellenségek közvetlen termés hozam-növelő hatását ugyan nem sikerült kimutatni, de jelenlétük indirekte hozzájárul a kártevő-populáció visszaszorításához, így fontos ökológiai komponensként értelmezhetők az *Oulema* spp. integrált biológiai szabályozásában.

3. Kísérlet – A *P. alienus* és a *R. padi* prekolonizációjának hatása az *Oulema* fajok táplálkozására

Kísérleteim során nem találtam statisztikailag szignifikáns különbséget a vetésfehérítő bogár (*Oulema* spp.) preferenciája tekintetében a kontrollnövények és a szipókás rovarokkal (kabóca: *Psammotettix alienus*, illetve levéltetű: *Rhopalosiphum padi*) prekolonizált növények között. Ugyanakkor a viselkedési mintázatok arra utaltak, hogy a vetésfehérítő bogár eltérően reagál a két faj táplálkozására: a kabóccával fertőzött növényeket inkább elkerülte, míg a

levéltetűvel fertőzött növényeket gyakrabban választotta, mint a kontrollokat. Ez az eredmény összhangban áll a szakirodalommal, miszerint az ilyen típusú interakciók fajspecifikusak, és hatásuk – pozitív, negatív vagy semleges – az érintett növény- és rovarfajok kombinációjától függ. A megfigyelt különbségek háttérben feltételezhetően eltérő növényi válaszreakciók állnak, melyekben a szalicilsav- és jázmonsav-útvonalak közötti szabályozási kölcsönhatások is szerepet játszhatnak.

4. Kísérlet - *Oulema* fajok táplálkozásának hatása a *P. alienus* táplálkozására és utódszámára

A választásos teszt alapján az *Oulema* spp. táplálkozása nem befolyásolta szignifikánsan a *Psammotettix alienus* preferenciáját az eltérően előkezelt növények között. Ez azt jelzi, hogy ebben a modellrendszerben a rágó szájszervű rovar táplálkozása nem gyakorolt hatást a szipókás faj viselkedésére. Eredményeink összhangban állnak a szakirodalommal, amely szerint a növényevő rovarok közötti, növény által közvetített interakciók fajspecifikusak, és kimenetelük – pozitív, negatív vagy semleges – nem általánosítható. A vizsgálatok alapján a növényi válaszreakciók komplexitása, beleértve a fitohormonális útvonalak aktiválódását, meghatározó szerepet játszhat az ilyen kölcsönhatások alakulásában.

5. Kísérlet – Elektropetrográfia (EPG)

Az EPG kísérlet során a *Psammotettix alienus* táplálkozási és tojásrakási viselkedését vizsgáltam különböző növényi sérülések (kontroll, mechanikai sebzés, illetve *Oulema* spp. általi károsítás) hatására. A nőtények floémfázisban eltöltött ideje szignifikánsan csökkent a mesterségesen sebzett leveleken, míg a természetes, rovarok által okozott sérülés nem befolyásolta ezt a paramétert. A hímek gyorsabban érték el a floém szövetet, mint a nőtények, ami nemi alapú különbségre utalhat a táplálkozási viselkedésben. A penetrációs fázisok közötti átmenetek száma és a xilemfázis időaránya főként időfüggő volt, nem mutatott érzékenységet sem a kezelésre, sem a nemekre. A károsítás intenzitása csak a hímeknél csökkentette szignifikánsan a fázisváltások számát, ami a hímek fokozott érzékenységére utalhat. A nőtények táplálkozása és ovipozíciós döntései azonban nem változtak számottevően a különféle kezelések hatására. Eredményeim azt sugallják, hogy a faj képes érzékelni a sérülés eredetét, és viselkedését ehhez igazítani, de ez a válasz nemek szerint eltérhet.

ÖSSZEFOGLALÁS

A növények és fitofág rovarok között fennálló interakciók komplex, sokrétű rendszert alkotnak, melyben a növény nem csupán passzív táplálékforrásként, hanem aktív közvetítőként is szerepet kap. Ezek a növényközvetített kölcsönhatások lehetnek szinergikusak vagy antagonisztikusak, és jelentősen befolyásolják a rovarok viselkedését, szaporodását, populációdinamikáját, valamint az ökoszisztéma stabilitását. Különösen a gabonafélék esetében -amelyek Magyarországon kiemelt gazdasági jelentőségűek (búza, árpa)- e kölcsönhatások vizsgálata még hiányos.

A gabonákon előforduló herbivór rovarok táplálkozásuk szerint két fő csoportba sorolhatók: rágó szájszervűek (pl.: *Oulema* fajok) és szipókás szájszervűek (pl.: *Psammotettix alienus*, vagy *Rhopalosiphum padi*). Az *Oulema* spp. jelentős levélkárosítást okozva akár 80%-os asszimilációs csökkenést és termésvesztést eredményezhetnek, míg a levéltetvek és kabócák jelentős növényvírusokat terjesztenek (BYDV, WDV), melyek súlyos növényi tüneteket, valamint termésnövekedést idéznek elő. Ezért a kártevőközösség dinamikájának megértése elengedhetetlen az integrált növényvédelmi stratégiák fejlesztéséhez.

Jelen kutatás célja egy ötlépcsős kísérletssorozattal feltárni a gabonaféléken élő herbivór rovarfajok közötti növényközvetített interakciókat, különös tekintettel a fajok jelenlétének, táplálkozási sorrendjének és viselkedésének hatására, valamint a növényi válaszreakciók szerepére.

Az első kísérletben egy új, gyors és költséghatékony festési eljárást dolgoztam ki a szipókás rovarok által létrehozott nyálhüvelyek lokalizálására árpalevél-szövetben. A vízbázisú vizes fukszin alapú módszer lehetővé teszi a nyálhüvelyek pontos vizualizációját és metszetek készítését, ami jelentős előrelépést jelent a korábbi, mérgező oldószereket igénylő technikákhoz képest. Az eljárás hozzájárul az elektro-petrográfiai (EPG) vizsgálatok pontosabb értelmezéséhez, ezzel segítve a vírusvektorok működésének mélyebb megértését.

A második kísérlet két éven át tartó terepi vizsgálatokon alapult, melyek igazolták, hogy a természetes ellenségek jelenléte mintegy 30%-kal csökkenti az *Oulema* spp. levélkárosítását. Bár a termés hozam közvetlen növekedése nem volt szignifikáns, a kártevőpopuláció visszaszorítása révén az ökológiai kontroll fontos elemének tekinthető. A kártételek különösen az ezermagtömeg paraméterét csökkentették jelentősen, amely akár 22–29%-os visszaesést mutatott, a termés hozam pedig a legerősebb károsodás esetén akár 50%-kal is csökkent. A fehérjetartalom emelkedése mellett a keményítőtartalom csökkenése is kimutatható volt. Ezek az eredmények alátámasztják a biológiai védekezés és a diverzifikált élőhelyek fenntartásának szükségességét a hagyományos, rutinszerű permetezéssel szemben.

A harmadik kísérletben laboratóriumi körülmények között vizsgáltam a *P. alienus*, valamint a *R. padi* prekolonizációjának hatását az *Oulema* spp. táplálkozási preferenciáira. Bár nem mutatkoztak statisztikailag szignifikáns eltérések,

viselkedési mintázatok tendenciája alapján az vetésfehérítő bogarak eltérően reagáltak a *P. alienus* és a *R. padi* által fertőzött növényekre: az előzetesen kabócákkal kolonizált növényeket tendencia-szerűen alacsonyabb preferenciával választotta, mint a levéltetvekkel fertőzött növényeket. Ez megerősíti, hogy a növényközvetített interakciók fajspecifikusak, és döntően a növényi jelátviteli útvonalak, például a szalicilsav (SA) és jázmonsav (JA) kölcsönhatásai szabályozzák.

A negyedik kísérletben az *Oulema* fajok táplálkozásának hatását vizsgáltam a *Psammotettix alienus* táplálkozási viselkedésére és szaporodására. Sem a vetésfehérítő bogár táplálkozása, sem a mesterséges mechanikai sérülés nem befolyásolta a kabóca preferenciáját, ami alátámasztja a fajspecifikus és rendszerspecifikus növényközvetített hatások elvét.

Az ötödik kísérletben elvégzett elektroretrográfias mérések részletes képet adtak a *P. alienus* táplálkozási viselkedéséről különböző növényi sérülések esetén. A nőstény kabócák floémfázisban eltöltött ideje szignifikánsan csökkent mesterségesen sebzett leveleken, míg az *Oulema* fajok okozta természetes sérülés ezt nem befolyásolta. Ez arra utal, hogy a kabócák képesek megkülönböztetni a sérülés eredetét, és viselkedésüket ehhez igazítani. Nemek szerint eltérések is megfigyelhetők voltak: a hímek gyorsabban érték el a floémet, és érzékenyebben reagáltak a károsítás intenzitására, míg a nőstények táplálkozási és tojásrakási aktivitása nem változott.

Összefoglalva, a kutatás eredményei rávilágítanak a gabonaalapú herbivór táplálékhálózatok komplexitására és fajspecifikus jellegére. Az új nyálhüvelyfestési módszer gyakorlati eszközt nyújt a szipókás rovarok táplálkozási vizsgálatához, a terepi eredmények megerősítik a természetes ellenségek szerepét, a laboratóriumi kísérletek pedig a növényközvetített interakciók faj- és rendszerspecifikusságát igazolják. Ezek az eredmények jelentős alapot szolgáltathatnak a fenntartható gabonatermesztés és integrált növényvédelmi rendszerek fejlesztéséhez. További kutatások szükségesek a viselkedési és táplálkozási mintázatok molekuláris és élettani hátterének feltárására, különösen az ivari különbségek vonatkozásában.

SUMMARY

Interactions between plants and phytophagous insects form a complex, multifaceted system in which the plant functions not only as a passive food source but also as an active mediator. These plant-mediated interactions can be synergistic or antagonistic and significantly influence insect behavior, reproduction, population dynamics, and ecosystem stability. In cereals—of particular economic importance in Hungary, such as wheat and barley—these interactions remain insufficiently studied.

Herbivorous insects on cereals can be categorized into two main feeding types: chewing insects (e.g., *Oulema* spp.) and piercing-sucking insects (e.g., *Psammotettix alienus* and *Rhopalosiphum padi*). *Oulema* spp. can cause substantial leaf damage, resulting in up to 80% reductions in photosynthetic assimilation and yield loss, whereas aphids and leafhoppers vector significant plant viruses (BYDV, WDV), causing severe symptoms and yield reductions. Understanding the dynamics of these pest communities is therefore essential for developing integrated pest management strategies.

This study aimed to investigate plant-mediated interactions among herbivorous insects on cereals through a five-step experimental series, focusing on the effects of species presence, feeding sequence, behavior, and plant response.

In the first experiment, a new, rapid and cost-effective staining method was developed to localize salivary sheaths of piercing-sucking insects in barley leaf tissue. The water-based fuchsin approach allows precise visualization of salivary sheaths and sectioning, representing a significant improvement over previous techniques requiring toxic solvents. This method facilitates more accurate interpretation of electropetrography (EPG) data, supporting a deeper understanding of virus vector activity.

The second experiment consisted of two years of field trials, demonstrating that natural enemies reduced *Oulema* spp. leaf damage by approximately 30%. Although direct yield increases were not statistically significant, the suppression of pest populations highlights the importance of ecological control. Damage particularly affected thousand-grain weight, with reductions of 22–29%, and yield losses reached up to 50% under severe infestation. In addition to increased protein content, starch content decreased, supporting the need for biological control and habitat diversification over routine chemical treatments.

The third experiment assessed the effect of *P. alienus* and *R. padi* precolonization on *Oulema* spp. feeding preferences under laboratory conditions. While no statistically significant differences were observed, behavioral trends suggested that *Oulema* beetles showed lower preference for plants pre-colonized by leafhoppers compared to aphid-colonized plants. This confirms that plant-mediated interactions

are species-specific and likely regulated by plant signaling pathways, such as salicylic acid (SA) and jasmonic acid (JA) crosstalk.

The fourth experiment examined the impact of *Oulema* feeding on *P. alienus* feeding behavior and reproduction. Neither beetle feeding nor artificial mechanical damage affected leafhopper preference, supporting the concept of species- and system-specific plant-mediated effects.

The fifth experiment, based on EPG measurements, provided detailed insight into *P. alienus* feeding under different plant damage scenarios. Female leafhoppers spent significantly less time in the phloem phase on mechanically damaged leaves, whereas *Oulema*-induced natural damage had no effect, suggesting that leafhoppers can distinguish the origin of plant damage and adjust their behavior accordingly. Sex-specific differences were observed too: males reached the phloem faster and were more sensitive to damage intensity, whereas female feeding and oviposition activity remained unchanged.

In summary, these findings highlight the complexity and species-specific nature of cereal-based herbivore food webs. The new salivary sheath staining method provides a practical tool for studying piercing-sucking insect feeding, field results confirm the role of natural enemies, and laboratory experiments underscore species- and system-specific plant-mediated interactions. These results offer a strong foundation for developing sustainable cereal production and integrated pest management strategies. Further research is needed to elucidate the molecular and physiological mechanisms underlying feeding and behavioral patterns, particularly regarding sexual dimorphism.

IRODALOMJEGYZÉK

- ABT, I., DERLINK, M., MABON, R., VIRANT-DOBERLET, M. & JACQUOT, E. 2018. Integrating multiple criteria for the characterization of *Psammotettix* populations in European cereal fields. *Bull Entomol Res*, 108, 185-202.
- ABT, I. & JACQUOT, E. 2015. Wheat dwarf. *Virus diseases of tropical and subtropical crops*. CABI Wallingford UK.
- AHMAD, A., KAUSHIK, S., RAMAMURTHY, V. V., LAKHANPAUL, S., RAMANI, R., SHARMA, K. K. & VIDYARTHI, A. S. 2012. Mouthparts and stylet penetration of the lac insect *Kerria lacca* (Kerr) (Hemiptera:Tachardiidae). *Arthropod Struct Dev*, 41, 435-41.
- ALI, J. G., AGRAWAL, A. A. & FOX, C. 2014. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. *Functional Ecology*, 28, 1404-1412.
- ALMEIDA, R. P. & BACKUS, E. A. 2004. Stylet penetration behaviors of *Graphocephala atropunctata* (Signoret)(Hemiptera, Cicadellidae): EPG waveform characterization and quantification. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 838-851.
- AMMAR, E.-D. & HALL, D. G. 2012. New and simple methods for studying hemipteran stylets, bacteriomes, and salivary sheaths in host plants. *Annals of the Entomological Society of America*, 105, 731-739.
- AMMAR, E. D., HALL, D. G. & SHATTERS, R. G., JR. 2018. Salivary Sheaths of the Asian Citrus Psyllid Show Signs of Degradation 3-4 Weeks Following Their Deposition into Citrus Leaves by the Feeding Psyllids. *J Microsc Ultrastruct*, 6, 129-133.
- BACKUS, E. A. 1988. Sensory systems and behaviors which mediate hemipteran plant-feeding - a taxonomic overview. *Journal of Insect Physiology*, 34, 151-165.
- BACKUS, E. A., HABIBI, J., YAN, F. & ELLERSIECK, M. 2005a. Stylet penetration by adult *Homalodisca coagulata* on grape: electrical penetration graph waveform characterization, tissue correlation, and possible implications for transmission of *Xylella fastidiosa*. *Annals of the Entomological Society of America*, 98, 787-813.
- BACKUS, E. A., HUNTER, W. B. & ARNE, C. N. 1988. Technique for staining leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) salivary sheaths and eggs within unsectioned plant tissue. *Journal of Economic Entomology*, 81, 1819-1823.
- BACKUS, E. A., SERRANO, M. S. & RANGER, C. M. 2005b. MECHANISMS OF HOPPERBURN: An Overview of Insect Taxonomy, Behavior, and Physiology. *Annual Review of Entomology*, 50, 125-151.
- BALLA, K., RAKSZEGI, M., LI, Z., BÉKÉS, F., BENCZE, S. & VEISZ, O. 2011. Quality of Winter Wheat in Relation to Heat and Drought Shock after Anthesis. *Czech Journal of Food Science*, 29, 117-128.
- BASKY, Z. 2003. Biotypic and pest status differences between Hungarian and South African populations of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov)(Homoptera: Aphididae). *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 59, 1152-1158.

- BASKY, Z., FONAGY, A. & KISS, B. 2006a. Baking quality of wheat flour affected by cereal aphids. *Cereal Research Communications*, 34, 1161-1168.
- BASKY, Z., FÓNAGY, A. & KISS, B. 2006b. Effect of aphid feeding on the glutenin, gliadin and total protein contents of wheat flour. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 41, 153-164.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.
- BEHJATNIA, S., AFSHARIFAR, A., TAHAN, V., MOTLAGH, M. A., GANDOMANI, O. E., NIAZI, A. & IZADPANA, K. 2011. Widespread occurrence and molecular characterization of Wheat dwarf virus in Iran. *Australasian Plant Pathology*, 40, 12-19.
- BEZDEK, J. & BASELGA, A. 2015. Revision of western Palaearctic species of the *Oulema melanopus* group, with description of two new species from Europe (Coleoptera: Chrysomelidae: Criocerinae). *ACTA ENTOMOLOGICA MUSEI NATIONALIS PRAGAE*, 55, 273-304.
- BISZTRAY, G., GÁBORJÁNYI, R. & VACKE, J. 1989. Isolation and characterisation of wheat dwarf virus found for the first time in Hungary / Isolation und Identifizierung des wheat dwarf virus, erstmals gefunden in Ungarn. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 96(5), 449-454.
- BLÖSCH, S., ALBRECHT, M., JENNY, M., STREIT, B. & KNOP, E. 2023. Rows make the field: Winter wheat fields with manipulated crop architecture show potential for ecological intensification based on higher natural pest and weed seed control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 348.
- BLUBAUGH, C. K., ASPLUND, J. S., EIGENBRODE, S. D., MORRA, M. J., PHILIPS, C. R., POPOVA, I. E., REGANOLD, J. P. & SNYDER, W. E. 2018. Dual-guild herbivory disrupts predator-prey interactions in the field. *Ecology*, 99, 1089-1098.
- BOLKER, B. M., BROOKS, M. E., CLARK, C. J., GEANGE, S. W., POULSEN, J. R., STEVENS, M. H. H. & WHITE, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 127-135.
- BOZSIK, A., BUJÁKI, G., BÜRGES, G., CZENCZ, K., DELI, J., GLITS, M., FOLK, G., HUNYADI, K., IPSITS, C., JÁRFÁS, J., KADLICKÓ, S., KISS, J., KOPPÁNYI, M., KOZMA, E., KÖVICS, G., KUROLI, G., LÁNSZKI, I., PETRÁNYI, I., PETRÓCZI, I., PÉCSI, S., PÉNZES, B., PINTÉR, C., RADÓCZ, L., REISINGER, P., SÁRINGER, G., SZABOLCS, J., SZALAY-MARZSÓ, L., TAKÁCS, A., TOMCSÁNYI, E., TÓTH, A., TÓTH, I. & VIRÁNYI, F. 1997. *Növényvédelem, Mezőgazda kiadó*.
- BRENNAN, E., WEINBAUM, S. & PINNEY, K. 2001. A new technique for studying the stylet tracks of homopteran insects in hand-sectioned plant tissue using light or epifluorescence microscopy. *Biotechnic & Histochemistry*, 76, 59-66.
- BROOKS, M. E., KRISTENSEN, K., VAN BENTHEM, K. J., MAGNUSSON, A., BERG, C. W., NIELSEN, A., SKAUG, H. J., MÄCHLER, M. & BOLKER, B. M. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling.

- BRUNISSEN, L., CHERQUI, A., PELLETIER, Y., VINCENT, C. & GIORDANENGO, P. 2009. Host-plant mediated interactions between two aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 132, 30-38.
- BUNTIN, G. D., FLANDERS, K. L., SLAUGHTER, R. W. & DELAMAR, Z. D. 2004. Damage Loss Assessment and Control of the Cereal Leaf Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Winter Wheat. *Journal of Economic Entomology*, 97, 374-382.
- CARTER, N., MCLEAN, I., WATT, A. & DIXON, A. 1981. Cereal aphids: a case study and review.
- CAUVAIN, S. P. & YOUNG, L. S. 2009. *The ICC Handbook of Cereals, Flour, Dough & Product Testing: Methods and Applications*, Lancaster, Pennsylvania, USA, DEStech Publications.
- CHAPMAN, R. F. 1998. *The insects: structure and function*, Cambridge university press.
- CHISHOLM, P. J., EIGENBRODE, S. D., CLARK, R. E., BASU, S. & CROWDER, D. W. 2019. Plant-mediated interactions between a vector and a non-vector herbivore promote the spread of a plant virus. *Proc Biol Sci*, 286, 20191383.
- CHUCHE, J., SAUVION, N. & THIERY, D. 2017. Mixed xylem and phloem sap ingestion in sheath-feeders as normal dietary behavior: Evidence from the leafhopper *Scaphoideus titanus*. *J Insect Physiol*, 102, 62-72.
- CSÁSZÁR, O., TÓTH, F. & LAJOS, K. 2021. Estimation of the expected maximal defoliation and yield loss caused by cereal leaf beetle (*Oulema melanopus* L.) larvae in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Protection*, 145.
- DAVIDSON-LOWE, E., SZENDREI, Z. & ALI, J. G. 2018. Asymmetric effects of a leaf-chewing herbivore on aphid population growth. *Ecological Entomology*, 44, 81-92.
- DE RIJK, M., DICKE, M. & POELMAN, E. H. 2013. Foraging behaviour by parasitoids in multiherbivore communities. *Animal Behaviour*, 85, 1517-1528.
- DENNO, R. F., PETERSON, M. A., GRATTON, C., CHENG, J., LANGELLOTTO, G. A., HUBERTY, A. F. & FINKE, D. L. 2000. Feeding-Induced Changes in Plant Quality Mediate Interspecific Competition between Sap-Feeding Herbivores. *Ecology*, 81, 1814-1827.
- DERLINK, M., ABT, I., MABON, R., JULIAN, C., VIRANT-DOBERLET, M. & JACQUOT, E. 2018. Mating behavior of *Psammotettix alienus* (Hemiptera: Cicadellidae). *Insect Sci*, 25, 148-160.
- DIXON, A. 1985. Community structure and species diversity. *Aphid Ecology An optimization approach*. Springer.
- DIXON, A. F. 1971. The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Ann Appl Biol*, 68, 135-47.
- DONG, Y.-C., WANG, Z.-J., BU, R.-Y., DAI, H.-J., ZHOU, L.-J., HAN, P., AMIENS-DESNEUX, E., BEAREZ, P. & DESNEUX, N. 2020. Water and salt stresses do not trigger bottom-up effects on plant-mediated indirect interactions between a leaf chewer and a sap-feeder. *Journal of Pest Science*, 93, 1267-1280.
- DROBNJAKOVIĆ, T., PERIĆ, P., MARČIĆ, D., PICCIAU, L., ALMA, A., MITROVIĆ, J., DUDUK, B. & BERTACCINI, A. 2010. Leafhoppers and cixiids in phytoplasma-infected carrot fields: species composition and potential phytoplasma vectors. *Pesticidi i fitomedicina*, 25, 311-318.

- DUCEPPE, M. O., CLOUTIER, C. & MICHAUD, D. 2012. Wounding, insect chewing and phloem sap feeding differentially alter the leaf proteome of potato, *Solanum tuberosum* L. *Proteome Sci*, 10, 73.
- DYSART, R. J., MALTBY, H. L. & BRUNSON, M. H. 1973. Larval parasites of *Oulema melanopus* in Europe and their colonization in the United States. *Entomophaga*, 18, 133-167.
- ELIMEM, M., LAHFEF, C. & LIMEM-SELLEMI, E. 2022. The emerging problem in cereal crops in North-Eastern Tunisia: The cereal leaf beetles *Oulema* spp. (Coleoptera; Chrysomelidae; Criocerinae) dynamic populations and infestation rate. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 10, 09-12.
- ERB, M., ROBERT, C. A. M., HIBBARD, B. E. & TURLINGS, T. C. J. 2010. Sequence of arrival determines plant-mediated interactions between herbivores. *Journal of Ecology*, 99, 7-15.
- EVANS, E. W. 2023. Cereal leaf beetle (*Oulema melanopus*). *Advances in understanding insect pests affecting wheat and other cereals*.
- EVANS, E. W., CARLILE, N. R., INNES, M. B. & PITIGALA, N. 2014. Infestation of grain fields and degree-day phenology of the cereal leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Utah: long-term patterns. *J Econ Entomol*, 107, 240-9.
- FINLAY, K. J. & LUCK, J. E. 2011. Response of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to climate change in relation to its pest status, vectoring potential and function in a crop–vector–virus pathosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 144, 405-421.
- FOX, J. & WEISBERG, S. 2018. *An R companion to applied regression*, Sage publications.
- GALLUN, R. L., EVERLY, R. T. & YAMAZAKI, W. T. 1967. Yield and Milling Quality of Monon Wheat Damaged by Feeding of Cereal Leaf Beetle. *Journal of Economic Entomology*, 60, 356-359.
- GIBBERD, R., EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1988. Wound-Induced Changes in the Acceptability of Tree-Foliage to Lepidoptera: Within-Leaf Effects. *Oikos*, 51.
- GILLET, H., DEDRYVER, C., ROBERT, Y., GAMON, A. & PIERRE, J. 1990. Assessing the risk of primary infection of cereals by barley yellow dwarf virus in autumn in the Rennes basin of France. *Annals of applied biology*, 117, 237-251.
- GUERRERI, E., PENNACCHIO, F. & TREMBLAY, E. 2013. Flight behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. *EJE*, 90, 415-421.
- GUGLIELMINO, A. & VIRLA, E. G. 1997. Postembryonic development and biology of *Psammotettix alienus* (Dahlbom) (Homoptera Cicadellidae) under laboratory conditions. *Bollettino di Zoologia agraria e di Bachicoltura*, 29, 65-80.
- HARE, J. D. 2011. Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. *Annu Rev Entomol*, 56, 161-80.
- HARTIG, F. 2016. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. *CRAN: Contributed Packages*.
- HAYNES, D. L. & GAGE, S. H. 1981. The Cereal Leaf Beetle in North America. *Annual Review of Entomology*, 26, 259-287.
- HEYER, W. 1977. Biologie und Schadwirkung der Getreidehähnchen *Lema* (*Oulema*) spp. in der industriemäßigen Getreideproduktion. *Heft 8*, 31, 167–169.

- HITCHCOX, M. E., MILLER, S., PIKE, K. S. & GOULD, M. C. 2002. Cereal leaf beetle survey and biocontrol activities in Washington State, 2002.
- IHRIG, R. A., HERBERT, D. A., JR., VAN DUYN, J. W. & BRADLEY, J. R., JR. 2001. Relationship between cereal leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) egg and fourth-instar populations and impact of fourth-instar defoliation of winter wheat yields in North Carolina and Virginia. *J Econ Entomol*, 94, 634-9.
- JELOKOVÁ, M. & GALLO, J. 2008. Parasitoids of cereal leaf beetle, *Oulema gallaeciana* (Heyden, 1879). *Plant Protection Science*, 44, 108-113.
- JOHNSON, S. N., ROWE, R. C. & HALL, C. R. 2020. Aphid Feeding Induces Phytohormonal Cross-Talk without Affecting Silicon Defense against Subsequent Chewing Herbivores. *Plants (Basel)*, 9.
- JOSSI, W. & BIGLER, F. 1996. Getreidehähnchen: Ertragsverluste bei Winterweizen. 3: 120–123. *Agrarforschung*, 3, 120–123.
- KAPLAN, I. & DENNO, R. F. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecol Lett*, 10, 977-94.
- KAPLAN, I., LYNCH, M. E., DIVELEY, G. P. & DENNO, R. F. 2007. Leafhopper-induced plant resistance enhances predation risk in a phytophagous beetle. *Oecologia*, 152, 665-75.
- KESSLER, A. & HEIL, M. 2011. The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology*, 25, 348-357.
- KHEIRODIN, A., SHARANOWSKI, B. J., CÁRCAMO, H. A. & COSTAMAGNA, A. C. 2019. Consumption of cereal leaf beetle, *Oulema melanopus*, by generalist predators in wheat fields detected by molecular analysis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168, 59-69.
- KHEIRODIN, A., SHARANOWSKI, B. J., CÁRCAMO, H. A. & COSTAMAGNA, A. C. 2020. Consumption of cereal leaf beetle, *Oulema melanopus*, by generalist predators in wheat fields detected by molecular analysis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168, 59-69.
- KHER, S., L.M.DOSDALL & CARCAMO, H. 2011. The Cereal Leaf Beetle: Biology, Distribution and Prospects for Control. *Prairie Soils & Crops Journal*, 4, 32-41.
- KHER, S. V., DOSDALL, L. M. & CÁRCAMO, H. A. 2014. Plant Vigor Metrics Determine Spatio-Temporal Distribution Dynamics of *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae) and Its Larval Parasitoid, *Tetrastichus julis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Environmental Entomology*, 43, 1295-1308.
- KISS, B., RÉDEI, D. & KOCZOR, S. 2008. Occurrence and feeding of hemipterans on common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Hungary. *Bulletin of Insectology*, 61, 195-196.
- KOORNNEEF, A. & PIETERSE, C. M. 2008. Cross talk in defense signaling. *Plant Physiol*, 146, 839-44.
- KOPPÁNYI, T. 1976. A lucernásban kalakuló Cicadinea együttes évszakos és állományok korával járó változásának vizsgálata. *A study into the seasonal and crop age related changes of Cicadinea assemblages in alfalfa.* *Debreceni Agrártudományi Egy. Tudományos Közleményei*, 18, 27-60.
- KORTH, K. L. & DIXON, R. A. 1997. Evidence for Chewing Insect-Specific Molecular Events Distinct from a General Wound Response in Leaves. *Plant Physiol*, 115, 1299-1305.
- KRENN, H. W. 2019. Form and function of insect mouthparts. *Insect mouthparts: form, function, development and performance*. Springer.

- KRONAUER, D. J. & PIERCE, N. E. 2011. Myrmecophiles. *Current Biology*, 21, R208-R209.
- KUROLI, G. 2009. Damage by oat aphids (*Rhopalosiphum padi* L.) in cereals. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 96, 463-469.
- KUROLI, G. & KALMÁR, G. 1979. A zableveltetu (*Rhopalosiphum padi* L.) kartetelenek vizsgalata gabonafeleken. *A Mosonmagyaróvári Mezőgazdaságtudományi Kar Közleményei*, 21.
- KVARNHEDEN, A., LETT, J.-M. & PETERSCHMITT, M. 2016. CHAPTER 16: Mastreviruses: Tropical and Temperate Leafhopper-Borne Geminiviruses. *Vector-mediated transmission of plant pathogens*. Am Phytopath Society.
- LAJOS, K., CSÁSZÁR, O., SÁROSPATAKI, M., SAMU, F. & TÓTH, F. 2020. Linear woody landscape elements may help to mitigate leaf surface loss caused by the cereal leaf beetle. *Landscape Ecology*, 35, 2225-2238.
- LAJOS, K., SZALAI, M., TÓTH, F., AMBRUS, G. & KISS, J. 2016. The influence of landscape structure on the leaf damage caused by the cereal leaf beetle (*Oulema melanopus*). *Remote Sensing*, 6, 476-479.
- LAMPERT, E. P. & HAYNES, D. L. 1985. Population Dynamics of the Cereal Leaf Beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae), at Low Population Densities. *Environmental Entomology*, 14, 74-79.
- LENTH, R. 2023. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. *R package version 1.8.5*.
- LINDSEY, L. E., PAUL, P. & LENTZ, E. 2017. *Wheat Growth Stages and Associated Management*, Columbus, Ohio, Ohionline, Ohio State University Extension.
- LIU, Q., HU, X., SU, S., NING, Y., PENG, Y., YE, G., LOU, Y., TURLINGS, T. C. J. & LI, Y. 2021. Cooperative herbivory between two important pests of rice. *Nat Commun*, 12, 6772.
- LOWE, H. 1967. Interspecific differences in the biology of aphids (homoptera: Aphididae) on leaves of *Vicia faba* L. feeding behaviour. *Entomologia experimentalis et applicata*, 10, 347-357.
- LUCINI, T. & PANIZZI, A. R. 2016. Waveform characterization of the soybean stem feeder *Edessa meditabunda*: overcoming the challenge of wiring pentatomids for EPG. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158, 118-132.
- LUNDSGAARD, T. 1997. Filovirus-like particles detected in the leafhopper *Psammotettix alienus*. *Virus research*, 48, 35-40.
- LYNCH, M. E., KAPLAN, I., DIVELY, G. P. & DENNO, R. F. 2006. Host-plant-mediated competition via induced resistance: Interactions between pest herbivores on potatoes. *Ecological Applications*, 16, 855-864.
- MANURUNG, B., WITSACK, W., MEHNER, S., GRUNTZIG, M. & FUCHS, E. 2004. The epidemiology of Wheat dwarf virus in relation to occurrence of the leafhopper *Psammotettix alienus* in Middle-Germany. *Virus Res*, 100, 109-13.
- MAZURKIEWICZ, A., JAKUBOWSKA, M., TUMIALIS, D., BOCIANOWSKI, J. & ROIK, K. 2021. Foliar Application of Entomopathogenic Nematodes against Cereal Leaf Beetle *Oulema melanopus* L. (Coleoptera: Chrysomelidae) on Wheat. *Agronomy-Basel*, 11, 8.
- MCGUIRE, R. J. & JOHNSON, M. T. J. 2006. Plant genotype and induced responses affect resistance to herbivores on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecological Entomology*, 31, 20-31.

- MEHNER, S., MANURUNG, B., GRÜNTZIG, M., HABEKUSS, A., WITSACK, W. & FUCHS, E. 2003. Investigations into the ecology of the Wheat dwarf virus (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany/Untersuchungen zur Ökologie des Wheat dwarf virus (WDV) in Sachsen-Anhalt, Deutschland. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz/Journal of Plant Diseases and Protection*, 313-323.
- MEINDL, P., KROMP, B., BARTL, B. & IOANNIDOU, E. 2001. Arthropod natural enemies of the cereal leaf beetle (*Oulema melanopus* L.) in organic winter wheat fields in Vienna, Eastern Austria. *IOBC/wprs Bulletin*, 24, 79-86.
- MILES, P. 1968. Insect secretions in plants. *Annual Review of Phytopathology*, 6, 137-164.
- MILES, P. W. 1972. The saliva of Hemiptera. *Advances in insect physiology*. Elsevier.
- MINUZ, R. L., ISIDORO, N., CASAVECCHIA, S., BURGIO, G. & RIOLO, P. 2013. Sex-dispersal differences of four phloem-feeding vectors and their relationship to wild-plant abundance in vineyard agroecosystems. *Journal of Economic Entomology*, 106, 2296-2309.
- MORKUNAS, I., MAI, V. C. & GABRYŚ, B. 2011. Phytohormonal signaling in plant responses to aphid feeding. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 2057-2073.
- NAM, K. J. & HARDIE, J. 2012. Host acceptance by aphids: probing and larviposition behaviour of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* on host and non-host plants. *J Insect Physiol*, 58, 660-8.
- NICKEL, H. 2003. *leafhoppers and planthoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha): patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects (PENSOFT Series Faunistica, 1312-0174; no. 28)*, Pensoft Publishers.
- NOURI-GANBALANI, G., BORZOU, E., SHAHNAVAZI, M. & NOURI, A. 2018. Induction of Resistance Against *Plutella xylostella* (L.) (Lep.: Plutellidae) by Jasmonic Acid and Mealy Cabbage Aphid Feeding in *Brassica napus* L. *Front Physiol*, 9, 859.
- PENG, X., LIU, L., GUO, X., WANG, P., SONG, C., SU, S., FANG, G. & CHEN, M. 2020. The Survival and Reproduction of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) on Different Plants: Exploring the Possible Host Range for a Serious Wheat Pest. *J Econ Entomol*, 113, 185-193.
- PERTICS, B. Z., THOLT, G., KIS, A., SZITA, É., GERÓ, K., GERSTENBRAND, R., SIMON, J. & SAMU, F. 2025. Widely-based full-genome analyses enable development of universal and strain-specific PCR toolkit for wheat dwarf virus detection, revealing new alternative hosts and challenging strain-host specificity. *Plant Methods*, 21, 100.
- PFRIEME, A. K., RUCKWIED, B., HABEKUSS, A., WILL, T., STAHL, A., PILLEN, K. & ORDON, F. 2022. Identification and Validation of Quantitative Trait Loci for Wheat Dwarf Virus Resistance in Wheat (*Triticum* spp.). *Front Plant Sci*, 13, 828639.
- PFRIEME, A. K., WILL, T., PILLEN, K. & STAHL, A. 2023. The Past, Present, and Future of Wheat Dwarf Virus Management-A Review. *Plants (Basel)*, 12.
- POZSGAI, G. & SÁRINGER, G. 2006. The taxonomy and geographical distribution of the cereal leaf beetles (*Oulema* spp.) of Hungary.

- Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 71(4), 53-56.
- R CORE TEAM 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing. version 4.2.3.* <https://www.R-project.org>, Vienna, R Foundation for Statistical Computing.
- RAO, S., COSSÉ, A. A., ZILKOWSKI, B. W. & BARTELT, R. J. 2003. Aggregation Pheromone of the Cereal Leaf Beetle: Field Evaluation and Emission from Males in the Laboratory. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 2165-2175.
- RASBAND, W. S. 2022. *ImageJ*, v. 1.53 <https://imagej.nih.gov/ij/> [Online]. Bethesda, Maryland, USA: U. S. National Institutes of Health. [Accessed].
- REAY-JONES, F. P. F. 2017. Geostatistical Characterization of Cereal Leaf Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) Distributions in Wheat. *Environ Entomol*, 46, 931-938.
- REISIG, D. D., BACHELER, J. S., HERBERT, D. A., HEINIGER, R., KUCHAR, T., MALONE, S., PHILIPS, C. & TILLEY, M. S. 2017. Cereal Leaf Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) Regional Dispersion and Relationship With Wheat Stand Denseness. *Environ Entomol*, 46, 425-433.
- ROBERTS, D. E. 2016. Classical biological control of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae), in Washington State and rôle of field insectaries, a review. *Biocontrol Science and Technology*, 26, 877-893.
- ROMANTSOV, P. V. & RAKHIMOV, M. R. 2024. New Data on the Leaf Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of Middle Asia. *Entomological Review*, 103, 639-646.
- SAGUEZ, J., LEMOYNE, P., GIORDANENGO, P., OLIVIER, C., LASNIER, J., MAUFFETTE, Y. & VINCENT, C. 2015. Characterization of the feeding behavior of three *Erythroneura* species on grapevine by histological and DC-electrical penetration graph techniques. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157, 227-240.
- SAMKOVA, A., HADRAVA, J., SKUHROVEC, J. & JANSTA, P. 2020. Host Specificity of the Parasitic Wasp *Anaphes flavipes* (Hymenoptera: Mymaridae) and a New Defence in Its Hosts (Coleoptera: Chrysomelidae: *Oulema* spp.). *Insects*, 11.
- SAXENA, P. X. & CHADA, H. L. 1971. The Greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Mouth Parts and Feeding Habits. 2. *Annals of the Entomological Society of America*, 64, 897-904.
- SCHWEIGER, R., HEISE, A. M., PERSICKE, M. & MULLER, C. 2014. Interactions between the jasmonic and salicylic acid pathway modulate the plant metabolome and affect herbivores of different feeding types. *Plant Cell Environ*, 37, 1574-85.
- SOLER, R., BADENES-PÉREZ, F. R., BROEKGAARDEN, C., ZHENG, S. J., DAVID, A., BOLAND, W. & DICKE, M. 2011. Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene transcription. *Functional Ecology*, 26, 156-166.
- SOLER, R., BADENES-PÉREZ, F. R., BROEKGAARDEN, C., ZHENG, S. J., DAVID, A., BOLAND, W. & DICKE, M. 2012. Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene transcription. *Functional Ecology*, 26, 156-166.

- STAFFORD, C. & WALKER, G. 2009. Characterization and correlation of DC electrical penetration graph waveforms with feeding behavior of beet leafhopper, *Circulifer tenellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130, 113-129.
- STEINGER, T., KLOTZLI, F. & RAMSEIER, H. 2020a. Experimental Assessment of the Economic Injury Level of the Cereal Leaf Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Winter Wheat. *J Econ Entomol*, 113, 1823-1830.
- STEINGER, T., KLÖTZLI, F. & RAMSEIER, H. 2020b. Experimental assessment of the economic injury level of the cereal leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in winter wheat. *Journal of Economic Entomology*, 113, 1823-1830.
- STOUT, M. J., WORKMAN, K. V., BOSTOCK, R. M. & DUFFEY, S. S. 1997. Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, 113, 74-81.
- SZABOLCS, J. & HORVATH, L. 1991. Predators and parasites of *Oulema* species in Hungary. *Növényvédelem*, 27, 166-172.
- SZUNICS, L., POCSAI, E., SZUNICS, L. & VIDA, G. 2000. Viral Diseases on Cereals in Central Hungary. *Acta Agronomica Hungarica*, 48, 237-250.
- THALER, J. S., FIDANTSEF, A. L., DUFFEY, S. S. & BOSTOCK, R. M. 1999. Trade-Offs in Plant Defense Against Pathogens and Herbivores: A Field Demonstration of Chemical Elicitors of Induced Resistance. *Journal of Chemical Ecology*, 25, 1597-1609.
- THERNEAU, T. 2015a. Mixed effects Cox models. *CRAN repository*.
- THERNEAU, T. 2015b. A package for survival analysis in S. *R package version*, 2, 2014.
- THERNEAU, T. M. Extending the Cox model. Proceedings of the first Seattle symposium in biostatistics: survival analysis, 1997. Springer, 51-84.
- THOLT, G. 2011. A szipókás rovarok táplálkozásának vizsgálati módszere-az elektro-petrográfia (EPG) bemutatása. *Növényvédelem*, 47(4), 160-165.
- THOLT, G., SAMU, F. & KISS, B. 2015. Feeding behaviour of a virus-vector leafhopper on host and non-host plants characterised by electrical penetration graphs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 155, 123-136.
- TJALLINGII, W. F. 1982. Electrical recording of aphid penetration. In: VISSER, J. H. & MINKS, A. K. (eds.) *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Wageningen: Centre for Agricultural Publication and Documentation.
- TJALLINGII, W. F. 1985. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38, 177-186.
- TJALLINGII, W. F. 1994. Sieve element acceptance by aphids. *European Journal of Entomology*, 91, 47-52.
- TJALLINGII, W. F. 2006. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *Journal of experimental botany*, 57, 739-45.
- TJALLINGII, W. F. & ESCH, T. H. 1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18, 317-328.
- TOMLIN, E. S. & SEARS, M. K. 1992. Indirect Competition Between the Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and the Potato Leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) on Potato: Laboratory Study. *Environmental Entomology*, 21, 787-792.

- TSCHUMI, M., ALBRECHT, M., BÄRTSCHI, C., COLLATZ, J., ENTLING, M. H. & JACOT, K. 2016. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 220, 97-103.
- ULRICH, W., CZARNECKI, A. & KRUSZYŃSKI, T. 2004. Occurrence of pest species of the genus *Oulema* (Coleoptera: Chrysomelidae) in cereal fields in Northern Poland. *Electronic journal of polish Agricultural universities*, 7(1).
- VACKE, J. 1961. Wheat dwarf virus disease. *Biologia Plantarum*, 3, 228-233.
- VILLANUEVAB, J. R. & STRONG, F. E. 1964. Laboratory Studies on the Biology of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphidae)1. *Annals of the Entomological Society of America*, 57, 609-613.
- WANG, Y., TANG, M., HAO, P., YANG, Z., ZHU, L. & HE, G. 2008. Penetration into rice tissues by brown planthopper and fine structure of the salivary sheaths. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129, 295-307.
- WARI, D., KABIR, M. A., MUJIONO, K., HOJO, Y., SHINYA, T., TANI, A., NAKATANI, H. & GALIS, I. 2019. Honeydew-associated microbes elicit defense responses against brown planthopper in rice. *J Exp Bot*, 70, 1683-1696.
- WEBSTER, J. A. & SMITH, D. H. 1983. Cereal leaf beetle (*Oulema melanopus* (L.)) population densities and winter wheat yields. *Crop Protection*, 2, 431-436.
- WETZEL, T., REINSCH, B. & FREIER, B. 1983. The effect of combined infestation by cereal aphids (*Macrosiphum avenae* (Fabr.) (*Sitobion avenae*) and *Rhopalosiphum padi* (L.)) and cereal leaf beetles (*Oulema melanopus* (L.)) on their population development and on yield of winter wheat. *Crop Protection*, 2, 159-172.
- WILL, T., TJALLINGII, W. F., THÖNNESEN, A. & VAN BEL, A. J. E. 2007. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 10536-10541.
- WIRTH, W. W. & MARSTON, N. 1968. A Method for Mounting Small Insects on Microscope Slides in Canada Balsam. *Annals of the Entomological Society of America*, 61, 783-784.
- ZHANG, X., ZHOU, G. & WANG, X. 2010. Detection of wheat dwarf virus (WDV) in wheat and vector leafhopper (*Psammotettix alienus* Dahlb.) by real-time PCR. *Journal of virological methods*, 169, 416-419.
- ZHAO, L., DAI, W., ZHANG, C. & ZHANG, Y. 2010. Morphological characterization of the mouthparts of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron*, 41, 754-9.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A kísérletek és eredményeik a Nemzeti Labor RRF-2.3.1-21-2022-00006, valamint az OTKA K116062 és K134811 pályázatok támogatásával valósultak meg. Szeretném megköszönni témavezetőmnek, Samu Ferencnek, és munkatársamnak, Tholt Gergelynek, a szakmai támogatást.

Köszönet illeti Cséplő Mónikát, Rakszegi Mariannát és Vida Gyulát a második kísérlet termésminőségi paramétereinek meghatározásában nyújtott segítségükért (HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont, Mezőgazdasági Intézet, Kalászos Gabona Nemesítési Osztály). Köszönet jár továbbá Tóth Zoltánnak a negyedik és ötödik kísérlet statisztikai kiértékelésében nyújtott támogatásáért.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném kifejezni hálámat a családomnak, akik kitartásukkal, türelmükkel és támogatásukkal végigkísérték ezt a hosszú folyamatot.