

KAPARÓDARÁZSKÖZÖSSÉG ÉLŐHELY-HETEROMORFIA
ÉRZÉKENYSÉGE ÉS MINŐSÍTÉSE
HOMOKPUSZTAI GYEPEN

Egyetemi doktori értekezés

Karsai István

József Attila Tudományegyetem
Állattani Tanszék

S Z E G E D

1990

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	3.
2. ANYAG ÉS MÓDSZEREK.....	7.
2.1. A vizsgálatokra kiválasztott terület.....	7.
2.2. Gyűjtési módszerek.....	13.
2.3. Értékelési módszerek.....	14.
2.3.1. Többváltozós módszerek.....	14.
2.3.2. A diverzitás becslésének módszerei.....	23.
2.3.3. A términtázat analízis módszerei.....	24.
3. EREDMÉNYEK.....	25.
3.1. A kaparódarázközösség faji összetétele.....	25.
3.2. A kaparódarázs fajok csoportosítása és megoszlása a zsákmányfajok alapján.....	26.
3.3. A kaparódarázs fajok csoportosítása és megoszlása állatföldrajzi elterjedési jellegek és ökofaunisz- tikai karakterek alapján.....	27.
3.4. Heteromorfia érzékenység.....	31.
3.5. Az élőhelyek minősítése.....	43.
3.5.1. Élőhely minősítési különbségek a nemek között.....	43.
3.6. A közösség sokfélesége különböző folttypusokon.....	52.
3.7. Fészkelési és vadászterületek.....	63.
3.8. A Bembecinus tridens fészkeinek términtázat analí- zise egy preferált élőhelyen.....	70.
4. DISZKUSSZIÓ.....	74.
5. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁSOK.....	78.
6. ÖSSZEFOGLALÁS.....	79.
7. IRODALOMJEGYZÉK.....	80.

BEVEZETÉS

"Vigyázz, hogy világosat gondolsz-e, vagy sötétet,
mert amit gondoltál, megteremtetted"

(Weöres Sándor)

"Why is what where?" Ez az alapvető kérdése az ökológiának, szögezi le a Brit Ökológiai Társaság elnöke R. J. Berry (1989) elnöki expozéjában. Ez a kérdés nem új, visszavezethető Darwinig (1859), vagy még korábbra is. Az idők folyamán a kérdés az esszé-szerű körülírásokon keresztül fejlődött egy operatív diszciplína körülhatárolás felé (Juhász-Nagy, 1986). A kérdésre adandó válasz fejlődése azonban igen lassú, kacskaringós, és bőven tartalmaz fejlődési rendellenességeket. Ennek oka nemcsak az inoperativitás, a fogalmi zűrzavar és a szupraindividuális jelenségek és kutatások lebecsülése (Juhász-Nagy és Vida, 1978), hanem a redukcionizmus, a determinizmus és az intellektuális izoláció (Berry, 1989) is.

Az ökológia fejlődésére nézve az ötvenes évek közepe meghatározó jellegű volt, ugyanis ekkorra teremődtek meg az első nagyhatású elméletek kifejtésének feltételei. "What do we now know that is reliable, exciting and surprising that we did not know in 1956? What did we think we knew in 1956 that we now know is false?" teszi fel a kérdéseket Stearns (1982), természetesen a populáció és a közösségi ökológiára vonatkoztatva.

Ezidőtájt négy fő elmélet és a köröttük kibontakozott, ma sem teljesen lezárt viták gyorsították fel az ökológia fejlődését:

- 1, Az abiotikus faktorok szerepét hangsúlyozták, szinte olyan kizárólagossággal, ami a biotikus faktorok jelentéktelenségét sugallta. Szárazföldi habitatokban az Andrewartha és Birch

rovarökológus iskola bebizonyította, hogy a hőmérséklet és a páratartalom határozza meg a fajok abundanciáját és eloszlását (Andrewartha és Birch, 1954).

- 2, A kor legtöbbet vitatott problémája, amely kapcsolódik Andrewartha és Birch (1954) elméletéhez is: Vajon a természetes populációk szabályozása elsődlegesen denzitástól független abiotikus faktorok által történik (mint pl. a hőmérséklet vagy a páratartalom), vagy a biotikus faktorok (pl. a kompetíció és predáció) az elsődlegesek, amelyek denzitásfüggő, negatív feedbacken át érvényesülő folyamatok. Az itt kirobbant viták végülis, bármiféle világos megoldás nélkül, eléggé elcsitultak (Bakker, 1980).

- 3, A szukcesszió tanulmányozásában a Clements (1916) féle szuperorganizmus koncepció érvényesült. Azaz a közösség, mint egy szuperorganizmus, fejlődési állapotok sorozatán megy át. Minden állapot előkészíti a következő állapot számára az utat a fejlődés folyamatában.

- 4, Néhányan úgy vélték, hogy a közösségek úgy érthetők meg igazán, ha olyan izolált rendszerként értelmezzük őket, amelyekben az interspecifikus kompetíció harcai és ezek eredményei játsszák a fő szerepet. Azt gondolták, hogy a stabil equilibrium matematikai modelljeinek alkalmazása teszi lehetővé a természetes közössegek törvényeinek feltárását (pl. MacArthur, 1972). Ehhez a nézethez kapcsolódott a kompetitív kizárás elve (Hardin, 1960), ami sok kutatást inspirált, de sokszor nem helyesen értelmezték (Stearns, 1982).

Napjainkban bár a 'régi alkérdések' mellé újabbak is felsorakoztak (mint pl. a viselkedés-ökológia problémái), a régen feltett kérdések nagy része ma is él, és fontos szereppel bír (pl. a szukcesszió), vagy több alkoncepcióra hullott szét (mint pl. a populációk szabályozása kérdéskör). Igen érdekes ebből a szempontból tanulmányozni a Brit Ökológiai Társaság tagjainak összesített véleményét az ökológia legfontosabb koncepcióiról (Cherrett, 1989). Az első öt legfontosabb

(sorrendben): ökoszisztéma, szukcesszió, energiaáramlás, a források megőrzése és a kompetíció. Ezek a fogalmak szinte ugyanazok, vagy jól köthetők azokhoz a kérdésekhez, amelyeket már az ötvenes években is feltettek.

Talán még meglepőbb, ha a 'második vonalon' (6-15. fontossági sorrend) lévő koncepciókat vesszük szemügyre. Ide alig tud betörni néhány újabb 'divatosabb' kifejezés (mint pl. az életmenet stratégiák). E fontossági tartomány fogalmainak többsége jól köthető a 'régikérdések' csoportjához, azonban a koncepciókon érződik egyfajta gyakorlatiasabb nézőpont. Ez egyértelműen visszavezethető a globális problémák és a természetvédelem előtérbe kerüléséhez (pl. ökoszisztéma érzékenység, ökológiai adaptáció, környezeti heterogenitás, fajdiverzitás és a már említett források megőrzése). Ugyanekkor ezek a koncepciók nem kizárólagosan az ökológia sajátjai. A tudományok egyre nagyobb átjárhatósága, és azon igény miatt, ami átfogó elméletek kialakulását sürgeti, máshol is megjelennek. Nagyon tanulságos ebből a szempontból az ökológia egyik kulcsfontosságú (13. legfontosabb) koncepciójának, a heterogenitásnak, az értelmezése molekuláris rendszerekben. Wicken (1978) kimutatta, hogy a heterogén nagy molekulákat tartalmazó rendszer entrópiája nagyobb, ugyanakkor a heterogén molekulákból álló rendszer komplexitása magasabb szintű, mint a homogén molekulákat tartalmazó rendszeré. Végülis termodinamikai okok miatt a nyílt rendszerben lezajló folyamatok mindig a nagyobb molekuláris komplexitás felé hajtják a rendszert (Csányi, 1988).

A heterogenitás problémakörének ökológiai megközelítései korántsem ilyen világosak és egyszerűek. Az ezzel kapcsolatos kutatásokat áttekinteni az esettanulmányok nagy száma miatt szinte lehetetlen. Az összefoglaló munkák többsége is csak egy-egy speciális részterület kifejtésére vállalkozik (pl. Wiens, 1976). A heterogenitás problémakör egyik leginkább megfogható részterülete a térbeli heterogenitás koncepciója.

Itt a 'fine-grained' - 'course grained' ellentétpár egy alkalmas vezérfonálnak látszik, amely a klasszikus cikkektől (pl. MacArthur és Levins, 1964) napjainkig irodalmáig (pl. Wiens, 1989) húzódik. Mivel e szópárral kapcsolatban némi fogalmi zűrzavar is kialakult (Wiens, 1976) szükséges leszögezni: heterogénnek /coarse grained/ nevezünk egy élőhelyet, ha a vizsgált közösség populációi az élőhely pontjain nem azonos, és homogénnek /fine grained/, ha azonos valószínűséggel fordulnak elő (Gallé és mtsai., 1987).

Ez a meggondolás jelentette az egyik legfontosabb kiindulópontját a JATE Állattani Tanszék ökológiai kutatásainak, amelyek a Kiskunsági Nemzeti Park területén 1976 óta folynak (Gallé és mtsai., 1985). A térbeli heterogenitás problémájához szervesen kapcsolódó szukcesszió, stabilitás (perturbációk) és az elemi kölcsönhatások kutatása szintén számos állat- és növényközösségen folyik.

A generalista ragadozók tanulmányozása ezen problémák tükrében már számos eredményt hozott (Gallé és mtsai., 1985; Kerekes, 1986; Preiszner, 1987), a specialistább parazitoid rovarok (speciálisan a fullánkos darazsak) hasonló vizsgálatára még világirodalmi adat is alig-alig van (Skibinska, 1986; Karsai, 1990), vagy alig lépnek túl az abundancia viszonyok közlésén (Haeseler, 1972; Westrich, 1979; Evans, 1970; Karsai, 1988). Pedig a parazita és parazitoid Hymenopterák érdekes életmódjára és a populációk regulációjában betöltött szerepére már Erasmus Darwin (1803) is felhívta a figyelmet:

"Szárnyas fürkészdarázs serénysége rávall,
sok-sok hernyót megszúr tojófullánkjával.
Faját utódokkal hogyha gyarapítja,
tartalék élelme e képp biztosítja.
A hernyóban kelve nem árvák a lárvák
fogadott anyjuknak élő testét rágják."

Vizsgálataim fő célkitűzése az volt, hogy a kaparódarázs-közösség élőhely heterogenitását fel tudjam tárni. A probléma szukcesszív megközelítése tűnt a leggyümölcsözőbbnek. Azaz a faunisztikai áttekintés után a fajokat csoportosítottam, ami egy jó alapot adott a darazsak közösségi ökológiájának tanulmányozásához. A kaparódarázsközösség és egy heteromorf élőhely kapcsolatainak vizsgálata jelenti a munka fő vonulatát. Ezen belül a heteromorfia érzékenysége, a fizikai és növényzeti paraméterekhez való viszony, a perturbációkra való érzékenység, valamint a fészkelési és vadászási körzetek problematikája kap jelentősebb hangsúlyt. Végül a közösségi szinten működő jelenségek értelmezését segítő populációszintű vizsgálatként, egy gyakori faj fészkeinek términtázat-analízisét végeztem el egy preferált élőhelyen.

ANYAG ÉS MÓDSZER

"Hogy mit énekeltek a szirének
és milyen nevet vett föl Akhilleusz,
amikor elrejtőzött a nők között,
fogas kérdés, de nem megoldhatatlan."

Sir Thomas Browne (1658)

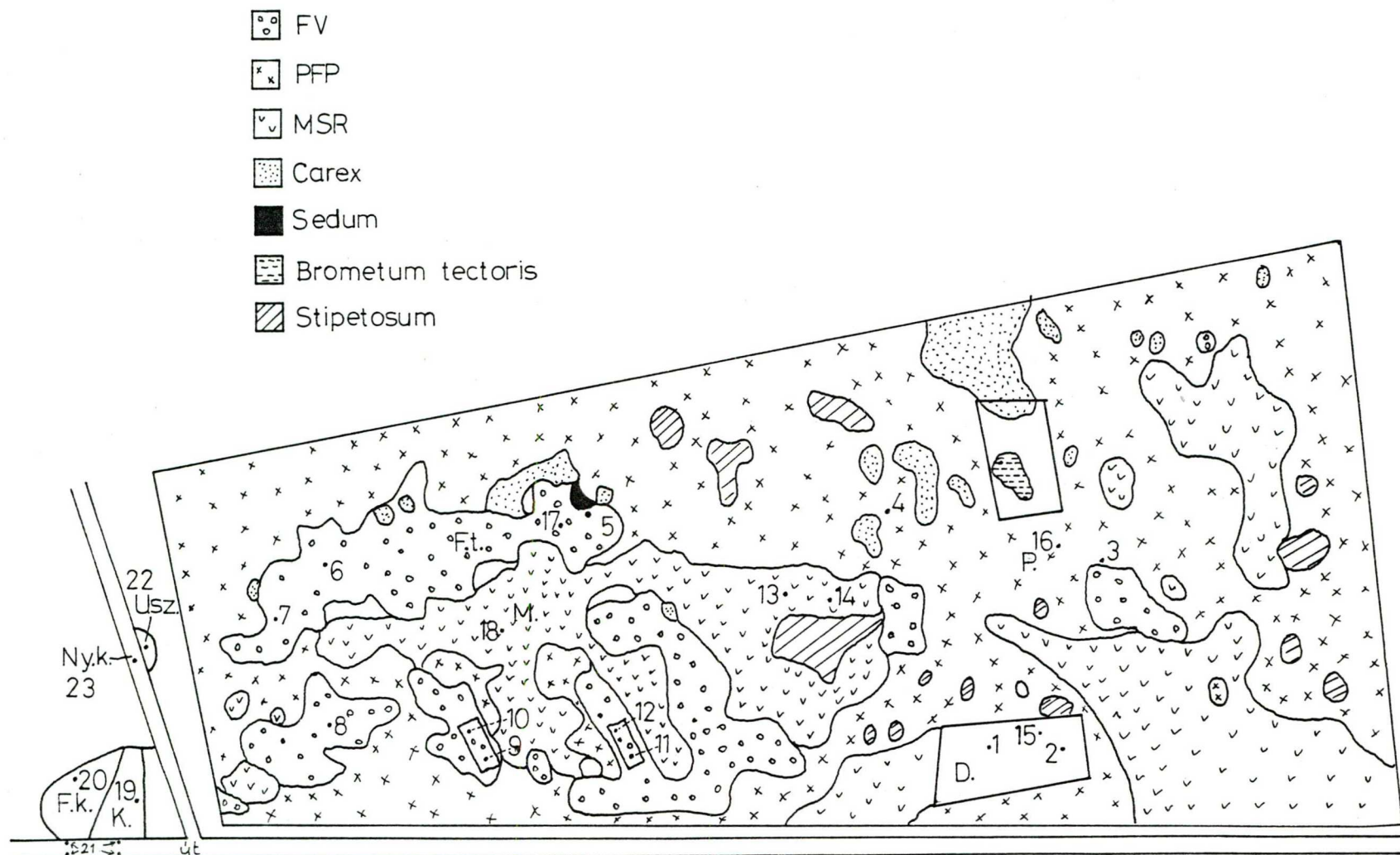
A vizsgálatokra kiválasztott terület

A különböző közösségek élőhely heterogenitását indikációjának tanulmányozására igen alkalmasak az olyan a priori heteromorf tájrészletek, amelyek feltehetően heterogén területnek minősülnek. Ennek a feltételnek jól megfelel az Állattani Tanszék Ökológiai Munkacsoportjának a mintaterülete, amely a Kiskunsági Nemzeti Park Bócsa-Bugaci területének keleti részén

terül el. Felszínét 1-3 m magas homokbuckák és a közöttük lévő szélbarázdák tagolják. Az area klimatikus viszonyaira extrém magas hőmérséklet és szárazság jellemző (Körmöczi és mtsai., 1981). A régóta folyó intenzív legeltetés miatt a pusztán nagy területet befedő *Potentillo-Festucetum pseudovinea* (Soó (1964) után) növénytársulás alakult ki, elszórtan elhelyezkedő gyomtársulások (pl. *Brometum tectorum*) fragmentumaival (1. ábra).

1976-ban egy 2.4 ha kiterjedésű területet a legeléstől kerítéssel izoláltak. Itt a növényzet másodlagos szukcessziója folytán a buckahátakon *Festucetum vaginatae*, a szélbarázdákban *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* növénytársulás alakult ki.

1981 őszén 600 négyzetméteren a talaj felső 20 cm-es rétegét eltávolították /D-vel jelölt terület/. Az itt megindult szukcesszió az évelő gyepek felé haladt, kétszikű növényei már a *Festucetum vaginatae*-ra jellemzőek. Hasonló szukcessziós fejlődés eredménye egy *Brometum tectorum* - *Festucetum vaginatae* jellegekkel rendelkező társuláskomplexum /K. terület/, valamint egy *Festucetum vaginatae* kezdeti állapotát mutató terület /F.k./. Évente többszöri erős perturbációt szenvednek az útszegélyeken /U.sz./ és a nyomközökben /Ny.k./ található növénytársulások autók és traktorok közlekedése miatt. Itt *Brometum tectorum* társulás alakult ki. Az egyes csapdák /számok/ körül elhelyezkedő növénytársulások, fizikai paraméterek és egyéb jellemzők alapján a lehetséges élőhelyek nagy számát mintáztuk (1. táblázat).



1. ábra. A bugacpusztai mintaterület vegetációtérképe (Körmöczi után). A számok a mintavételi helyeket jelzik (v.ö. 1. táblázat).

1. táblázat. A mintázási helyek jellemzői Szőnyi és Kincsek (1986), Körmöczi (szóbeli közlés) és saját felvételek alapján. Jelölések: PFP = Potentillo-Festucetum pseudovinea, FV = Festucetum vaginatae, MSR = Molinio-Salicetum rosmarinifoliae, BT = Brometum tectorum növénytársulások Soó (1964) után; továbbá F.k. = Festucetum vaginatae kezdeti stádiuma, K = társulásjellegét nem mutató komplexum. Moha és zuzmóborítás: - nem jellemző, + kevés, ++ nagy mennyiségben. Térszint differencia: - 50cm, + 50-100 cm, ++ 100-150 cm, +++ 150-250 cm.

Mintázási hely	Társulás típus	Legjellemzőbb növények	Moha és zuzmó	Összborítás	Térszint differencia	Jellemzők és kezelések
1.	K > FV	Cynodon dactylon Euforbia sequieriana	-	50	+	felső (20cm) talajréteg eltávolítása 1981-ben
2. és 15.	K > FV	Euforbia sequieriana Cynodon dactylon Festuca vaginata	-	30	++	felső (20cm) talajréteg eltávolítása 1981-ben
3. és 16.	PFP > FV	Festuca pseudovinea Festuca vaginata Cynodon dactylon	+	80	+++	homoki legelő
4.	PFP > FV	Festuca pseudovinea Festuca vaginata	+	65	+++	homoki legelő

5. és 17. FV	Sedum acre	+	45	+++	mészkedvelő
	Festuca vaginata				homokpuszta
6. FV	Festuca vaginata	++	60	+++	mészkedvelő
	Cynodon dactylon				homokpuszta
7. FV	Festuca vaginata	++	35	+++	mészkedvelő
	Cynodon dactylon				homokpuszta
8. FV > PFP	Festuca vaginata	++	65	++	felhagyott legelő
	Festuca pseudovina				
	Euforbia sequieriana				
9. és 10. FV	Festuca vaginata	+	50	+	1983-ban öntözött
	Medicago minima				1984-ben öntözött és
	Cynodon dactylon				izolált
11. és 12. FV	Festuca vaginata	+	70	++	1983-ban és 1984-ben
					öntözött
13. és 14. MSR	Salix repens rosmarinif. -		95	-	homoki láprét
	Cynodon dactylon				
	Galium verum				
18. MSR	Salix repens rosmarinif. -		100	-	homoki láprét
	Cynodon dactylon				
	Calamagrostis epigeios				

19.	K	Bromus squarrosa Cynodon dactylon Festuca vaginata	-	20	-	regenerációs közösség a felső talajréteg el- volítása után
20.	F.k.	Festuca vaginata	-	30	+	kialakuló mészkedvelő homokpuszta
21.	BT	Bromus squarrosa Cynodon dactylon	-	20	-	mészkedvelő egyéves gyep, útszegély
22.	BT	Bromus squarrosa Cynodon dactylon	-	30	+	mészkedvelő egyéves gyep, útszegély
23.	BT	Tribulus terrestris Cynodon dactylon	-	10	+	mészkedvelő egyéves gyep, út nyomköz

Gyűjtési módszerek

1983-tól 1985-ig 60 db 15 cm átmérőjű 6 cm magas tálcsapdával gyűjtöttünk, aminek alsó részét 2 cm mélyen a talajba ágyasztuk. A csapdák ölü- és tartósítószerként etilénlikolt tartalmaztak, általában májustól novemberig működtek, az összegyűlt anyagot kéthetenként távolítottuk el belőlük.

1986-ban összesen 48 db 50 cm hosszú, 25 cm széles és 4 cm magas tálcsapdát használunk, amelyek felületi feszültség csökkentő (Tip-67) anyaggal kezelt vizet tartalmaztak. A csapdák a kaparódarazsak fő aktivitási időszakában (Józan, 1985) júniustól augusztusig, kéthetes periódusonként, általában három napig működtek.

A vizsgált területen rovarhálóval, egyelő módszerrel is gyűjtöttem. A potenciális zsákmányállatok gyűjtése 1983-ban áprilistól novemberig működő 70 db Barbercsapdával történt.

A preferált fészkelőhelyek felderítésére és a fészkelési denzitások becslésére öt darab sátorcsapdát szerkesztettünk (1. kép). Egy csapda 1.68 négyzetméter területet fed le, anyaga sűrű, de a fényt áteresztő tüll, tetején áttetsző műanyagból készült ölüanyagot tartalmazó doboz. A csapdákat alkonyatkor, a darazsak aktivitásának megszűnése után (Karsai, 1989), helyeztem ki a különböző területekre; másnap ugyanekkor értékeltem és telepítettem tovább. 1985 és 1989 között június-augusztus hónapokban összesen százötven mintát vettem.

Az egyedek meghatározása Balthasar (1972), Pulawski (1971), Lomholdt (1975), Bajári (1957), és Móczár (1959) alapján, értelmezése Bohart és Menke (1976) szerint történt. Az elterjedési jellegekre vonatkozó adatoknak Benedek (1970), Józan (1985); az ökofaunisztikai adatoknak Benedek (1970), Józan (1985) és Westrich (1979); a zsákmányfajoknak Olberg (1959), Balthasar (1972), és Bajári (1957) munkái szolgáltak alapul.



1. kép. A sátorcsapda.

Értékelési módszerek

Többváltozós módszerek

E század elején az ökológusok elkezdtek keresni azokat a lehetséges módszereket, amelyekkel kvantifikálhatják két közösség hasonlóságát, vagy különbségét. A közösségek hasonlósági értékek alapján történő rendezése előmozdította a többváltozós technikák fejlődését a rácsdiagram technikáktól az összetettebb klasszifikációs és ordinációs eljárásokig (Podani, 1988). A problémák megoldására ma sincs egyetlen minden igényt

kielégítő, teljesen elfogadott eljárás, sőt ezek a módszerek egyre komplexebbé válnak (Huhta, 1979).

A cluster-analízisek alapjául szolgáló hasonlósági mátrixokat az egyik legrégebben ismert és leggyakrabban alkalmazott (Podani, 1980) Czekanovski formulával és az egyik legjobban értelmezhető (Huhta, 1979; Hanski, 1977) Renkonen formulával számoltam. Ez utóbbi átlagai és variációs koeficiensei utalnak a közösség indikációs érzékenységre, és ez alapján a közösségek is összehasonlíthatók (Hornung és mtsai., 1988; Gallé és mtsai., 1987). A clusterek megszerkesztését csoportátlag módszerrel végeztem, ami a legkevesebb hibalehetőséget és hiányosságot nyújtja (Podani, 1980) az elérhető módszerek közül.

Önmagában a klasszifikáció eredményeiből levonhatunk olyan következtetéseket is, amelyek nem helytállóak, mivel az objektumok csoportosítása akkor is létrejöhet, amikor valójában nincsenek is jól elkülöníthető osztályok. Ezért célszerű ugyanazokat az adatokat ordinációs eljárásnak is alávetni (Podani, 1988).

Manapság az ordinációs technikák alkalmazhatóságával kapcsolatos viták még folynak. Gauch (1982) szerint a súlyozott átlagokat ordináló módszereknek számottevő előnye van a főkomponens analízis (PCA) fölött. Ezcurra (1987) szerint a PCA nem standardizált és nem centrált válfaja gyakran jobb ordinációt ad, mint a súlyozott átlagos technikák. Elég nagy mátrixnagyság esetén, azonban a könnyen hozzáférhető centrált és standardizált PCA is kielégítő eredményt ad (Györfly és Karsai, 1989).

A PCA ordinációk további értékelésére és összehasonlítására Prokrustes analízist használtam. Ez egy megfelelő és gyakran használt módszer (Podani, 1988), de a következtetéseknél figyelemmel kell lenni arra, hogy a módszer minden axist szeparáltan újraskáláz, és a rendszer izotrópikus kiterjesztése és összehúzása következtében gyakrabban kapunk szorosabb

összefüggést, mint valójában (Goodal és Johnson, 1987).

A többváltozós analízisek eredményeiből levont következtetéseket 'random közösségek' hasonló jellegű elemzésével teszteltem, ami jelenleg igen népszerű és gyakran alkalmazott megközelítési módja a közösségi ökológiának (Loeschke, 1987; Strong és mtsai., 1984). Az általam használt random közösségek a valós közösségek 'mátrixméretével' és egyedszámával egyező Poisson eloszlás szerint 'csapdázott közösségek'. A többváltozós analízisek alapadatául azok a fajok szolgáltak, amelyek egyedszáma meghaladta az 1983-1986 évek összegyedszámának (Karsai, 1988) 1%-át (2. táblázat).

2. táblázat. Az egyes években fogott kaparódarazsak egyedszámai (N) és relatív gyakoriságai (RF%). A felkiáltójeles fajok csak egyelő gyűjtéssel kerültek elő, + = RF% $\leq$ 0.1.

Fajok	N	RF%	N	RF%	N	RF%
	1983-1985		1986		összesen	
	tányér csapda		tálcsapda			
Dolichurus						
-corniculus (Spinola) 1808	0	0	4	0.49	4	0.14
Podalonia						
-luffi (Saunders) 1903	103	5.30	5	0.61	108	3.90
-affinis (Kirby) 1798	8	0.41	0	0	8	0.29

Ammophila

-terminata mocsáryi Fridv. 1876	5	0.26	0	0	5	0.18
-campestris Latreille 1809	3	0.15	0	0	3	0.11
-sabulosa (Linnaeus) 1758	9	0.46	0	0	9	0.32

Sceliphron

-destillatorium (Illiger) 180	0	0	2	+	2	+
-------------------------------	---	---	---	---	---	---

Sphex

-rufocinctus Brullé 1833	34	1.75	4	0.49	38	1.37
--------------------------	----	------	---	------	----	------

Prionyx

-kirbyi (Vander Linden) 1827	5	0.26	1	0.12	6	0.22
------------------------------	---	------	---	------	---	------

Diodontus

-minutus (Fabricius) 1793	37	1.90	128	15.57	165	5.97
-insidiosus Spooner 1938	26	1.34	32	3.89	58	2.10
-major Kohl 1901	0	0	1	+	1	+

Psenulus

-pallipes (Panzer) 1798	0	0	2	+	2	+
-------------------------	---	---	---	---	---	---

Passaloecus

-gracilis (Curtis) 1834 !						
---------------------------	--	--	--	--	--	--

Mimesa

-caucasica Maidl 1914	1	+	0	0	1	+
-----------------------	---	---	---	---	---	---

Pemphredon

-inornatus Say 1824 !

-rugifer Dahlbom 1844	0	0	1	+	1	+
-----------------------	---	---	---	---	---	---

-lugubris (Fabricius) 1793 !

Astata

-rufipes Mocsáry 1883	1	+	1	+	2	+
-----------------------	---	---	---	---	---	---

-kashmirensis Nurse 1909	1	0.05	7	0.58	8	0.30
--------------------------	---	------	---	------	---	------

-minor Kohl 1885	2	+	0	0	2	+
------------------	---	---	---	---	---	---

-boops (Schrank) 1781	1	+	0	0	1	+
-----------------------	---	---	---	---	---	---

-costae A.Costa 1867	0	0	1	+	1	+
----------------------	---	---	---	---	---	---

Dryudella

-tricolor (Vander Linden) 1829	64	3.29	21	2.55	85	3.07
--------------------------------	----	------	----	------	----	------

Dinetus

-pictus (Fabricius) 1793	6	0.31	0	0	6	0.22
--------------------------	---	------	---	---	---	------

Tachytes

-europaeus Kohl 1884	92	4.74	10	1.22	102	3.70
----------------------	----	------	----	------	-----	------

-etruscus (Rossi) 1790	2	+	0	0	2	+
------------------------	---	---	---	---	---	---

-obsoletus (Rossi) 1792	3	0.15	3	0.37	6	0.22
-------------------------	---	------	---	------	---	------

Tachysphex

-fulvitaris (Costa) 1867	31	1.60	10	1.22	41	1.48
-grandii Beaumont 1965	21	1.08	2	0.24	23	0.88
-helveticus Kohl 1885	33	1.70	19	2.31	52	1.88
-nitidus (Spinola) 1805	14	0.72	1	0.12	15	0.54
-pompiliiformis (Panzer) 1804	293	15.08	73	8.88	366	13.24
-psammobius (Kohl) 1880	391	20.12	1	0.12	392	14.18
-panzeri (Vander Linden) 1829	2	0.10	1	0.12	3	0.11
-obscuripennis (Schenck) 1857	123	6.33	26	3.16	149	5.39

Palarus

-variegatus (Fabricius) 1781	3	0.15	0	0	3	0.11
------------------------------	---	------	---	---	---	------

Larra

-anathema (Rossi) 1790	1	+	0	0	1	+
------------------------	---	---	---	---	---	---

Nitela

-fallax Kohl 1884	0	0	1	+	1	+
-------------------	---	---	---	---	---	---

Solierella

-compedita (Piccoli) 1869	8	0.41	3	0.37	11	0.40
---------------------------	---	------	---	------	----	------

Miscophus

-bicolor Jurine 1807	18	0.93	7	0.85	25	0.90
-concolor Dahlbom 1844	12	0.62	6	0.73	18	0.65
-spurius (Dahlbom) 1832	106	5.46	37	4.50	143	5.17
-helveticus Kohl 1883	0	0	3	0.36	3	0.11

Trypoxylon

-scutatum Chevrier 1867	8	0.41	164	19.95	172	6.22
-attenuatum F.Smith 1851	1	0.05	3	0.37	4	0.14
-clavicerum Lep. & Serv. 1828 !						
-fronticorne Gussakaskíj 1936	1	0.05	2	0.24	3	0.11

Oxybelus

-latro Olivier 1811	5	0.26	1	0.12	6	0.22
-bipunctatus Olivier 1811	3	0.15	2	0.24	5	0.18
-dissectus elegans Mocsáry 1879	2	+	0	0	2	+
-quattuordecimnotatus Jur. 1807	50	2.57	36	4.38	86	3.11
-victor Lepeletier 1845	65	3.35	10	1.22	75	2.71
-variegatus Wesmael 1852	6	0.31	0	0	6	0.22
-latidens Gerstaecker 1867	1	+	0	+	1	+
-aurantiacus Mocsáry 1883	1	0.05	2	0.24	3	0.11
-argentatus gerstaeckeri P. Verh. 1948	1	+	0	+	1	+

Entomognatus

-brevis (Vander Linden) 1829	1	+	0	0	1	+
------------------------------	---	---	---	---	---	---

Crossocerus

-quadrimaculatus (Fabr.) 1793 !						
-acanthophorus (Kohl) 1892	0	0	1	+	1	+

Lestica

-alata (Panzer) 1797	5	0.26	0	0	5	0.18
----------------------	---	------	---	---	---	------

Lindenius

-panzeri (Vander Linden) 1829	1	+	1	+	2	+
-albilabris (Fabricius) 1793	1	+	0	0	1	+

Crabro

-peltarius (Schreber) 1784	2	+	0	0	2	+
----------------------------	---	---	---	---	---	---

Ectemnius

-confinis (Walker) 1871	1	+	0	0	1	+
-cavifrons (Thomson) 1870	2	+	0	0	2	+
-lituratus (Panzer) 1804	1	+	0	0	1	+
-continuus (Fabricius) 1804	0	0	1	+	1	+

Mellinus

-arvensis (Linnaeus) 1758	10	0.52	0	0	10	0.36
---------------------------	----	------	---	---	----	------

Alysson

-spinosus (Panzer) 1801	5	0.26	23	2.80	28	1.01
-------------------------	---	------	----	------	----	------

Brachystegus

-scalaris (Illiger) 1807	1	+	0	0	1	+
--------------------------	---	---	---	---	---	---

Nysson

-dimidiatus Jurine 1807	55	2.83	1	0.12	56	2.03
-maculosus (Gmelin) 1790	25	1.29	1	0.12	26	0.94
-roubali Zavadil 1937	7	0.36	0	0	7	0.25

-tridens Gerstaecker 1867	3	0.15	0	0	3	0.11
-niger Chevrier 1868	1	+	0	0	1	+

Dineoplus

-laevis (Latreille) 1792	3	0.15	1	0.12	4	0.14
-elegans (Lepeletier) 1832	12	0.62	2	0.24	14	0.51
-moravicus (Snoflak) 1946	44	2.26	21	2.55	65	2.35

Gorytes

-albidulus (Lepeletier) 1832	1	+	0	0	1	+
-sulcifrons (A.Costa) 1869	3	0.15	0	0	3	0.11

Bembecinus

-tridens (Fabricius) 1781	128	6.59	130	15.80	258	9.33
---------------------------	-----	------	-----	-------	-----	------

Bembix

-megerlei Dahlbom 1845	3	0.15	0	0	3	0.11
-rostrata (Linnaeus) 1758	1	+	0	0	1	+

Philanthus

-triangulum (Fabricius) 1775	7	0.36	0	0	7	0.25
------------------------------	---	------	---	---	---	------

Cerceris

-arenaria (Linnaeus) 1758	4	0.21	1	0.12	5	0.18
-albofasciata (Rossi) 1790	10	0.51	6	0.73	16	0.58
-rybyensis (Linnaeus) 1771	1	+	0	0	1	+
-sabulosa (Panzer) 1799	1	+	0	0	1	+
-flavilabris (Fabricius) 1793	1	+	0	0	1	+

A diverzitás becslésének módszerei

A közösségek vizsgálata és jellemzése, különösen ha összehasonlítások alapjaiul szolgálnak, gyakran megköveteli, hogy sokféleségüket valamilyen módon jellemezzük. A különböző diverzitásindexek alkalmazása, szemben a teljes faj-abundancia gyakorisági eloszlások kissé körülményes értékelésével, egyszerűbbé teszi a közösségek elemzését. Különösen áll ez a nemparaméteres indexekre. Ezek az indexek komoly összehasonlító vizsgálatok alapjaiul is szolgáltak már a hetvenes években is (Peet, 1974) és azóta is több kritika érte őket (Kempton és Wedderburn, 1978; Southwood, 1978; Rushton, 1988). A kritikák főleg arra mutatnak rá, hogy elsősorban a Shannon-Wiener index igen érzékeny a leggyakoribb fajok abundanciaváltozásaira. A Simpson-Yule formulát Giavelli és munkatársai (1986) több indexszel összehasonlítva, az egyik legreálisabb mutatónak tartják, mind abszolút értékelésre, mind összehasonlító vizsgálatokra.

A fajgazdagság fogalmának bevezetését McIntosh (1967) javasolta a közösségek sokféleségének mérőszámaként. Különösen jó lehet az élőhelyek közötti megkülönböztető képessége, bár hibája, hogy függ a mintanagyságtól (Taylor és mtsai., 1976). A fajszám és a mintanagyságra rávilágító függvények legtöbbször nem egyszerűek (pl. Lövei és Samu, 1987) vagy az előfeltételek nem teljesülnek. Ezért standard mintanagyság esetén, a direkt fajszám számlálása a mintákban is egy jó módszer lehet (Whittaker és Woodwall, 1969).

Vizsgálataimban a mintanagyság állandó - 5-5 mintahelyenként - volt, ezért a Shannon-Wiener és a Simpson-Yule index ($S-Y = 1/\sum p_i^2$) mellett a fajgazdagságot is felhasználhattam a mintahelyek sokféleségének jellemzésére. Ugyancsak értékes információkat adott a faj-egyed eloszlásokon alapuló domonancia görbék lefutása és a középső szakaszukhoz illesztett egyenesek iránytangenseinek értéke.

A términtázat analízis módszerei

Az első kísérletek egyike, amelyek a populációk mintázatának eloszlását igyekeztek kvantifikálni, Greig-Smith (1952) nevéhez fűzhető. Öt évvel később megjelent műve (Greig-Smith, 1957) még mindig nem keltette fel azt az érdeklődést, amit megérdemelt volna, csupán néhány kutatónak (pl. Pilou, 1969) adott lendületet. Később, és ez napjainkig érvényes, az egyik leggyümölcsözőbb kutatási területté vált. Mára a populációk térbeli eloszlásának detektálására számos módszert dolgoztak ki (pl. távolságmódszerek, variancia/középérték indexek, illesztés matematikai eloszlásfüggvényekhez) (Southwood, 1984).

A legközelebbi szomszéd módszer elméletét Hertz (1909) fejlesztette ki, majd Clark és Evans (1954) alkalmazta ökológiai objektumokra. E technikának bár elméleti hibái is vannak (Pilou, 1969) igen gyakran alkalmazott módszer nemcsak a növénytan munkákban, hanem a szesszilis állatok, vagy az állatok fészkeinek felderítésében is (Valoff és Blackith, 1962; Rubink, 1982; Karsai, 1988).

A legközelebbi szomszéd módszernek jó statisztikai próbája van, de az eredményt a mintaegység mérete befolyásolja, valamint nem tudunk meg érdemi információt a mintázat skálájáról sem. Az ezt megadó módszerek viszont kevésbé jól tesztelhetők a mintázat nem-függetlensége miatt (Körmöczi, 1987). Ezért a legközelebbi szomszéd módszere mellett, a Greig-Smith (1952) által kifejlesztett grid-analízist is felhasználtam a kaparódarázsfészkek términtázatának elemzésére, így a vizsgált populáció térbeli eloszlásának skálájára és intenzitására is levonhatók következtetések. E módszer szignifikancia tesztjét Thomson (1958) dolgozta ki, a konfidencia határok megadásával együtt.

A fészkek felmérését egy fészkelés szempontjából preferált

ritkán használt út nyomközében végeztem. A területet csupán néhány tő Ambrosia és Cynodon borította (összborítás: 15%). Reggel az összes fészekbejáratot betemettem a napközben megnyitott fészkek helyét pedig megjelöltem, majd a darazsak aktivitása után térképet készítettem a fészekbejáratok elhelyekedéséről. Ez a térkép szolgált a további feldolgozás alapjául.

EREDMÉNYEK

"To do science is to search
for repeated patterns"
(MacArthur, 1972)

A kaparódarázsközösség faji összetétele

A vizsgált területen 1983-1986 között összesen 90 kaparódarázsfaj jelenlétét sikerült kimutatni. Ez a fajszám jóval magasabb, mint a Kiskunsági Nemzeti Park bócsa-bugaci tájegységéről eddig leírt fajszám (v. ö. Józán, 1986). Öt faj csak egyelő gyűjtéssel (2. táblázat), míg 85 faj 2765 egyeddel a csapdákból került elő.

A *Miscophus helveticus* Kohl hazánk faunájára nézve újnak bizonyult (Karsai, 1988). Ugyancsak most sikerült először kimutatni a *Crossocerus acanthophorus* (Kohl) nőtényét hazánkban, Józán Tihanyban talált már korábban hímeket (személyes közlés).

A *Tachysphex psammobius* (Kohl) és a *Tachysphex pompiliformis* tekinthető a terület domináns fajának. A *Tachysphex* génusz fajain kívül gyakoriak még az *Oxybelus*, a

Bembecinus, a Trypoxylon, a Miscophus és a Diodonthus génuszok képviselői (2. táblázat). A fajok több, mint háromnegyede (66 faj) ritka ($D\% \leq 1\%$), ökológiai szerepük ennek megfelelően feltételezhetően kisebb.

A kaparódarázsajok csoportosítása és megoszlása a zsákmányfajok alapján

A kaparódarázsajok több mint fele csupán négy csoportból zsákmányol (2/a. ábra). Ha ezeket a zsákmányolási arányokat a darázsajok egyedszámai szerint súlyozzuk, akkor a kaparódarazsak által az egyes zsákmánycsoportokra kifejtett predációs nyomásra reflektáló eloszlást kapunk (2/b. ábra). Néhány kategória (pl. Hymenoptera lárva és adult, a Coleoptera és Lepidoptera adult) az előzőekhez képest szinte teljesen összezsugorodott, mások (pl. Diptera és Sternorrhyncha) jelentősen csökkentek. Ez arra utal, hogy bár ezeket a csoportokat több faj fogja, ezen darazsak együttes egyedszáma sem ér el jelentős értéket. Jelentősebb azonban az Orthopterára, a Cicadineára és a Araneidára ható predációs nyomás. Ha figyelembe vesszük a kaparódarazsak fekunditását és nagy zsákmányolási hatásfokát (Evans, 1970; Danks, 1971) valószínűsíthető az, hogy ezen csoportok szabályozásában a darazsaknak jelentős szerepük lehet.

Tanulságos ebből a szempontból ezt az eloszlást összevetni a potenciális zsákmányállatok eloszlásával (2/c. ábra). A Dipterák és a Cicadineák aránya a rájuk ható predációs nyomással nagyjából megegyező. Az Araneidae esetén ez az arány kisebb, mint a predációs nyomás aránya, de a Barbercsapda a hálósövény pókokat erősen alulreprezentálja (Merrett és Snazell, 1983). Ugyanez az oka az elérhető Orthopterák kis értékének is, és az, hogy az Orthopterák elsősorban a környező legelőn élnek nagy számban (Szőnyi és Kincsek, 1986). A potenciális zsákmányállatok közül a Sternorrhyncha teszi ki a legnagyobb

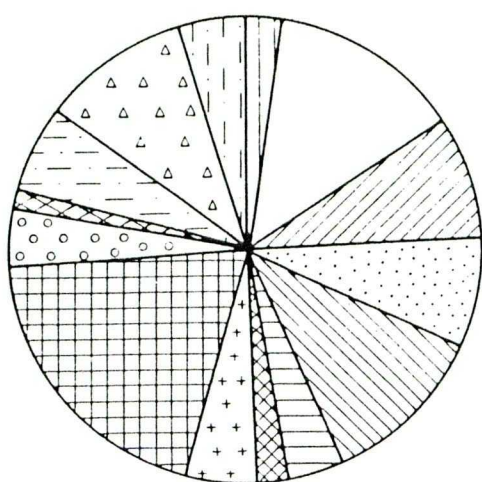
hányadot. Ez a csoport, mint általában, nagy túlkínálatot nyújt a kaparódarazsak számára (Evans, 1970). Jelentős a kínálat Hymenopterákból is. Ezek nagy része azonban kistestű Chalcidoidea, amelyek nem jelentenek zsákmányt a kaparódarazsak számára.

Az eredmények arra utalnak, hogy egy durva arány-hasonlóság megfigyelhető a közösség által kifejtett predációs nyomás és a potenciális zsákmánycsoportok arányai között. Elképzelhető, hogy a zsákmánykínálat szerepet játszhat a kaparódarázsközösség összetételének és mennyiségének a szabályozásában, hiszen a zsákmányösszetétel és zsákmánynagyság vonatkozásában niche szegregációt is kimutattak (Evans, 1970; O'Neill és Evans, 1982). A vizsgálatok többsége azonban a kedvező fészkelési helyek (Danks, 1971; Krombein, 1967) és a parazitáció (Evans és mtsai., 1980; Peckham, 1977; Wcislo és mtsai., 1975) szerepét emelik ki.

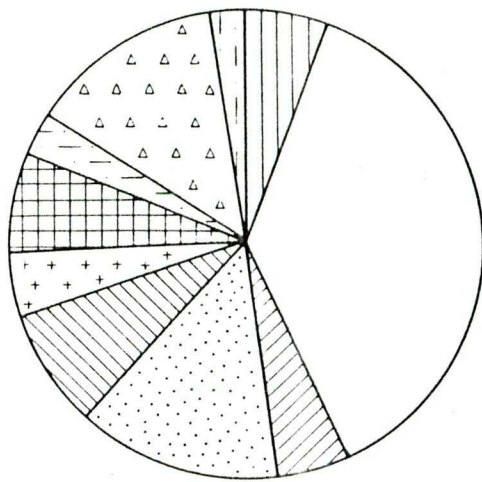
A kaparódarázsajok csoportosítása és megoszlása elterjedési jellegek és ökofaunistikai karakterek alapján

Egy élőhely történeti múltja, fejlődése, az élőhely minősége és környezeti viszonyai bár igen durván, de tükröződnek a fajok elterjedési jellegeinek és ökofaunistikai karaktereinek megoszlásában. E megoszlások vizsgálata elterjedt az alaposabb faunistikai munkákban (Móczár, 1948; Józan, 1985; Karsai, 1988), sőt nagy léptékben nagyobb tájegységek összehasonlítására is alkalmasak (Westrich, 1979; Józan, 1986).

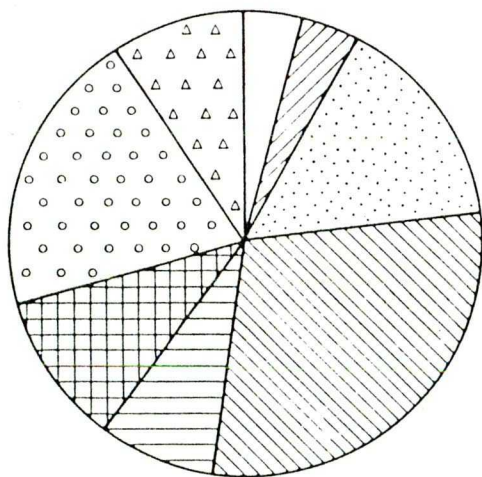
A Kiskunsági Nemzeti Park területén, különösen Bócsa-Bugac homokpusztáin jelentős a mediterrán hatás (Józan, 1986). Ezt jelzi az, hogy a nagyszámú palearktikus és európai faj mellett a különböző mediterrán elterjedési jellegű fajok meghaladják az össz fajszám egyharmadát (3/a. ábra). Ez az arány nem csökken akkor sem, ha a fajokhoz tartozó egyedszámokat is figyelembe vesszük (3/b. ábra).



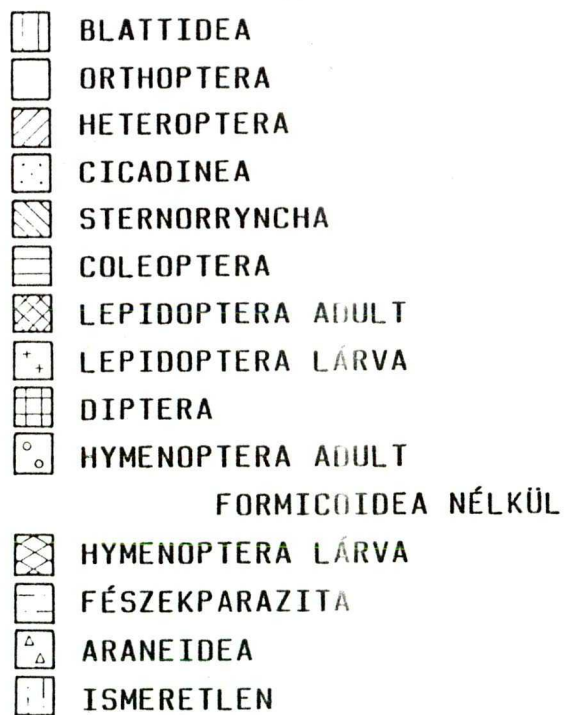
a



b



c

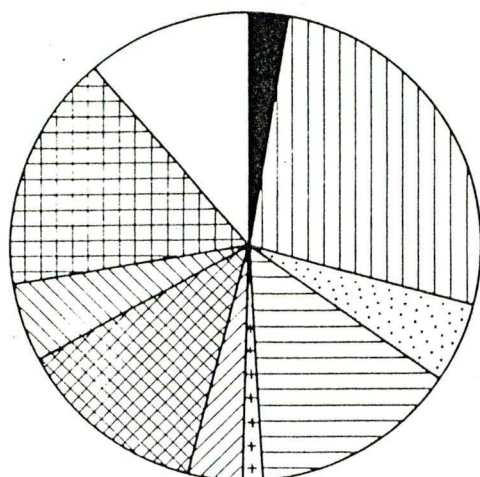


2. ábra. A kaparódarázsközösség megoszlása a zsákmánycsoportok alapján:

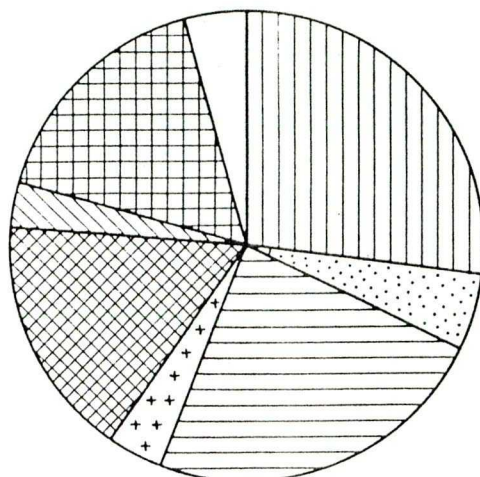
a: az összes faj figyelembevételével,

b: a fajok relatív gyakoriságai alapján súlyozva,

c: a potenciális zsákmányállatok megoszlása barbercsapdák alapján.



a



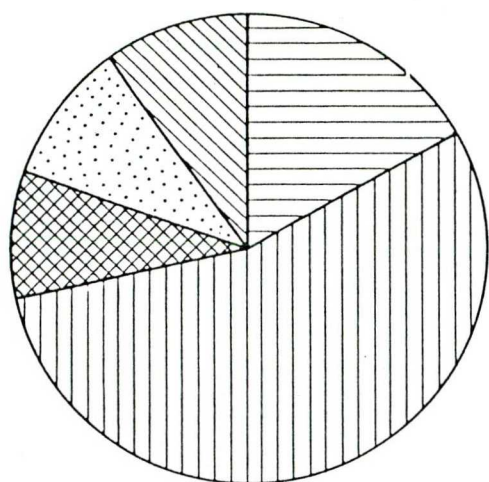
b



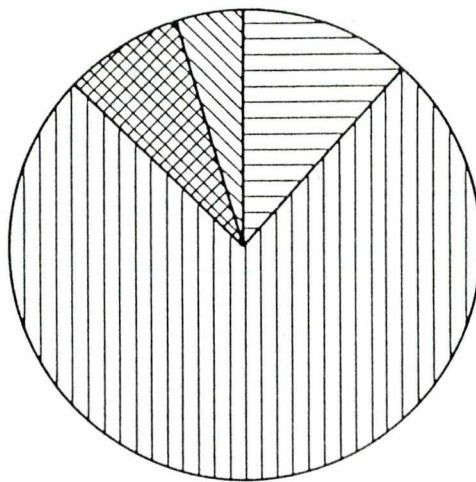
3. ábra. A kaparódarázsközösség megoszlása az elterjedési jellegek alapján:

a: az összes faj figyelembevételével,

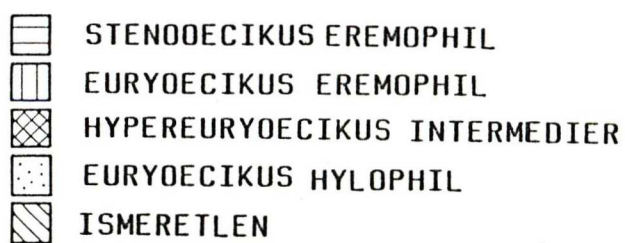
b: a fajok relatív gyakoriságai alapján súlyozva,



a



b



4. ábra. A kaparódarázközösség megoszlása az ökofaunistikai karakterek alapján:

a: az összes faj figyelembevételével,

b: a fajok relatív gyakoriságai alapján súlyozva,

A mediterrán hatás a forró száraz nyárban nyilvánul meg leginkább a vizsgált területen. Ezért nem meglepő az eremophil fajok nagy többsége, sőt ezen belül a stenoök kategória szokatlanul magas hányada (4/a. ábra). A hylophil kategóriák részesedése, főleg ha a fajokhoz tartozó egyedszámokat is figyelembe vesszük (4/b. ábra) elenyésző. Valószínűsíthető, hogy ezek a fajok bár próbálnak kolonizálni, de a számukra kedvező nedvesebb mikroklímájú vegetációfoltok (pl. Molinio-Salicetum rosmarinifoliae) állománya és összkiterjedése túl kicsiny ahhoz, hogy egy jellemző stabil közösség ezekben a foltokban kialakulhasson.

- Heteromorfia érzékenység

Az ökofaunisztikai karakterek megoszlása és a vizsgálati terület ismeretében levonhatók az első következtetések a darazsak heteromorfia érzékenységére. Azonban ez egy meglehetősen durva módszer és a két jelenség csak többszörös áttételen keresztül kapcsolódik egymáshoz. E kérdéskör jobb megközelítése céljából nem a minták összevonása, hanem éppen a közöttük lévő különbségek és hasonlóságok vizsgálata a célszerű. Nyilvánvaló, hogy nagy átlagos hasonlósági értékek az adott közösség foltozottság iránti viszonylagos érzéketlenségét jelzik. A szimulált random közösségek 0.68-0.73 szimilaritási érték átlagai jelzik azt az értéket, amelyeket a foltozottság tökéletes nem-érzékelése okoz (3. táblázat).

A kaparódarazsközösség hasonlóságértékeinek átlagai szignifikánsan, bár nem jelentős mértékben, eltérnek a véletlenszerűen konstruált közösségek hasonló értékeitől (3. táblázat). A közösség főkomponensanalízise során kapott sajátértékek és kumulatív sajátértékek, bár kevéssel, de mindig túllépik a 'véletlen közösségek' hasonló értékeit (4. táblázat). Ezek azt jelzik, hogy a kaparódarazsak viszonylag durva skálaérzékenységgel rendelkeznek, azaz a mintahelyeket

csak kevéssé minősítik heterogénnek. Nincs viszont szignifikáns különbség az egyes évek Renkonen hasonlóságértékei között (3. táblázat), annak ellenére, hogy míg 1983-ban csak négy, 1984-ben hat, 1986-ban már hét egymástól a priori jelentősen különböző folttípusban helyeztük el a csapdákat (v. ö. 1. táblázat). Az 1983-as és 1984-es évek közösségeinek főkomponensanalíziseinek sajátértékei nagyon hasonlóak, az 1986-os év értékei -elsősorban az első komponens értéke- e két év értékeinél magasabbak (4. táblázat). Ezek azt jelezhetik, hogy a közösség minősítése nagymértékben független a heteromorfia skálájától, vagy azt, hogy az adott foltok mérete túlságosan kicsiny a szeparált közösségek kialakulásához.

E kérdés eldöntésére a hasonlósági értékek átlagai nem adnak támpontot, mivel nem tájékoztatnak arról, hogy a közösség hasonló szinteken kezeli-e az egyes foltok hasonlóságát, vagy amíg bizonyos foltokat összevon, addig másokat elkülönít. Ezen különbségek kimutatására alkalmasak a hasonlósági értékek variációs koeficiensei (3. táblázat). A kaparódarázsközösség variációs koeficienseinek értékei jóval nagyobbak, mint a 'véletlen közösségek' értékei, azaz: bizonyos foltokat képes összevonni és elkülöníteni, de a heteromorfia növekedésével itt sem változik a közösség minősítése. Azaz, bár a kaparódarázsközösség heteromorfia érzékenysége eltér a random közösség érzékenységétől, a közösség minősítése 'fine-grained', sőt az eddig vizsgált rovarközösségek közül a legkevésbé minősíti heterogénnek ugyanazt az élőhelykomplexumot (v. ö. Gallé és mtsai., 1987; Hornung és mtsai., 1988).

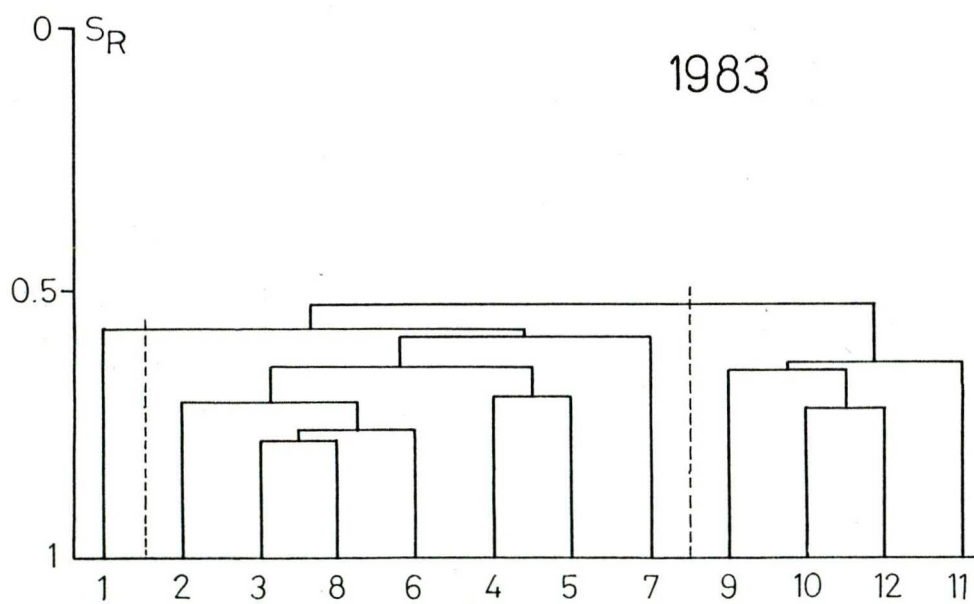
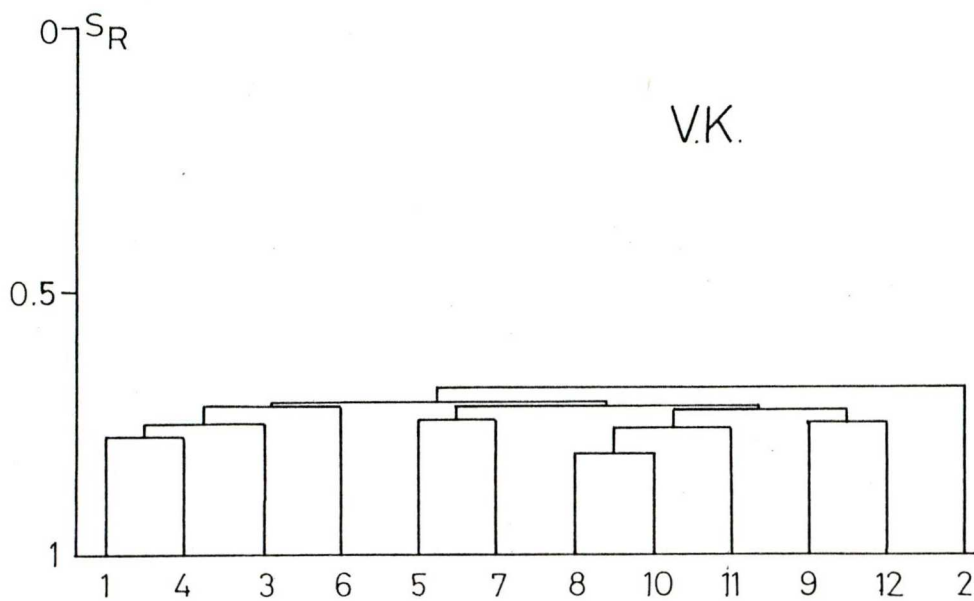
A kaparódarázsközösség az egyes mintahelyeket függetlenül az élőhely heteromorfia-skálájától, csak kevéssé különíti el, illetve vonja össze. Ennek oka valószínűleg a darazsak jó vagilitásából és repülőképességéből következik, és abból, hogy bizonyos élőhelyek szeparált foltjai egyenként túl kicsinyek ahhoz, hogy egy arra jellemző közösség kialakulhasson.

3. táblázat. A valós és a random generált közösségek Renkonen hasonlósági mátrixainak átlagai szórásai és variációs koefficiensei. A p jelöli a hasonlóságértékek eloszlásának a Wilcoxon próba alapján tesztelt, az eloszlás egyezésére felállított null-hipotézis szignifikanciaértékeit.

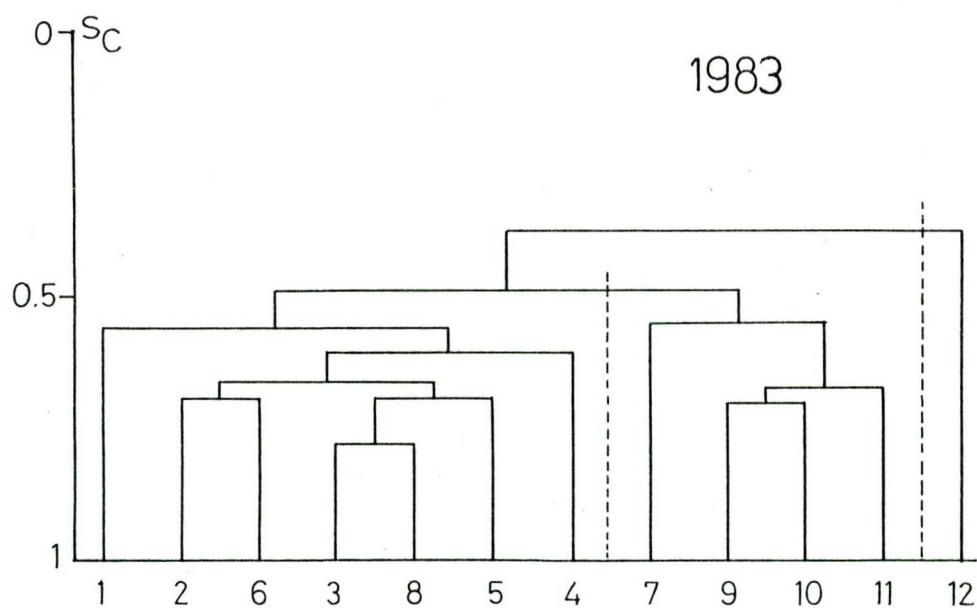
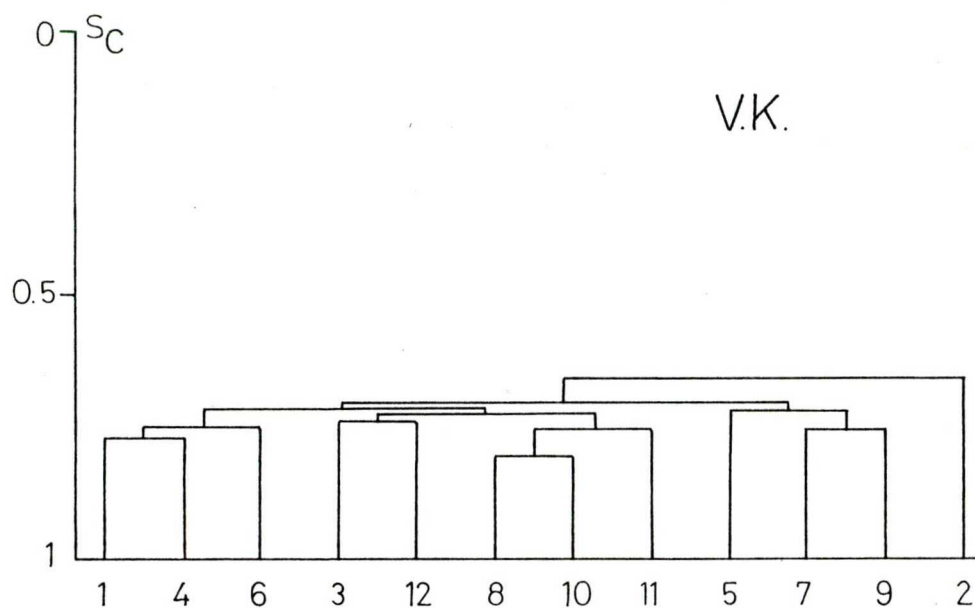
Renkonen hasonlósági mátrix				
	Átlagai és szórásai		Variációs koefficiensei	
	Valós	Random	Valós	Random
1983	0.59+-0.1	0.72+-0.04	0.17	0.05
	p < 0.001			
1984	0.58+-0.1	0.68+-0.06	0.17	0.09
	p < 0.001			
1986	0.61+-0.1	0.73+-0.04	0.17	0.06
	p < 0.001			
évek között	NS	átlag: 0.17+-0		0.067+-0.02

4. táblázat. A valós és random generált (minden évre 5-5) kaparó-darázsközösségek főkomponens-analízise során kapott összvariancia, sajátérték és kumulatív sajátértékek átlagai és szórásai.

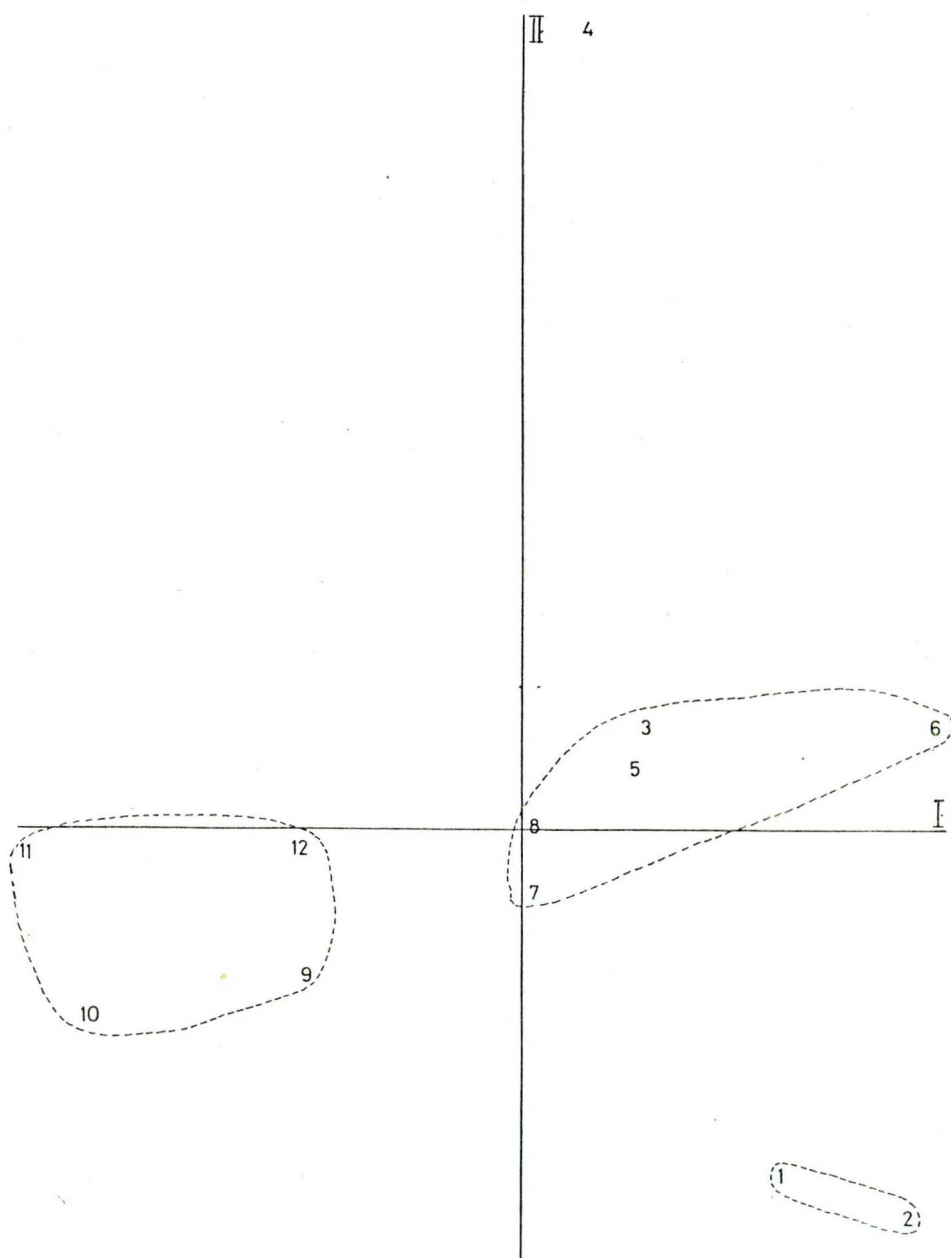
Év	Közösség típus	Összvariancia	sajátértékek			kumulatív s. ért.		
			1.	2.	3.	1.	2.	3.
1983	valós	329.5	30.7	17.1	11.8	30.7	47.8	59.6
	random	66.9±3	21.4±3	17.5±2	13.9±1	21.4±3	38.9±4	52.8±4
1984	valós	149.8	26.1	19.8	16.5	26.1	46.0	62.5
	random	52.4±7	22.1±2	17.8±1	13.8±1	22.1±2	39.9±1	53.7±2
1986	valós	909.6	41.8	21.3	15.7	41.8	63.1	78.8
	random	100 ±32	28.1±3	22.2±1	19.3±1	28.1±3	50.3±3	69.5±3



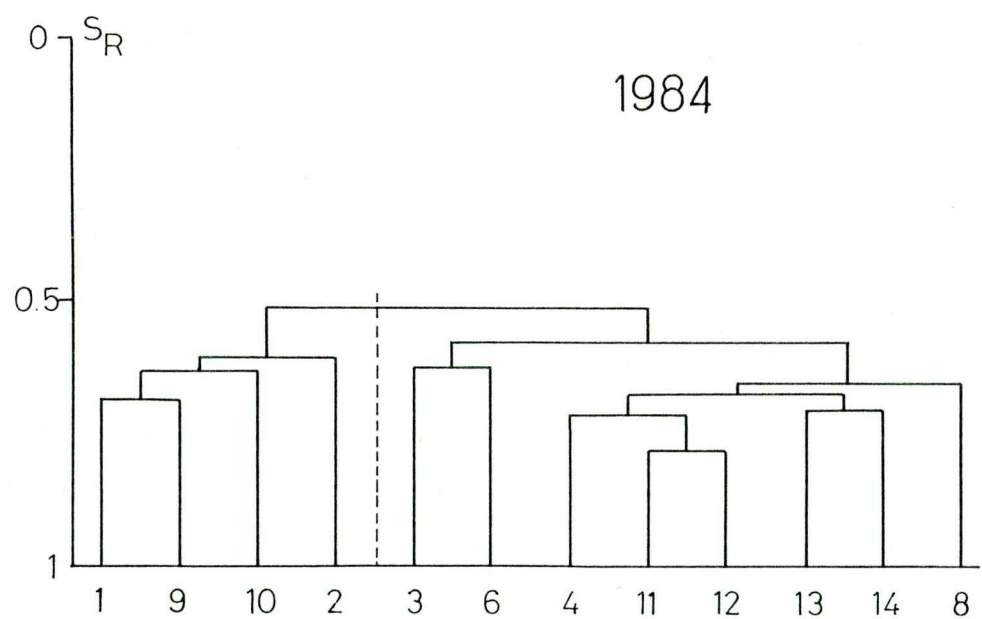
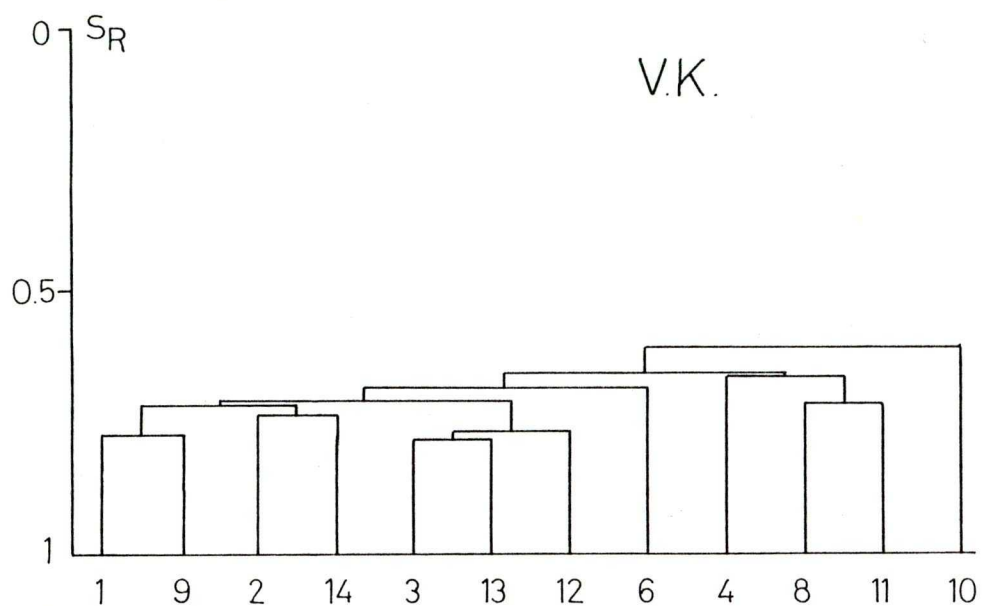
5. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Renkonen) 1983-ban a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen közösség' (V.K.) esetén.



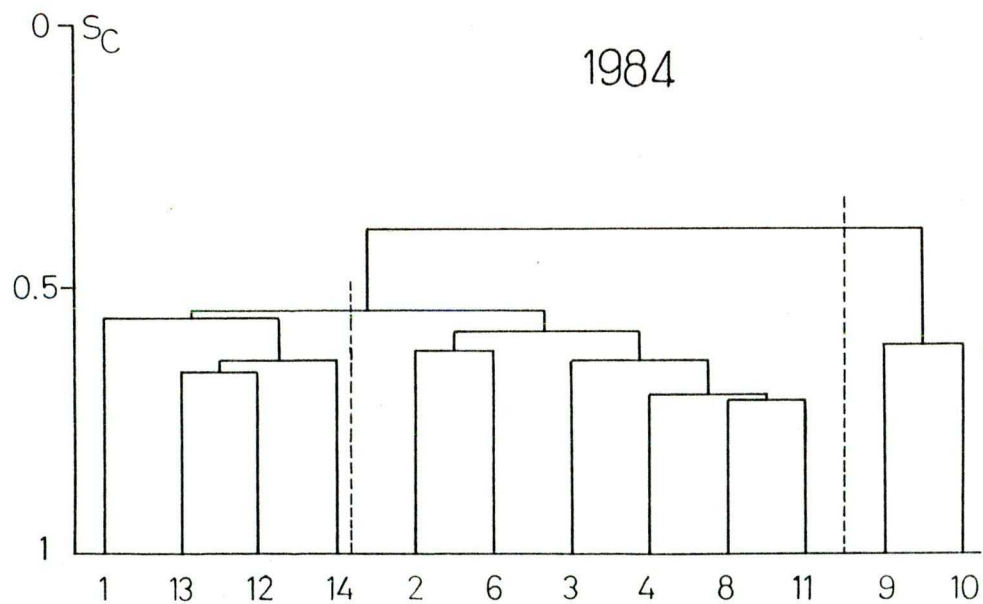
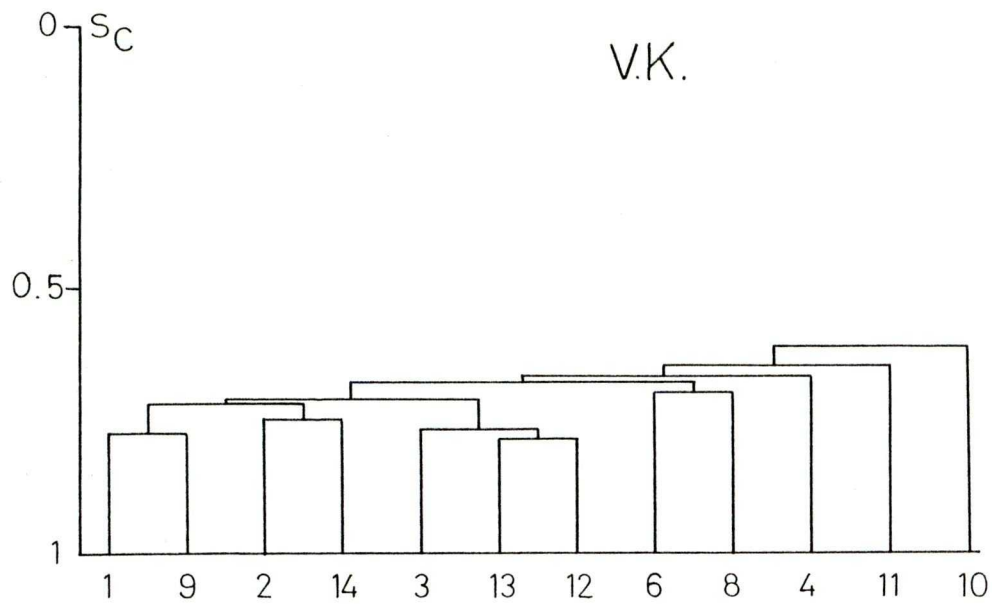
6. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Czekanovski)
1983-ban a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen
közösség' (V.K.) esetén.



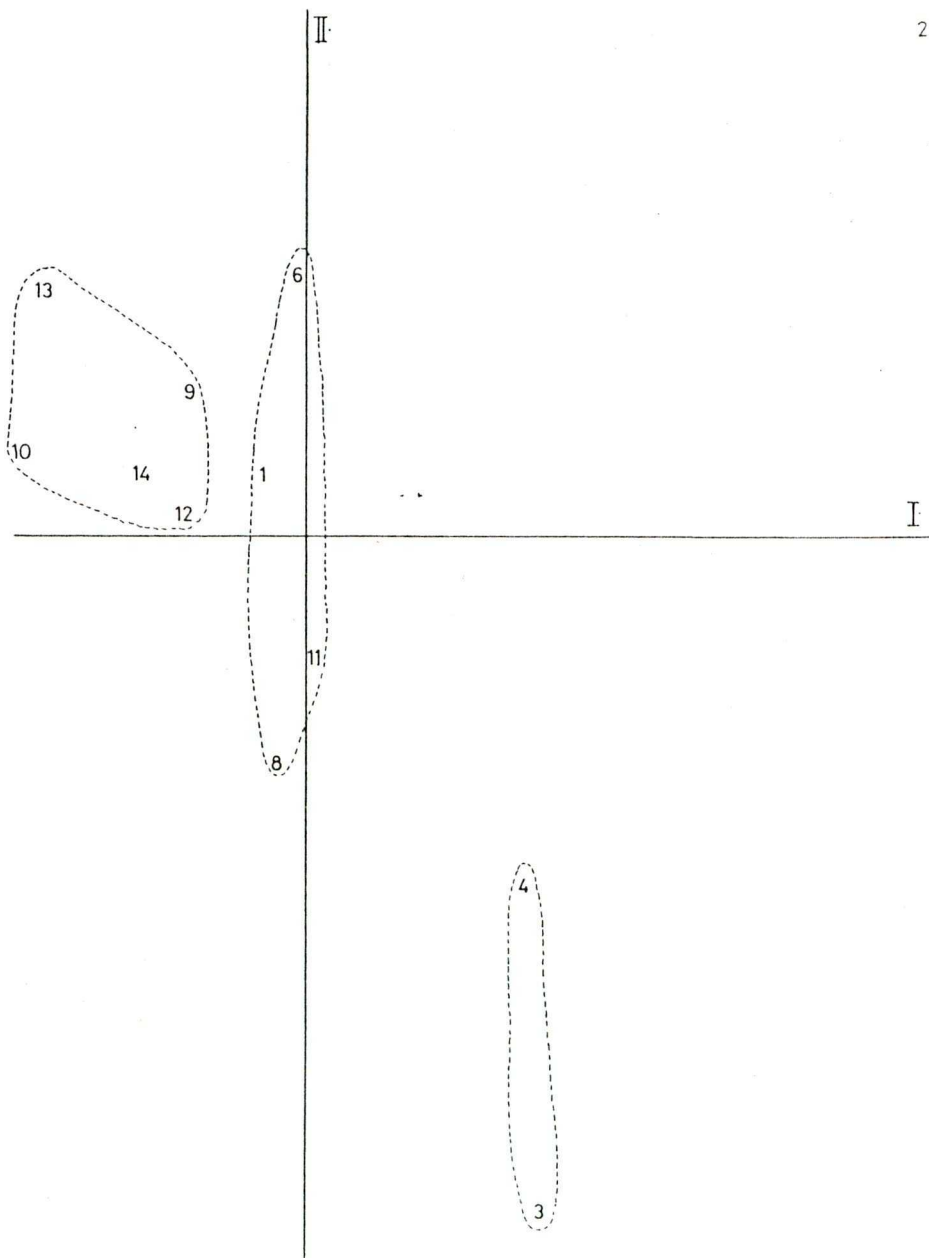
7. ábra. A kaparódarázsközösség (1983) főkomponensanalízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



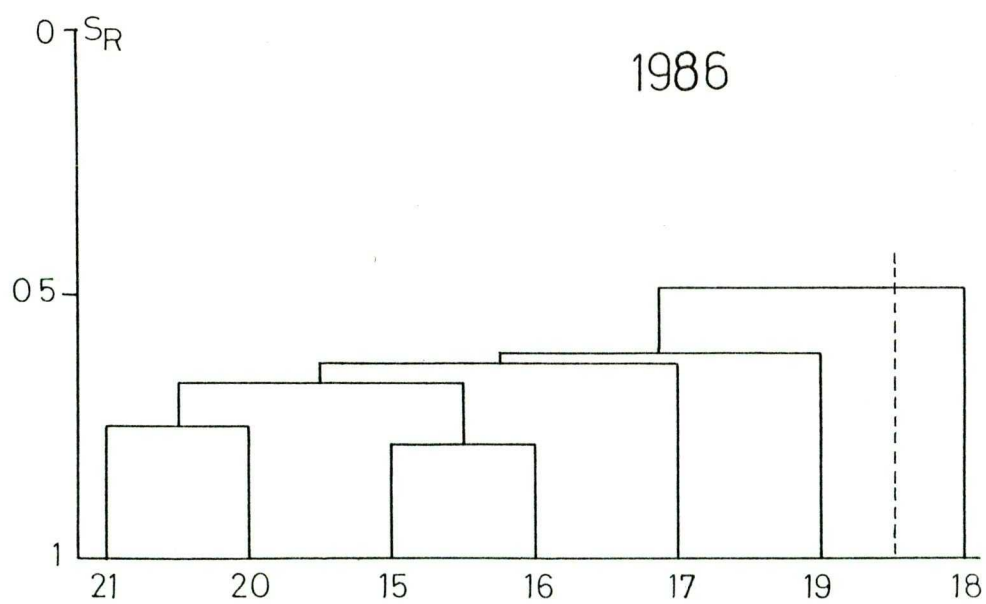
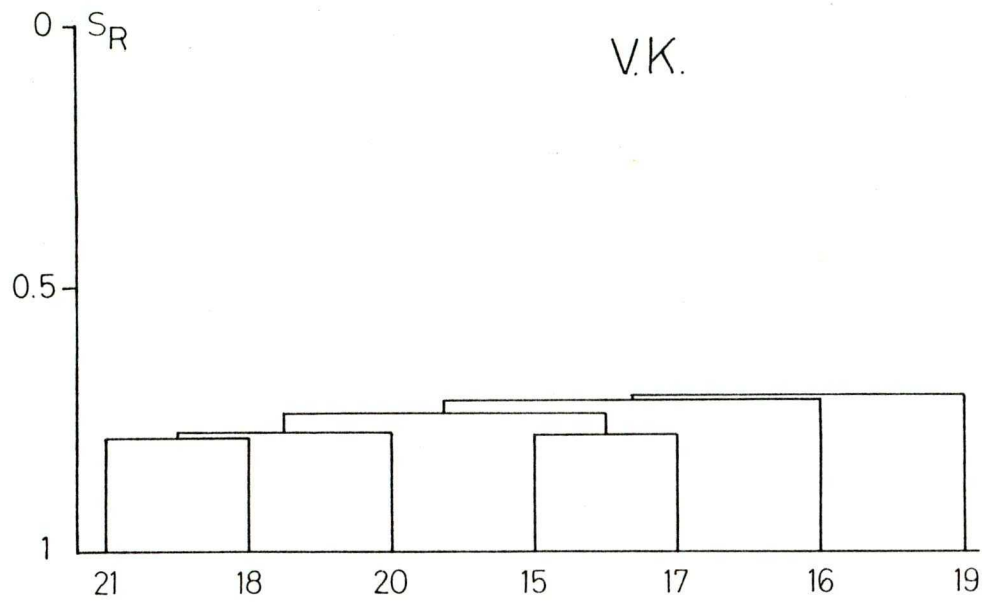
8. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Renkonen) 1984-ben a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen közösség' (V.K.) esetén.



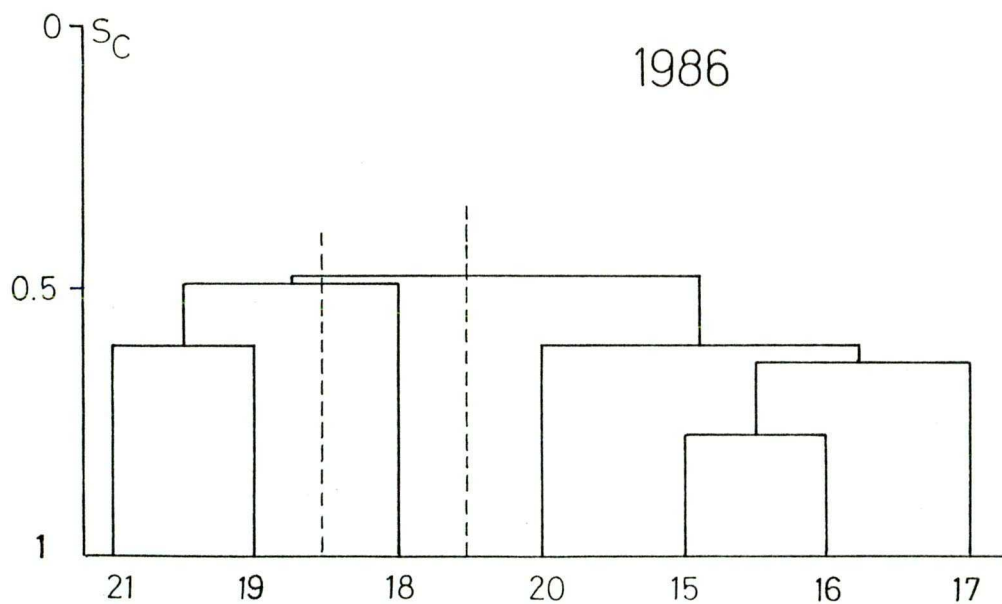
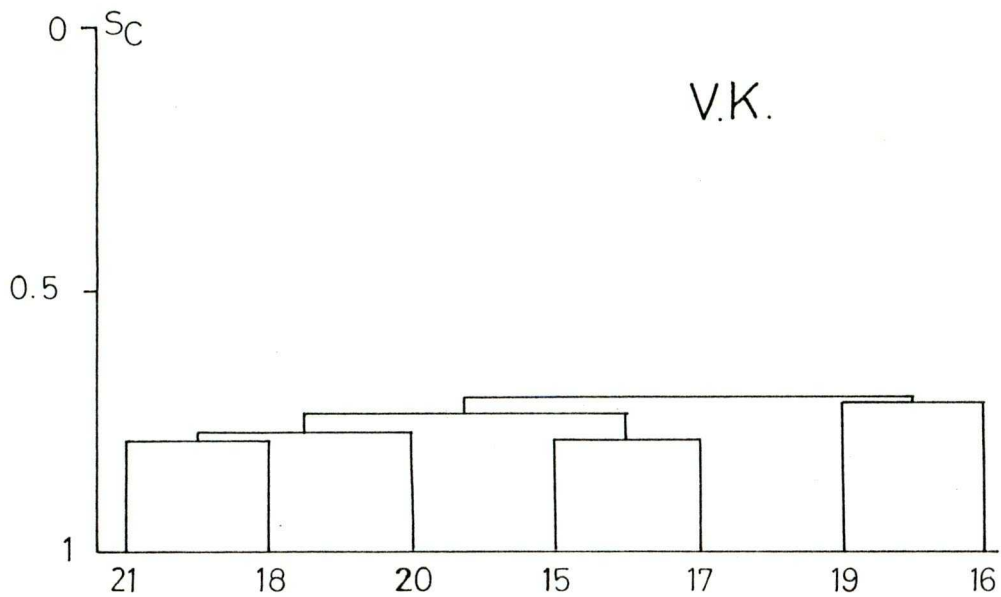
9. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Czekanovski)
1984-ben a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen
közösség' (V.K.) esetén.



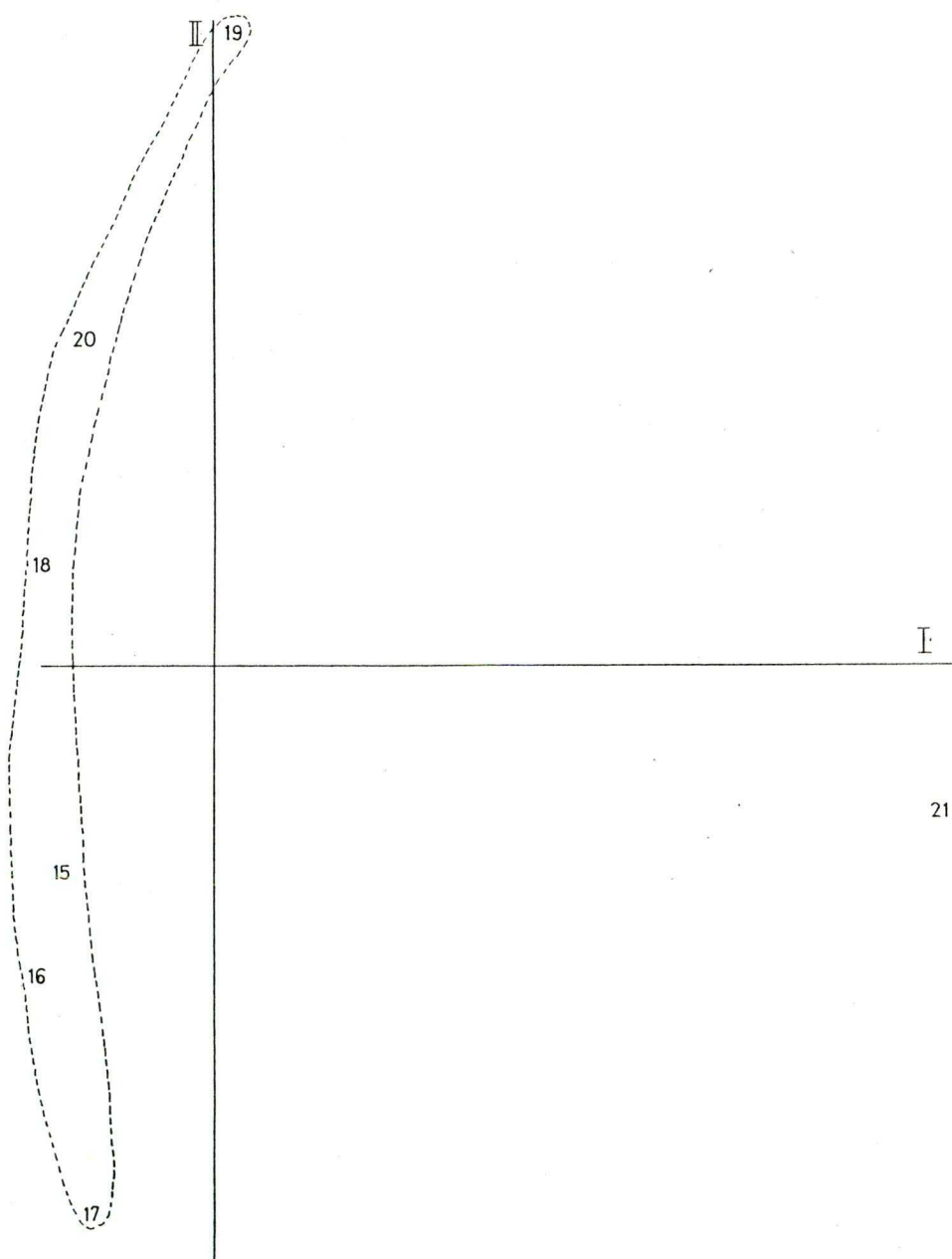
10. ábra. A kaparódarázsközösség (1984) főkomponensanalízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



11. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Renkonen) 1986-ban a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen közösség' (V.K.) esetén.



12. ábra. A mintavételi pontok hasonlósága (Czekanovski)
1986-ban a kaparódarázs (évszám) és a random generált 'véletlen
közösség' (V.K.) esetén.



13. ábra. A kaparódarázsközösség (1986) főkomponensanalízise alapján szerkesztett szórásdiagram.

Az élőhelyek minősítése

A közösség heteromorf élőhelyre adott 'fine-grained' válasza kis tér-heteromorfia érzékenységet jelent, de ez nem jelenti azt, hogy a közösség minden mintahelyet egyformán kezel. 1983-ban három csoportra különül el: az öntözéssel kezelt /9-12/ és a felső talajréteg eltávolítása után beindult, kezdeti szukcessziós állapotban /1 és 2/ lévő területeket minősíti a közösség eltérően a többitől (5-7. ábra).

Az 1984-es mintavételi elrendezés szerint leginkább az öntözött-izolált /9 és 10/, a *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* foltok /13 és 14/ és a talajfelszín eltávolítása utáni kezdeti szukcessziós állapotban levő mintahelyek /1 és 2/ minősülnek eltérően (8-10. ábra). A főkomponensanalízis igen sajátosan azokat a foltokat is elkülöníti, amelyek legközelebb állnak a környező legelők növénytársulásához /3 és 4/.

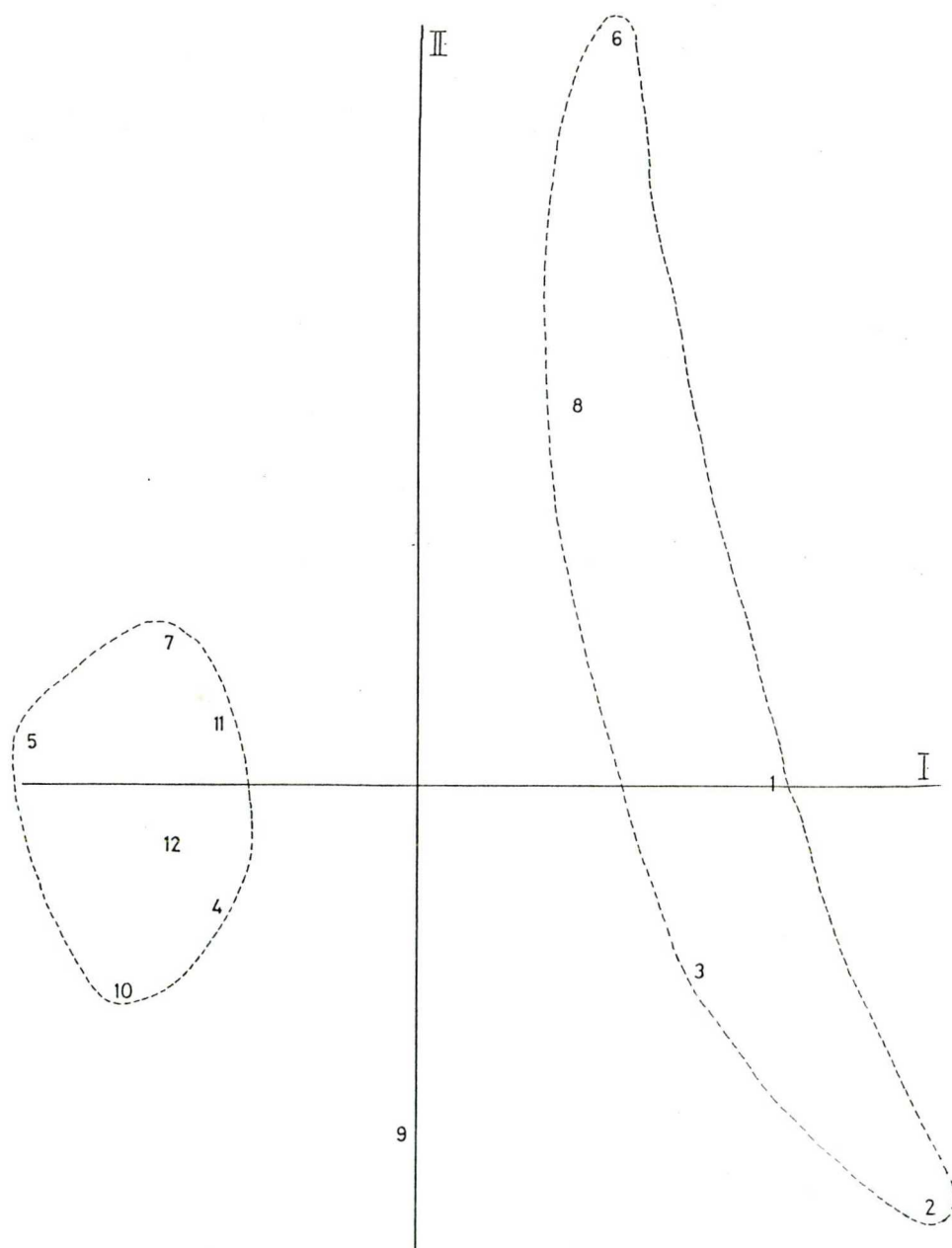
Az 1986-os adatok nem értékelhetők egyértelműen (11-13. ábra): leginkább az útszéli gyomos /21/ és a *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* /18/ folt különül el a többitől.

Élőhely-minősítési különbségek a nemek között

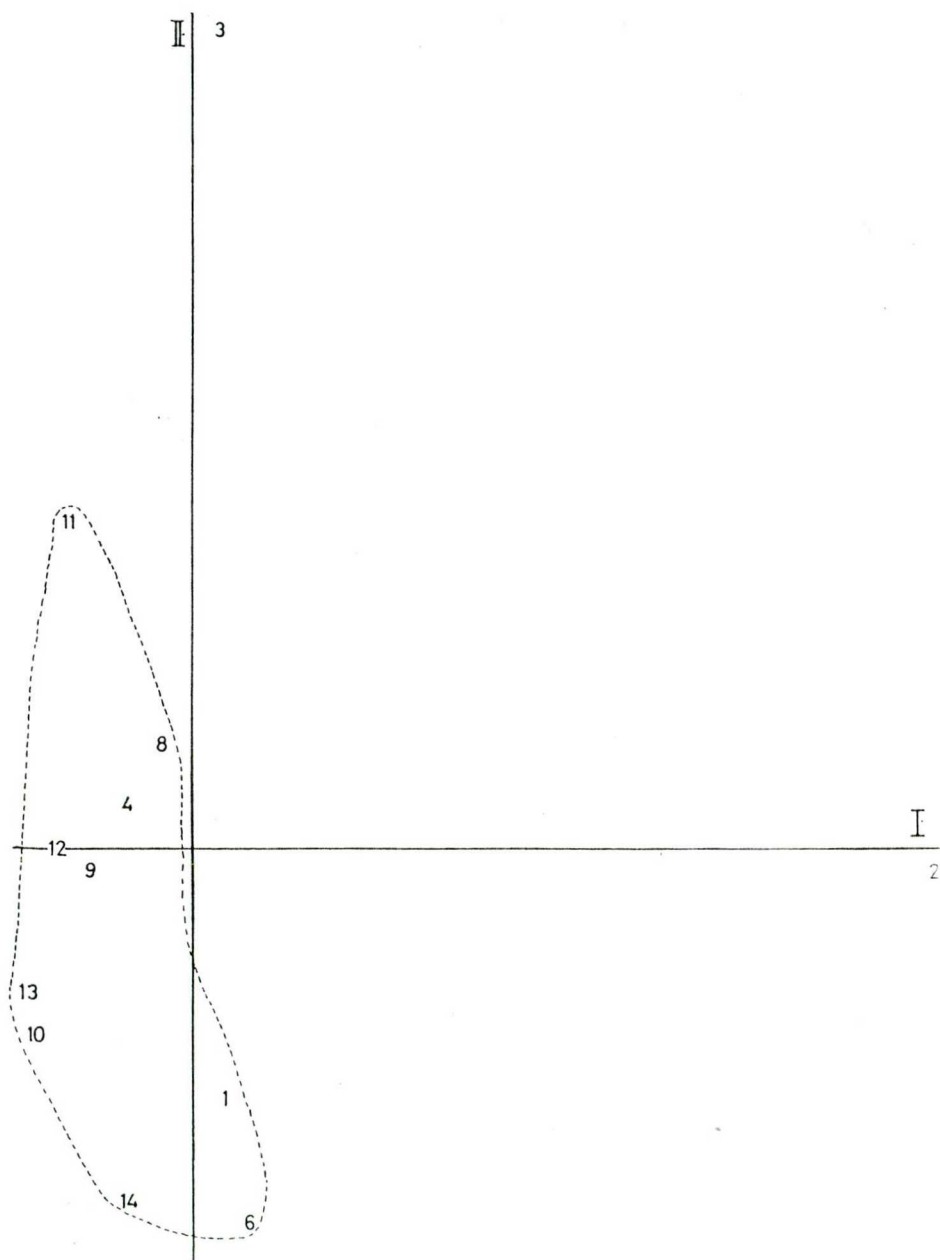
A kaparódarazsak életmódjában jelentős különbségek lehetnek egyazon faj nemei között (Iwata, 1976), ezért a mintahelyeket eltérően minősíthetik. A nemenként elvégzett főkomponensanalízis során bár az adatok varianciája mindig jóval meghaladta a random generált közösség értékeit, a sajátértékek nem tértek el a random közösség értékeitől a hímek esetén 1983-ban, a nőstények esetén 1984-ben és 1986-ban. A 'nőstény-darázsközösség' tehát még 'fine-grainedebb' módon minősít egy heteromorf élőhelyet, mint azt az egész közösség esetén láttuk (5. táblázat).

5. táblázat. A valós és random generált (minden évre 5-5) kaparó-darázsközösségek nemenként elvégzett főkomponens-analízise során kapott összvariancia, sajátérték és kumulatív sajátértékek átlagai és szórásai.

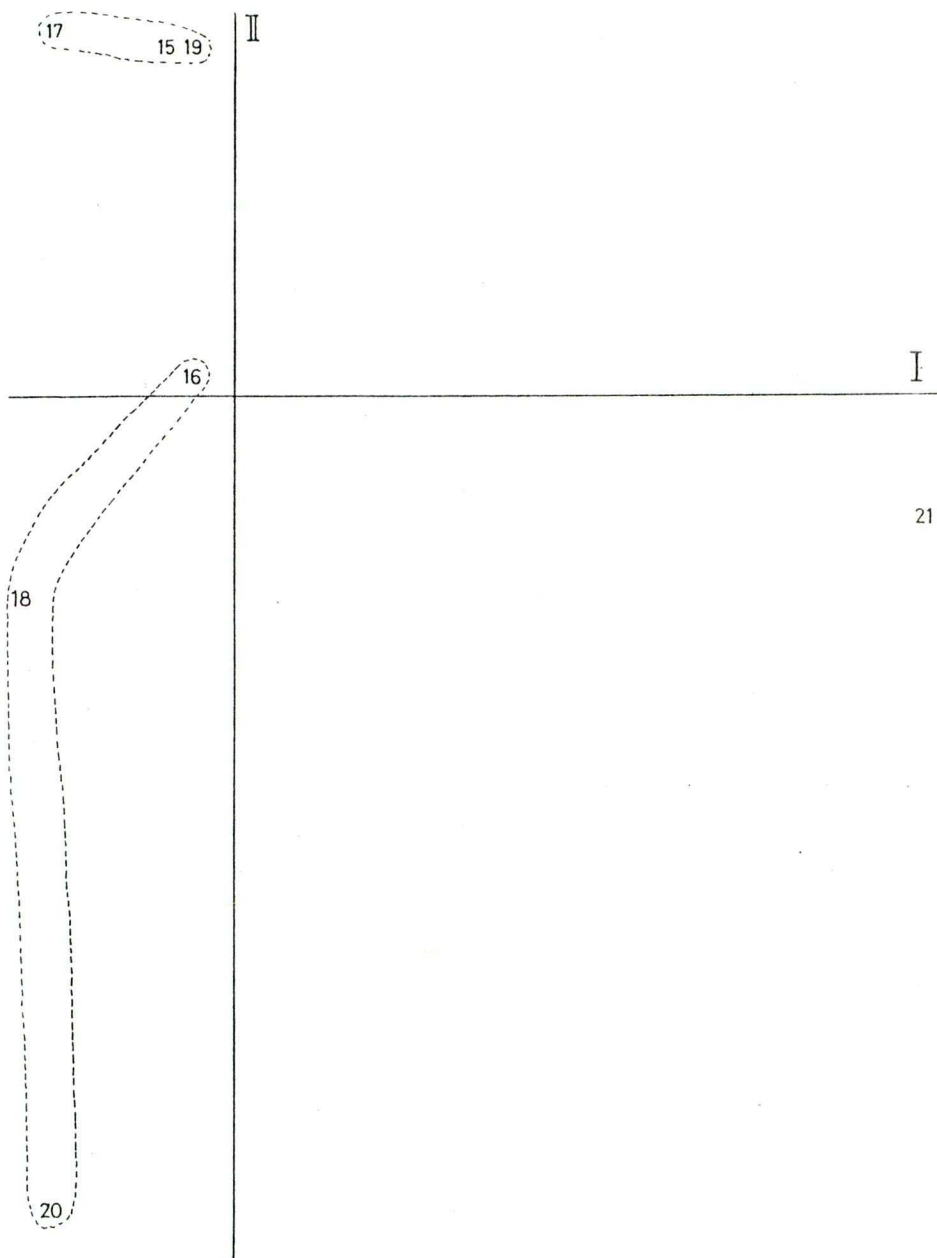
Év	Közösség nem típus	Összva- rianca	sajátértékek			kumulatív s. ért.		
			1.	2.	3.	1.	2.	3.
1983								
hím	valós	68.5	22.6	19.7	18.2	22.6	42.3	60.4
	random	22.2±2	23.2±3	18.6±2	14.9±1	23.2±3	41.8±5	56.7±5
nőst.	valós	165.1	26.8	18.7	14.1	28.6	47.3	61.4
	random	43.2±4	20.6±1	18.1±1	15.0±1	20.6±1	38.6±1	53.5±1
1984								
hím	valós	41.8	28.9	21.2	17.3	28.9	50.1	67.4
	random	14.1±1	23.6±4	18.7±1	13.9±1	23.6±4	42.3±5	56.1±4
nőst.	valós	68.8	22.0	20.5	13.0	22.0	42.1	55.1
	random	35.2±3	24.0±2	17.9±1	15.1±1	24.0±2	41.9±2	57.0±2
1986								
hím	valós	251.7	46.0	20.8	17.0	46.0	66.8	83.7
	random	31.7±2	30.7±2	22.8±3	16.6±2	30.7±2	53.5±4	70.1±4
nőst.	valós	471.1	27.5	22.2	18.6	27.5	49.7	68.3
	random	66.5±9	30.5±2	23.3±2	16.7±2	30.5±2	53.8±4	70.5±2



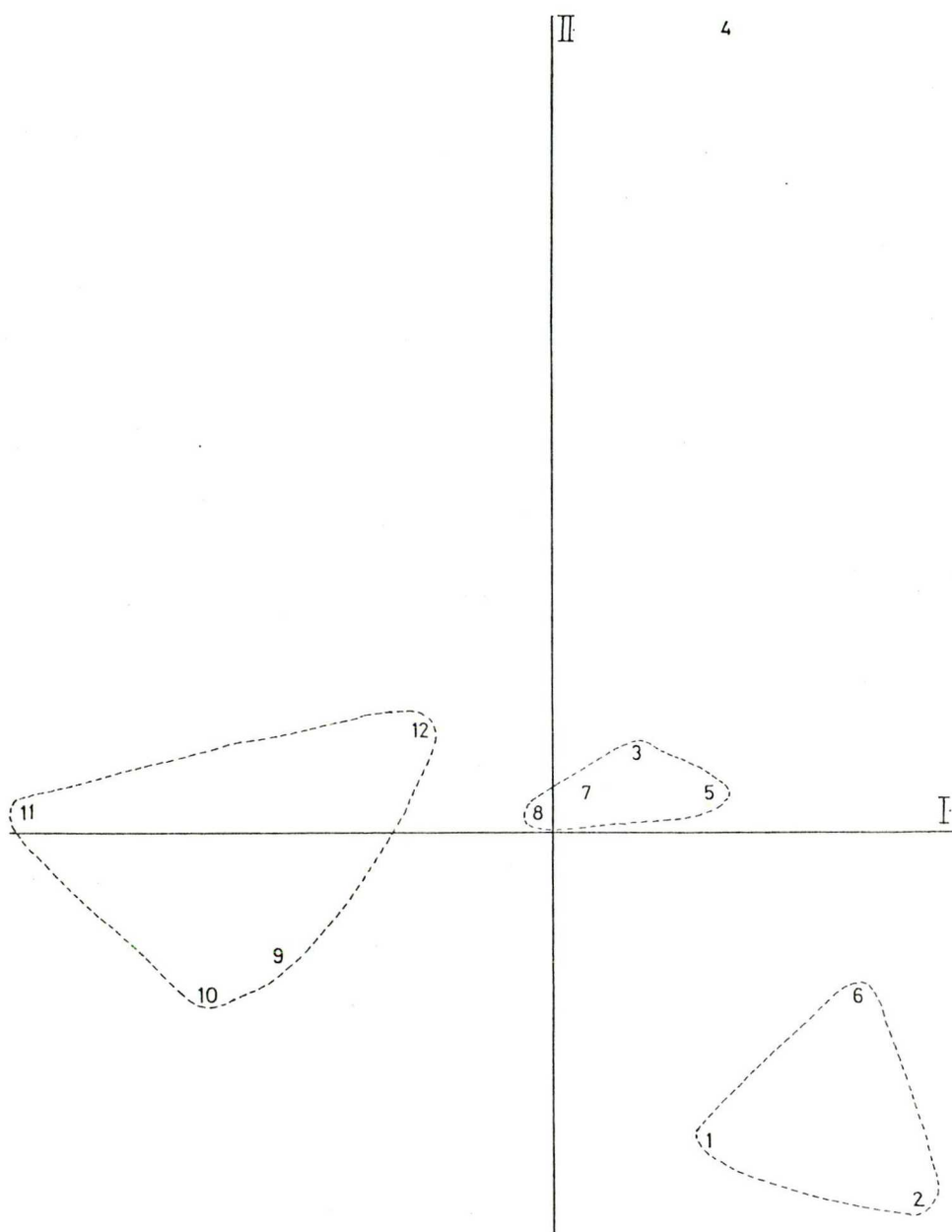
14. ábra. A hím-kaparódarázsközösség (1983) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



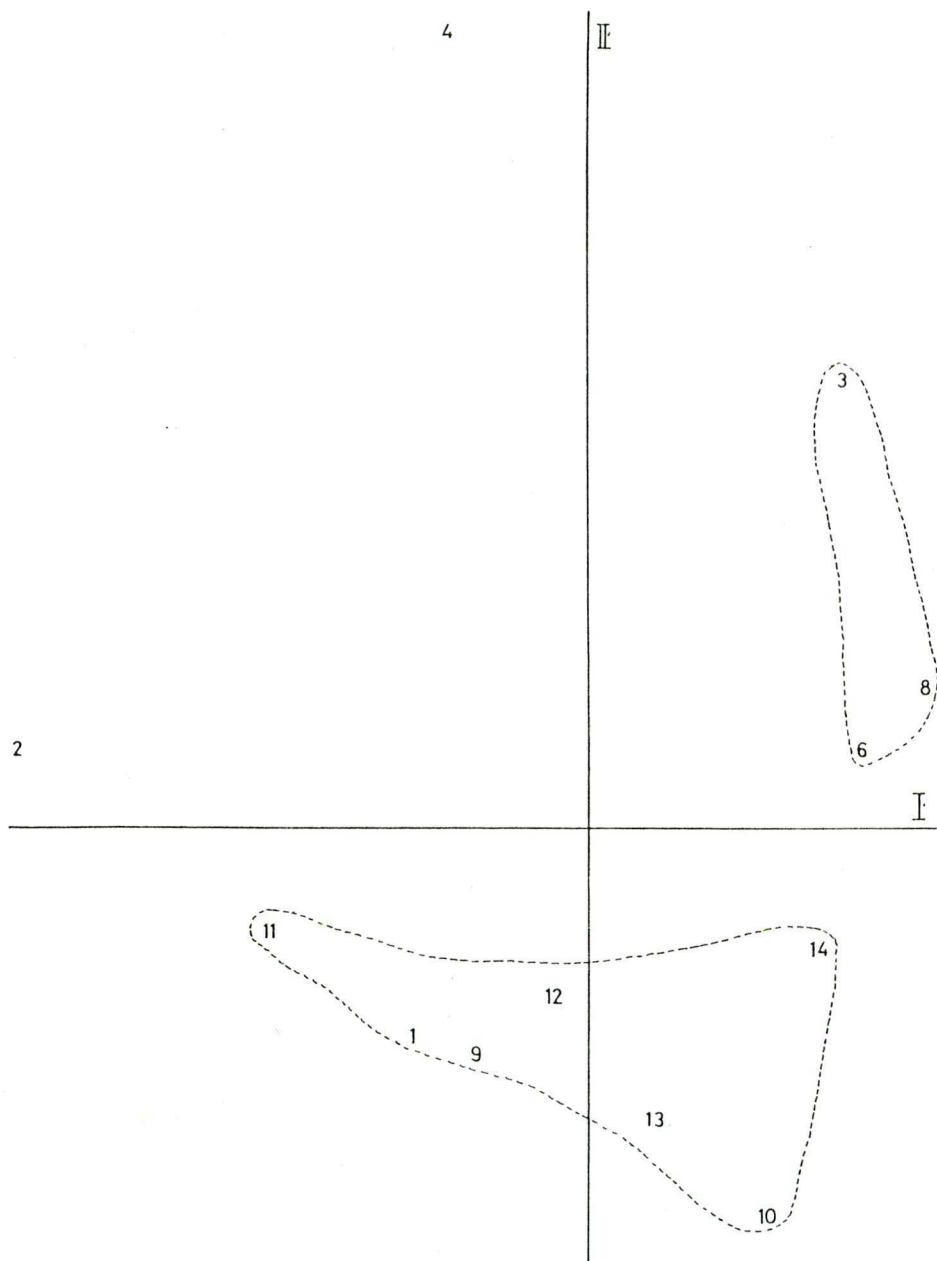
15. ábra. A hím-kaparódarázsközösség (1984) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



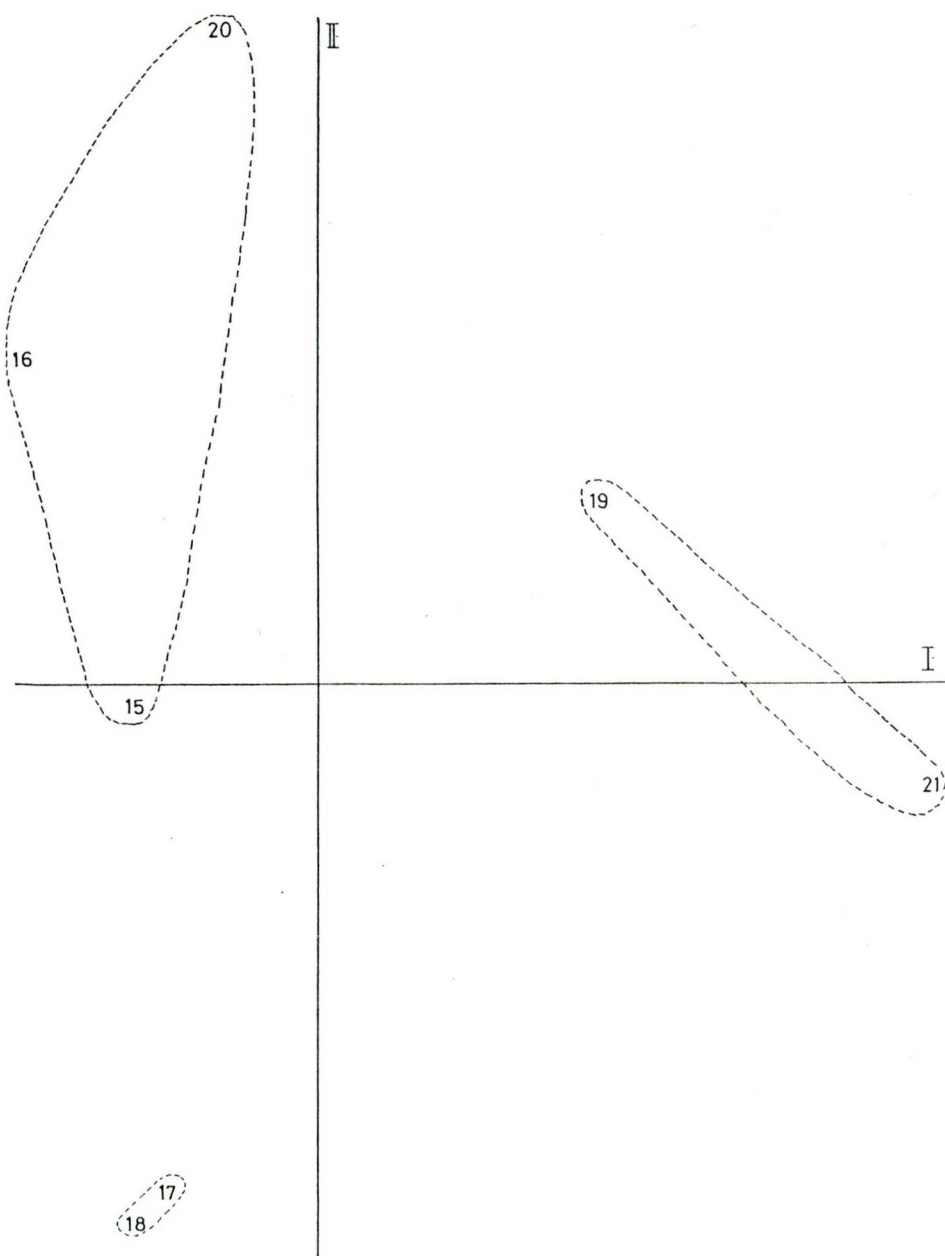
16. ábra. A hím-kaparódarázsközösség (1986) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



17. ábra. A nőstény-kaparódarázsközösség (1983) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



18. ábra. A nőstény-kaparódarázsközösség (1984) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.



19. ábra. A nőstény-kaparódarázsközösség (1986) főkomponens-analízise alapján szerkesztett szórásdiagram.

A hímek szórásdiagramjain igen jól elkülönülnek az egyes mintahelyek az 1984-es és az 1986-os csapdaelrendezés szerint (14-16 ábra). A kisborítású útszéli /21/ és a kezdeti szukcessziós állapotban levő foltok /1, 2, 15, 19/ elkülönülése a legszembetűnőbb.

A nőstények tér-heteromorfia minősítése kevésbé éles, mint a hímeké, szórásdiagrammjaik több csomóponttal rendelkeznek (17-19. ábra). A 'nőstényközösség' elsősorban a locsolt és a nagyborítású *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* foltokat /9, 10, 11, 12, 13, 14, 18/ és néhány, a szukcesszió kezdeti állapotán lévő kisborítású foltot /2, 19, 21/ különíti el a többi mintahelytől.

6. táblázat. A hím-, a nőstény- és a random generált kaparó-darázsközösség élőhelyminősítésének összehasonlítása a mintahelyek négy dimenziós faktortérben elfoglalt helyzetének páronkénti Procrustes analízise alapján.

		Nőstény	Random átlag	összehason- lítások száma
1983	hím	0.85	0.99+-0.21	5
	nőstény	-	0.88+-0.12	5
	random	-	0.97+-0.06	8
1984	hím	0.79	0.91+-0.09	5
	nőstény	-	0.96+-0.17	5
	random	-	0.88+-0.15	8
1986	hím	0.41	0.60+-0.13	5
	nőstény	-	0.43+-0.19	5
	random	-	0.52+-0.11	8

Összehasonlítva a hímek és nőtények élőhely-minősítését a négydimenziós PCA faktortereik Procrustes-analízise alapján kijelenthetjük, hogy nagyobb hasonlóságot mutatnak, mint random-generált közösségek hasoló összevetéseiből kapunk (6. táblázat). Ez a hasonlóság annál nagyobb lesz, minél szélesebb foltskálán csapdázunk, azaz minél több az egymástól jelentősen különböző folttípus.

A közösség sokfélesége különböző folttípusokon

Mind a Shannon-függvény, mind a Simpson-Yule index értékei (az 1986-os év Shannon értékei kivételével) szignifikánsan kisebbek a kaparódarázsközösség esetén, ha a random generált közösségekkel vetjük össze (7. táblázat).

A közösség dominancia-diverzitásgörbéinek középső szakaszához illesztett egyenesek iránytangensei nagyobb negatív értékek, az aktuális fajszám viszont jóval kisebb, mint a random generált közösségnél (8. táblázat) (20-23. ábra). A dominancia-diverzitásgörbék lefutásai igen hasonlóak: a görbék a kezdeti szakaszukon igen meredek, főleg a *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* foltokat reprezentáló mintahelyeken /13, 14, 18/ és az öntözött területeken /10, 11, 12/ és hamar eléri a ritka fajok ordinátaértékeit. Ezekből a ritka fajokból a *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* foltok kivételével minden folttípusban sok van.

A legnagyobb fajgazdagságú foltok a tipikus *Festucetum vaginatae* növénytársulással jellemezhető területek /6, 7, 8, 17/ és azok a kezdeti szukcessziós állapotban levő foltok /1, 2, 15, 19, 21/, amelyek növényzetmentesített csupasz homokfelületekből erednek (24-26. ábrák). Az öntözött és öntözött-izolált foltok /9-12/ fajgazdagsága, bár ezek is *Festucetum vaginatae* növénytársulással borítottak, sokkal kisebb. A legkisebb fajgazdagságúak a *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae* társulásokkal borított foltok /13, 14, 18/.

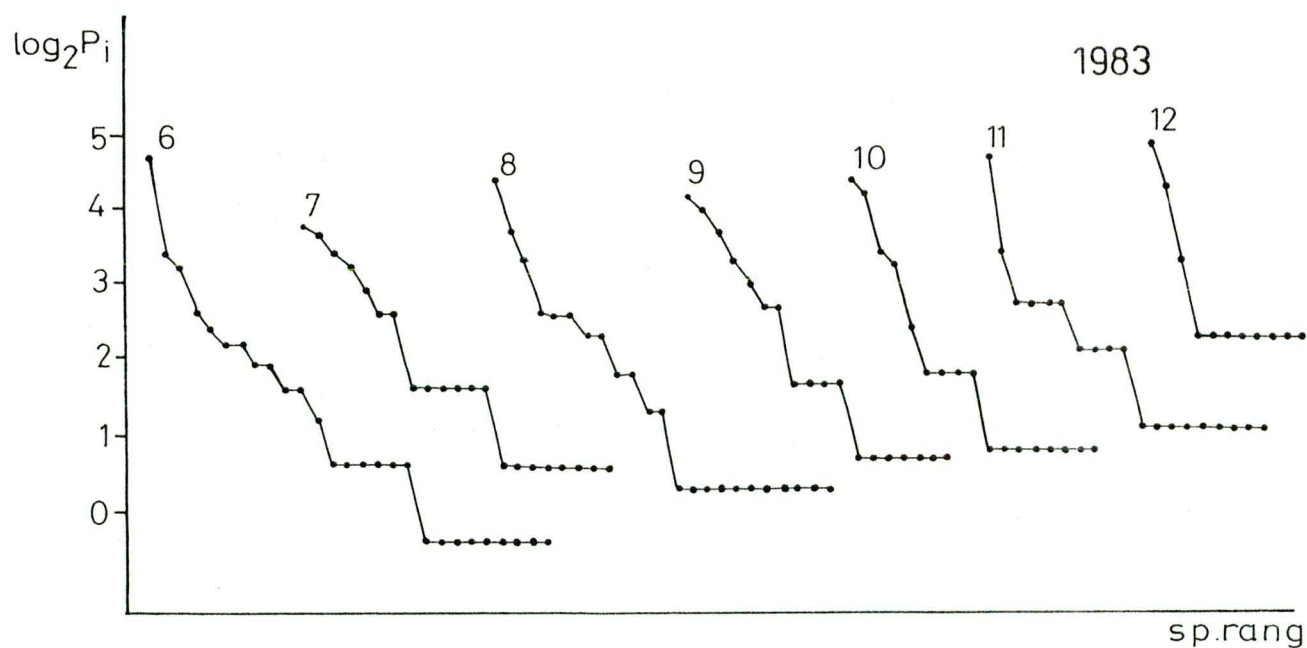
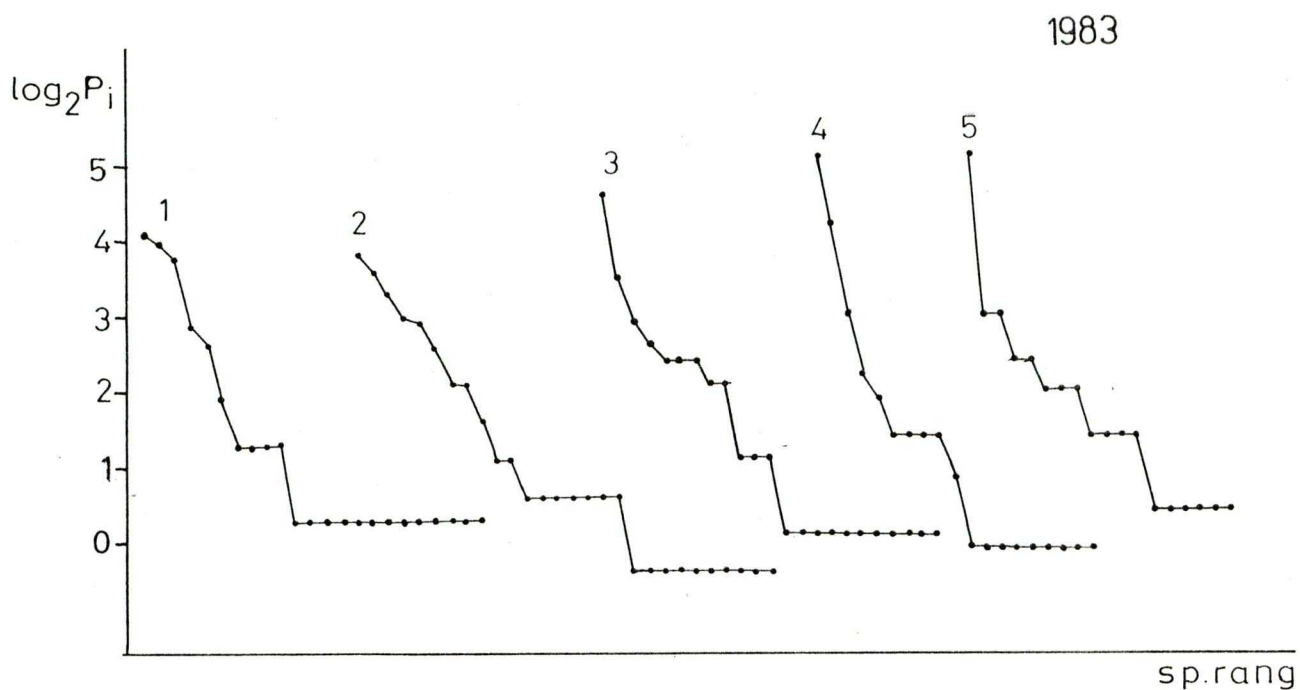
7. táblázat. A kaparódarázs és a 'véletlen közösségek' (vk) diverzitásértékei a mintahelyeken és a diverzitáseloszlások különbözőségének vlószínűségi szintjei a khi próba alapján.

Minta hely	Shannon függvény				Simpson-Yule index			
	1983	1983vk	1984	1984vk	1983	1983vk	1984	1984vk
1.	3.73	5.30	3.38	4.49	9.11	35.47	7.09	20.50
2.	4.08	5.28	3.72	4.86	12.32	34.58	9.44	25.51
3.	3.75	5.03	3.39	4.55	8.75	28.51	7.62	20.27
4.	3.03	5.40	3.21	4.60	4.78	37.59	5.75	21.75
5.	3.36	5.00	-	-	5.94	26.24	-	-
6.	3.91	5.01	3.94	4.97	9.22	28.54	10.78	27.84
7.	3.96	5.24	-	-	12.44	34.27	-	-
8.	3.85	5.28	3.21	4.85	10.05	34.51	5.44	26.39
9.	3.65	5.08	3.42	5.11	9.90	31.03	7.72	32.19
10.	3.61	5.37	3.11	4.76	8.58	36.54	6.67	24.86
11.	3.75	5.25	3.13	4.82	9.20	32.67	5.68	25.80
12.	3.05	5.17	3.77	4.94	6.25	31.91	10.00	26.63
13.	-	-	2.95	4.84	-	-	5.52	25.04
14.	-	-	3.02	4.70	-	-	6.27	23.05
p	<0.10		<0.05		<0.001		<0.001	
	1986	1986vk			1986	1986vk		
15.	3.59	5.15			8.84	31.10		
16.	3.80	5.22			10.06	34.48		
17.	3.99	5.37			13.12	37.31		
18.	2.80	5.25			3.64	34.60		
19.	3.24	5.04			5.98	28.94		
20.	3.56	5.17			8.89	31.72		
21.	3.68	5.28			8.39	33.82		
p	NS				<0.001			

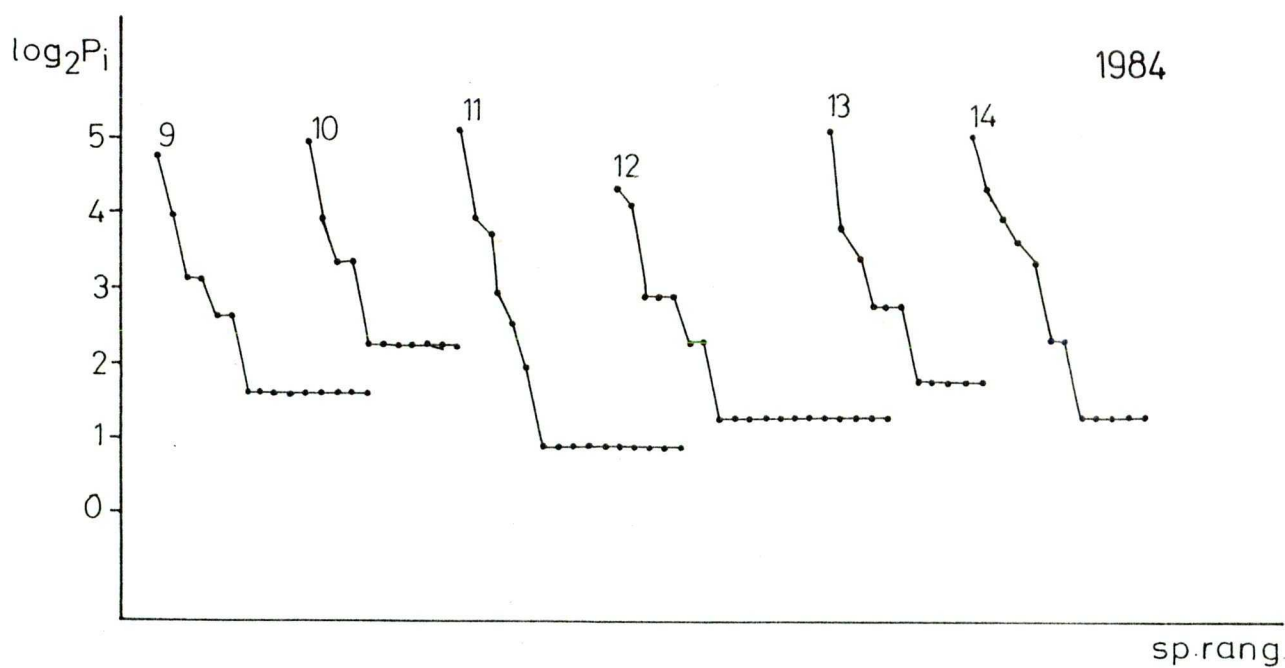
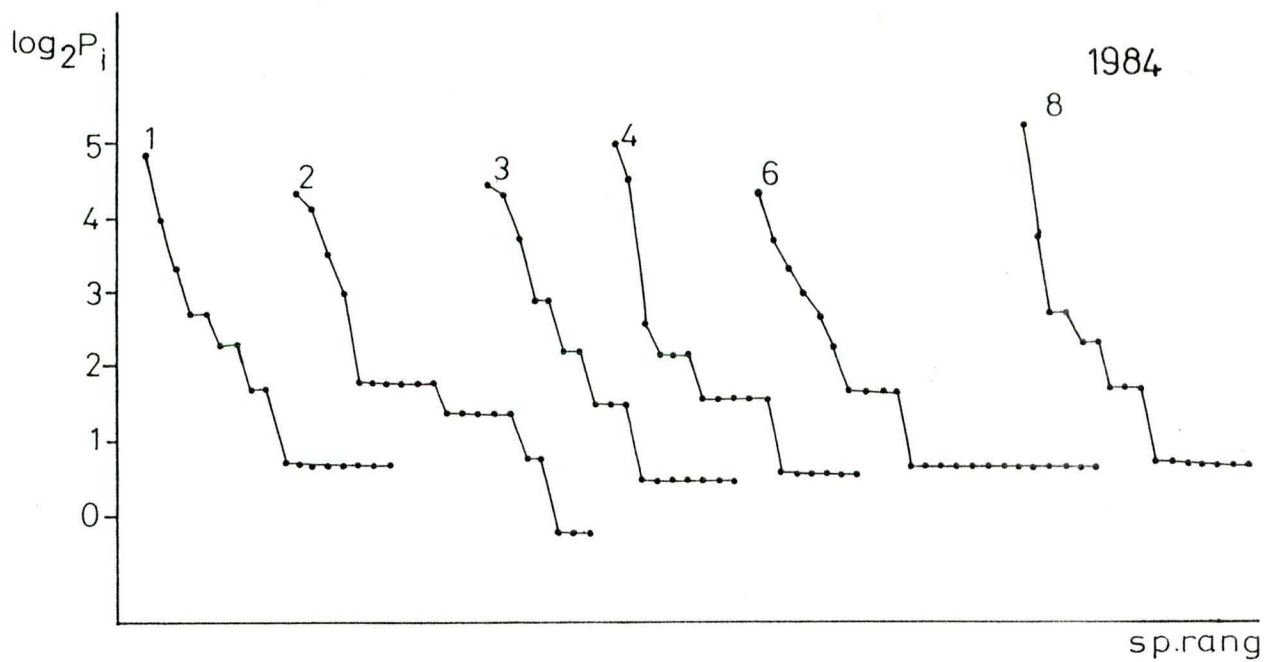
8. táblázat. A kaparódarázs és a 'véletlen közösségek' dominancia-diverzitásgörbék középső szakaszának iránytangensei (H/Q/) és fajszámai (fsz).

Minta hely	1983		1983vk		1984		1984vk	
	H/Q/	fsz	H/Q/	fsz	H/Q/	fsz	H/Q/	fsz
1.	-0.15	23	-0.05	44	-0.28	21	-0.11	25
2.	-0.16	28	-0.06	44	-0.06	20	-0.07	33
3.	-0.26	23	-0.09	38	-0.30	17	-0.14	27
4.	-0.25	19	-0.06	48	-0.19	19	-0.11	27
5.	-0.19	18	-0.09	38	-	-	-	-
6.	-0.19	27	-0.08	37	-0.15	22	-0.09	36
7.	-0.19	21	-0.04	42	-	-	-	-
8.	-0.24	23	-0.07	44	-0.26	19	-0.07	32
9.	-0.29	18	-0.11	37	-0.22	15	-0.06	37
10.	-0.23	19	-0.06	47	-0.25	11	-0.05	30
11.	-0.20	19	-0.09	46	-0.19	19	-0.08	31
12.	-0.14	11	-0.07	41	-0.16	21	-0.08	36
13.	-	-	-	-	-0.31	11	-0.08	33
14.	-	-	-	-	-0.50	14	-0.07	29
átlag:			-0.08	42.2			-0.08	31.3

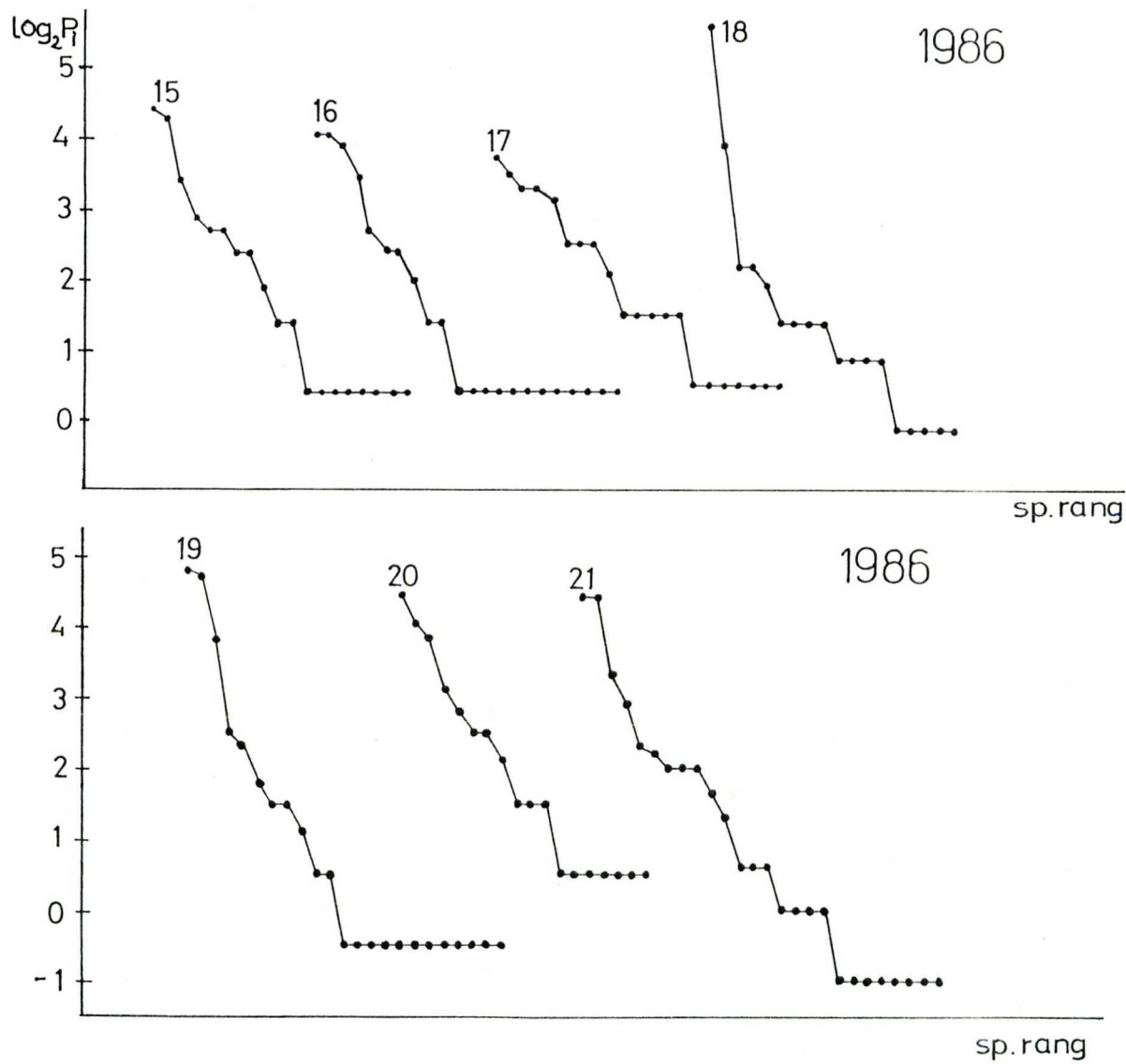
	1986		1986vk	
	H/Q/	fsz	H/Q/	fsz
15.	-0.31	19	-0.06	42
16.	-0.23	22	-0.04	41
17.	-0.20	21	-0.04	47
18.	-0.13	18	-0.04	43
19.	-0.24	23	-0.09	39
20.	-0.30	18	-0.07	42
21.	-0.24	26	-0.03	45
átlag:			-0.052	42.7



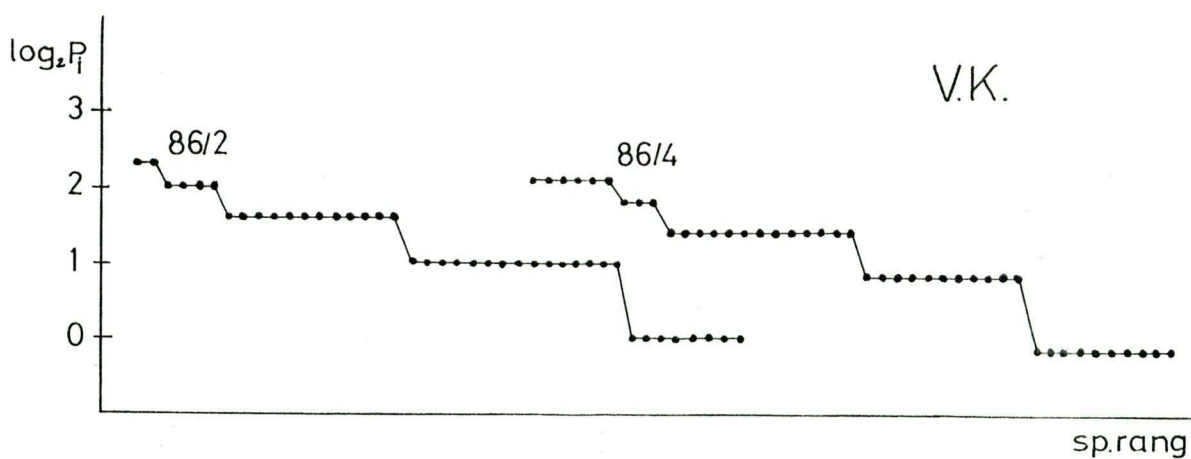
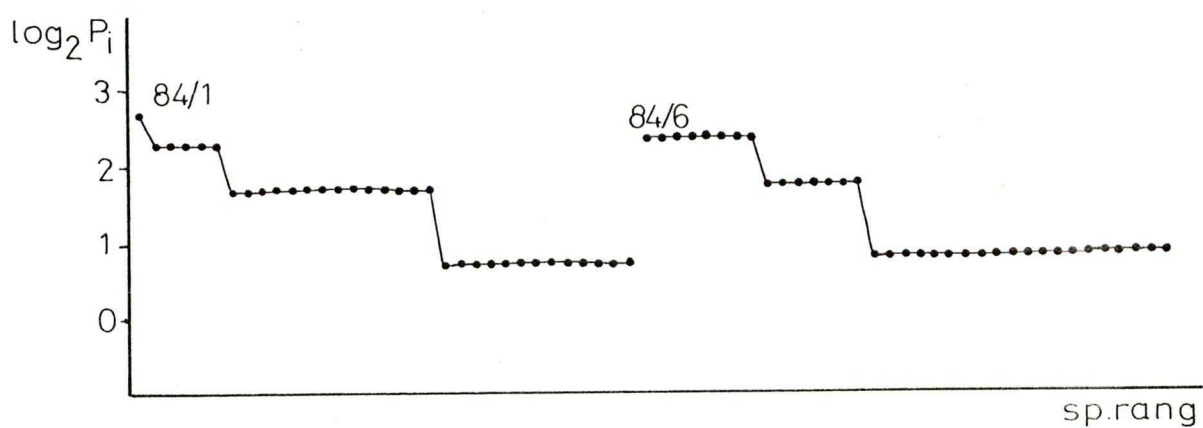
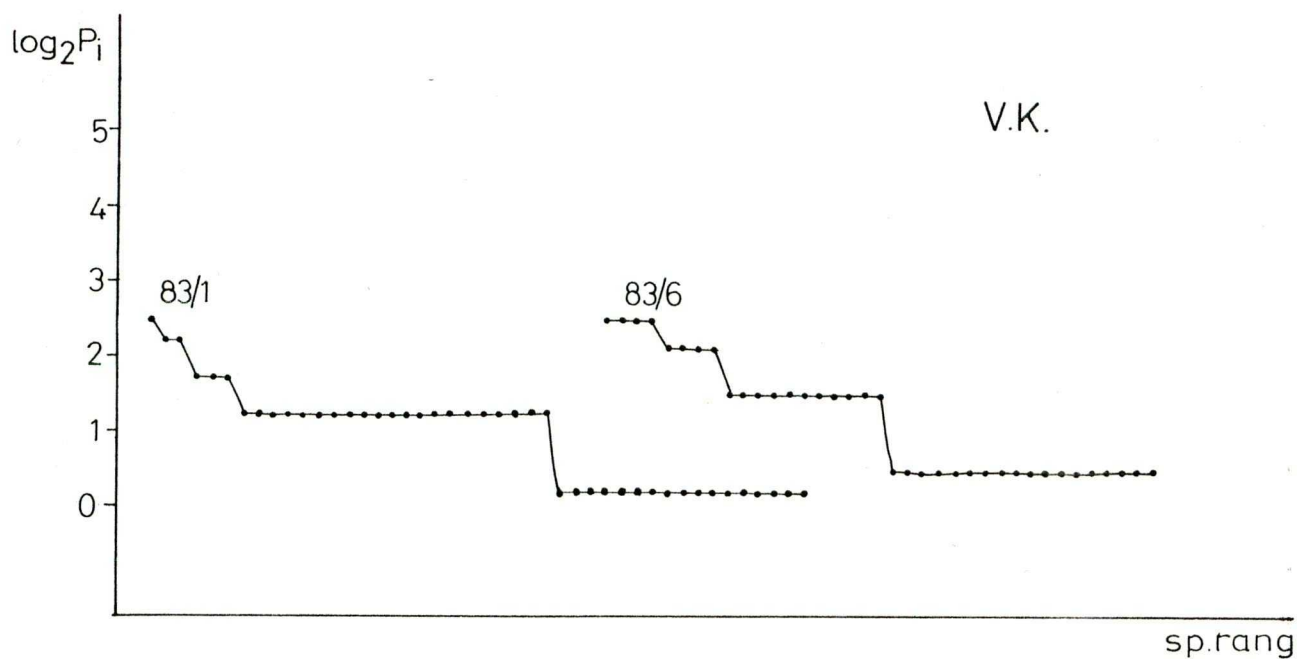
20. ábra. A kaparódarázsközösség dominancia-diverzitás görbéi az egyes mintahelyeken 1983-ban.



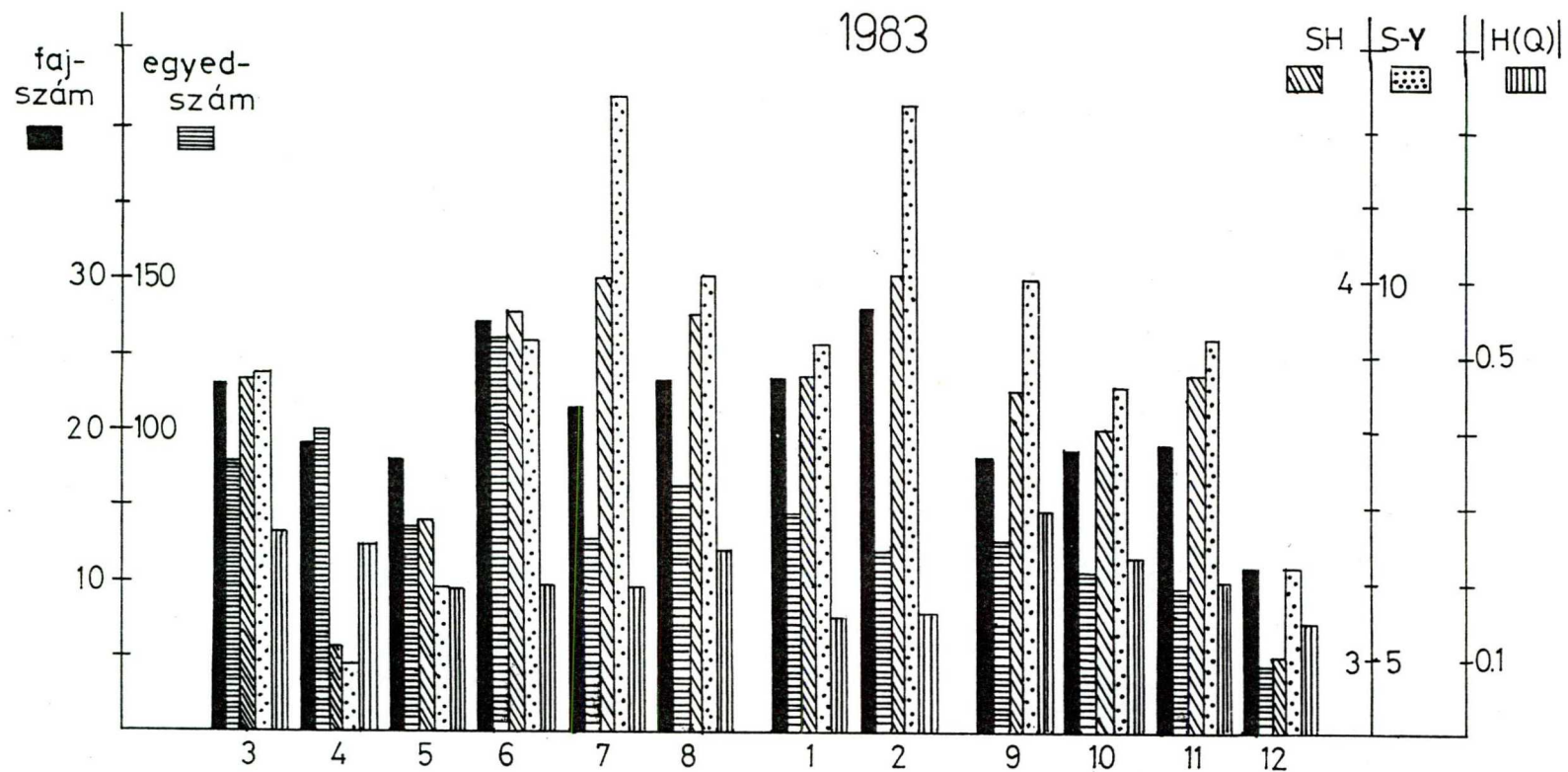
21. ábra. A kaparódarázsközösség dominancia-diverzitás görbéi az egyes mintahelyeken 1984-ben.



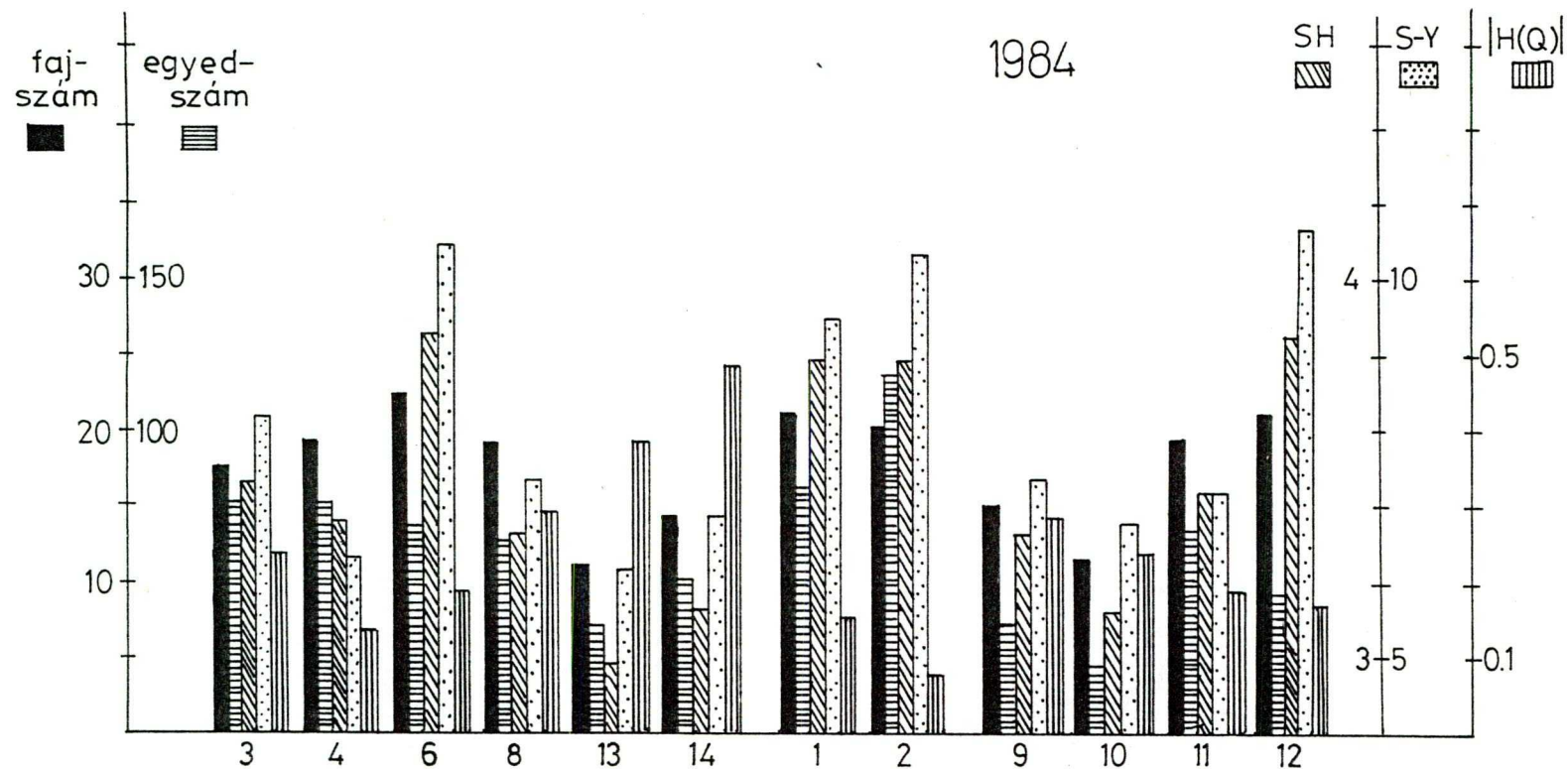
22. ábra. A kaparódarázsközösség dominancia-diverzitás görbéi az egyes mintahelyeken 1986-ban.



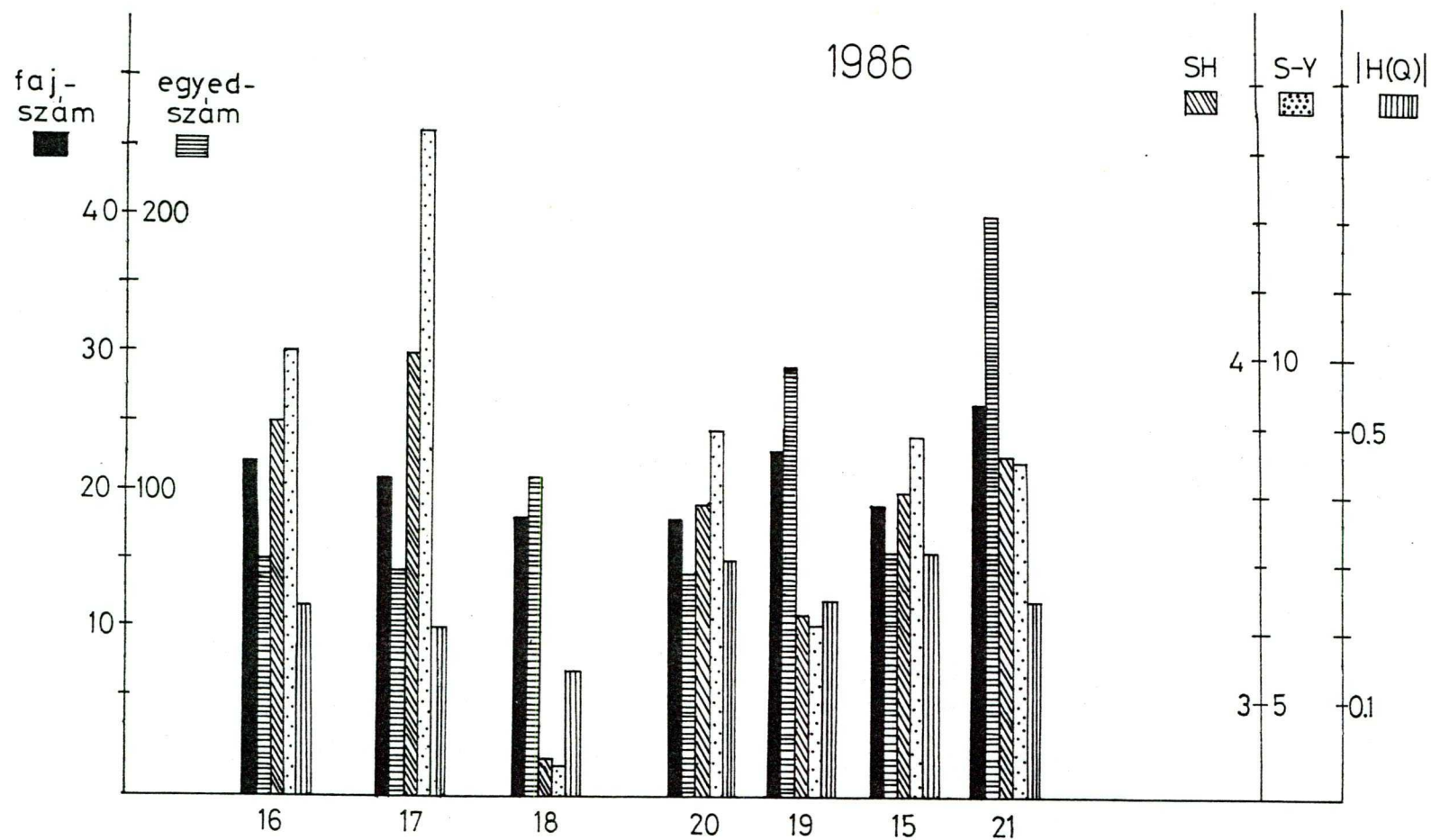
23. ábra. Néhány random generált közösség dominanciadiverzitás görbéje.



24. ábra. A kaparódarázsközösség egyed- és fajszámai, valamint Shannon, Simpson-Yule és H/Q/ diverzitásértékei az egyes mintahelyeken 1983-ban.



25. ábra. A kaparódarázsközösség egyed- és fajszámai, valamint Shannon, Simpson-Yule és H/Q/ diverzitásértékei az egyes mintahelyeken 1984-ben.



26. ábra. A kaparódarázsközösség egyed- és fajszámai, valamint Shannon, SimpsonYule és H/Q/ diverzitásértékei az egyes mintahelyeken 1986-ban.

Az összegyedszám nem követi szigorúan ezt a mintázatot: a Molinio-Salicetum rosmarinifoliae foltokon az összegyedszám meghaladhatja a fajgazdagabb területeken /pl. 16 és 17/ fogott egyedszámot, valamint általában a Potentillo-Festucetum pseudovinea-n fogott egyedszám meghaladja a Festucetum vaginatae-n fogottakat. A 21-es mintahelyen fogott nagy egyedszám azt sugallja, hogy ez a homokút fontos közlekedési útvonala a kaparódarazsaknak.

A fajszám és az egyedszám a különböző diverzitásindexekben összekapcsolható. E diverzitásindexek elemzésével (24-26. ábrák) az eddigieket is figyelembe véve a következő megállapítások tehetők:

- A Molinio-Salicetum rosmarinifoliae társulásokban a legalacsonyabbak a diverzitásértékek, elsősorban az alacsony fajszám miatt. Ezek a foltok a legtöbb faj számára, a sűrű növényzet miatt, fészkelési és vadászási területre valószínűleg egyaránt alkalmatlanok.
- A viszonylag kis növénydiverzitású folttypusokon élnek a nagyobb diverzitású kaparódarázsközösségek magas faj és egyedszámmal. Ugyanakkor ezek az élőhelyek szukcessziós állapotukban eltérnek egymástól: egy részük kora szukcessziós /1, 2, 20, 19, 15, 21/ más részük későbbi szukcessziós /6, 7, 8, 17/ stádiumú gyepek reprezentánsai.
- A zártabb, kevésbé változatos társulások /3, 4, 5, 16/ közösségeinek diverzitásértékei a két természetközeli társulásra jellemző értékek között helyezkedik el.
- A kaparódarázsközösség válasza a különféle emberi perturbációkra eltér az eddig vizsgált közösségektől, ugyanis a felső talajréteg eltávolítása a diverzitást nem csökkentette, hanem a Festucetum vaginatae-ban található magas értékhez közelítette.
- A ritka és kis mennyiségű öntözés /9-12/ nem tűnik erős perturbáló hatásnak. A diverzitás csak akkor csökken számottevő mértékben, ha az öntözés izolációval párosul /9 és 10 1984-ben/.

A mért paraméterek /szabad homokfelületek aránya, térszintmagasság, moha és zuzmóborítás/ csak nagyon gyenge korrelációt mutatnak a fajgazdagság és az egyedszám mérőszámaival (9. táblázat). Ezek közül a szabad homokfelületek arányának szignifikáns korrelációja fogadható el, ami szerint pozitív összefüggés van mind a faj- és egyedszámmal, mind a diverzitással. Több szabad homokfelület valószínűleg több kedvező fészkelési területet biztosít.

9. táblázat. A szabad homokfelületek arányának (szab.fel.), a relatív térszintmagasságnak (térszm.) és a moha és zuzmó borítás (mohab.) arányának korrelációi (n=31) a fajszámmal, az egyedszámmal és a Simpson-Yule diverzitással.

	Fajszám		Egyedszám		Simpson-Yule	
	R	p	R	p	R	p
szab. fel.	0.40	<0.05	0.43	<0.05	0.41	<0.05
térszm.	0.27	<0.2	0.09	NS	0.38	<0.05
mohab.	0.09	NS	-0.26	<0.2	0.23	NS

Fészkelési- és vadászterületek

Az eddig kapott eredmények a különféle tálcsapdákba esett darazsak egyedszámain alapultak. Ezekkel a módszerekkel nem lehet elkülöníteni a vadászási területeket, amelyek a kaparódarazsak fejlett ivadékgondozási viselkedésének velejárói (Olberg, 1959; Iwata, 1976). Mivel a darazsak a fészkelési területeken a fészek ásásával esetleg őrzésével vannak elfoglalva, kevesebbet mozognak a fészek közvetlen környezetén kívül. Alkalmassá válnak vadászva viszont hosszabb utat megtehetnek. Emiatt a tálcsapdák leginkább a vadászó egyedeket, a sátorcsapdák pedig kizárólag a fészkelő és az alvófészkekben

lévő egyedeket fogják be.

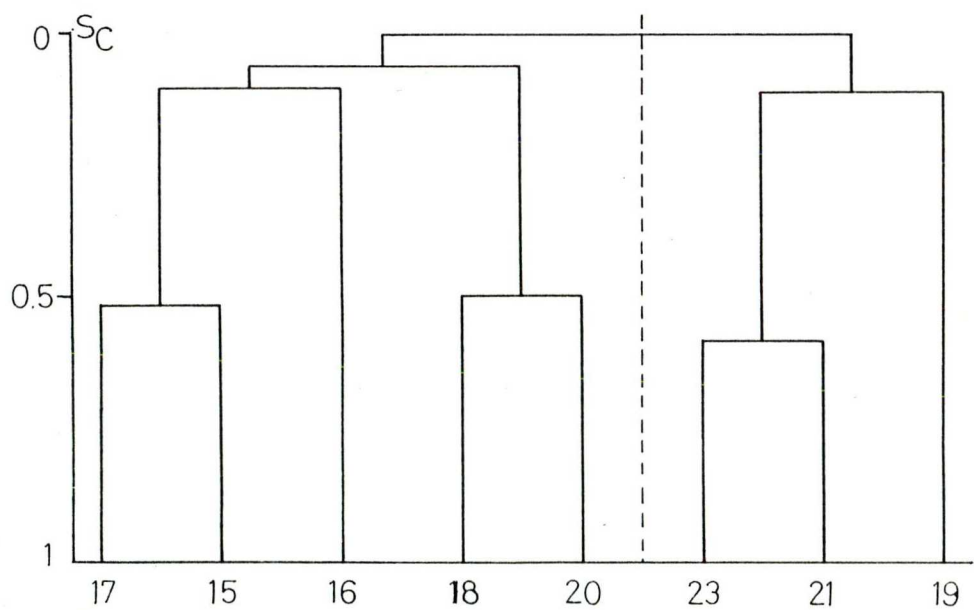
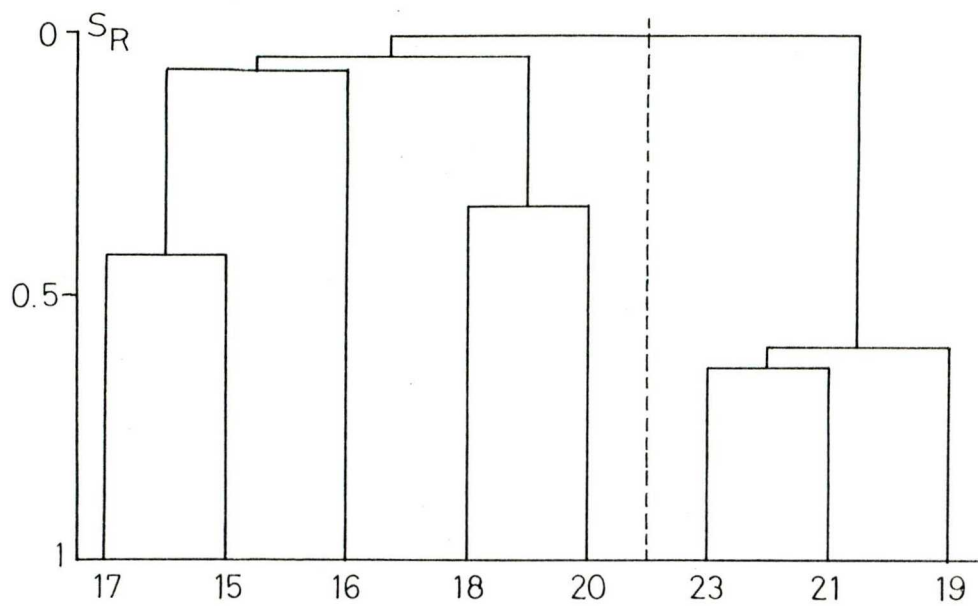
A sátorcsapdákkal végzett gyűjtés eredményeként a kaparódarázs-közösség Renkonen hasonlóságértékeinek átlaga /0.11+-0.21/ nagyon kicsiny, az eddig vizsgált közösségek közül a legkisebb (v.ö. Hornung és mtsai., 1988). Ez azt jelzi, hogy a közösség finom skálaérzékenységgel rendelkezik, ha a fészkelést vizsgáljuk, azaz a mintahelyeket nagyon heterogénnek minősítik. A Renkonen hasonlóságértékeinek variációs koeficiense /1.84/ nagyon magas, azaz a közösség bizonyos foltokat erősen elkülönít, másokat összevon. A 'fészkelő közösség' tér-heteromorfia minősítése 'coarse-grained', sőt az eddig vizsgált közösségek közül a leginkább az (Hornung és mtsai., 1988).

A közösség az összes mintázási hely közül a clusteranalízis leginkább a felső talajréteg eltávolítása után beindult kezdeti szukcessziós állapotú területet és a Festucetum vaginatae társulással borított területet /15 és 17/, illetve a homokút útszegélyét és nyomközét minősíti hasonlóan, a többit erősen különbözőnek (27. ábra).

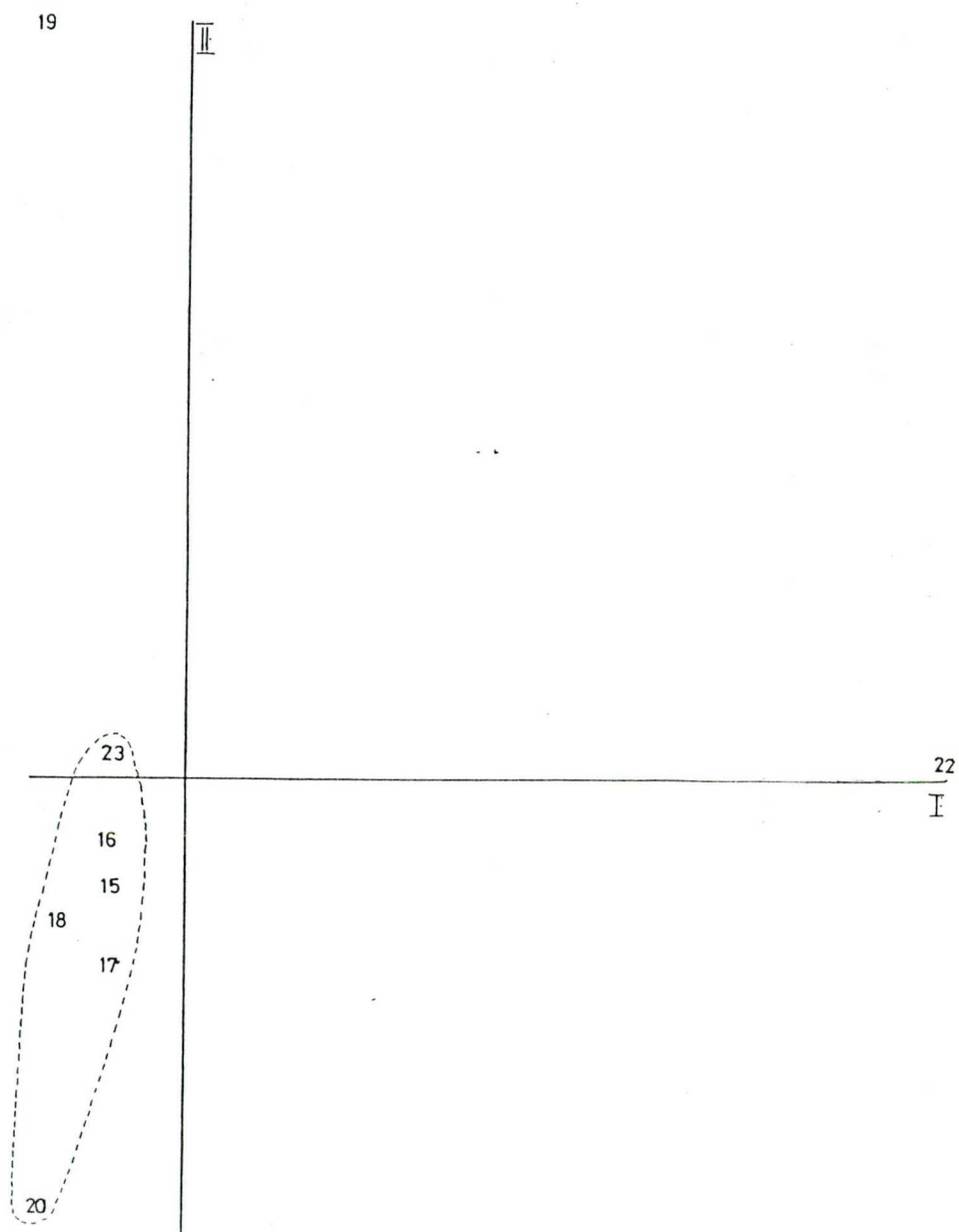
A közösség főkomponensanalízisének első sajátértéke elég nagy érték (10. táblázat). A mintahelyek közül csak a homokút széle /22/ és a felső talajréteg eltávolítása utáni előrehaladottabb szukcessziós állapotban lévő folt /19/ különül el a többitől (28. ábra).

10. táblázat. A 'fészkelő kaparódarázközösség' nemenként elvégzett főkomponens-analízise során kapott összvariancia, sajátérték és kumulatív sajátértékek.

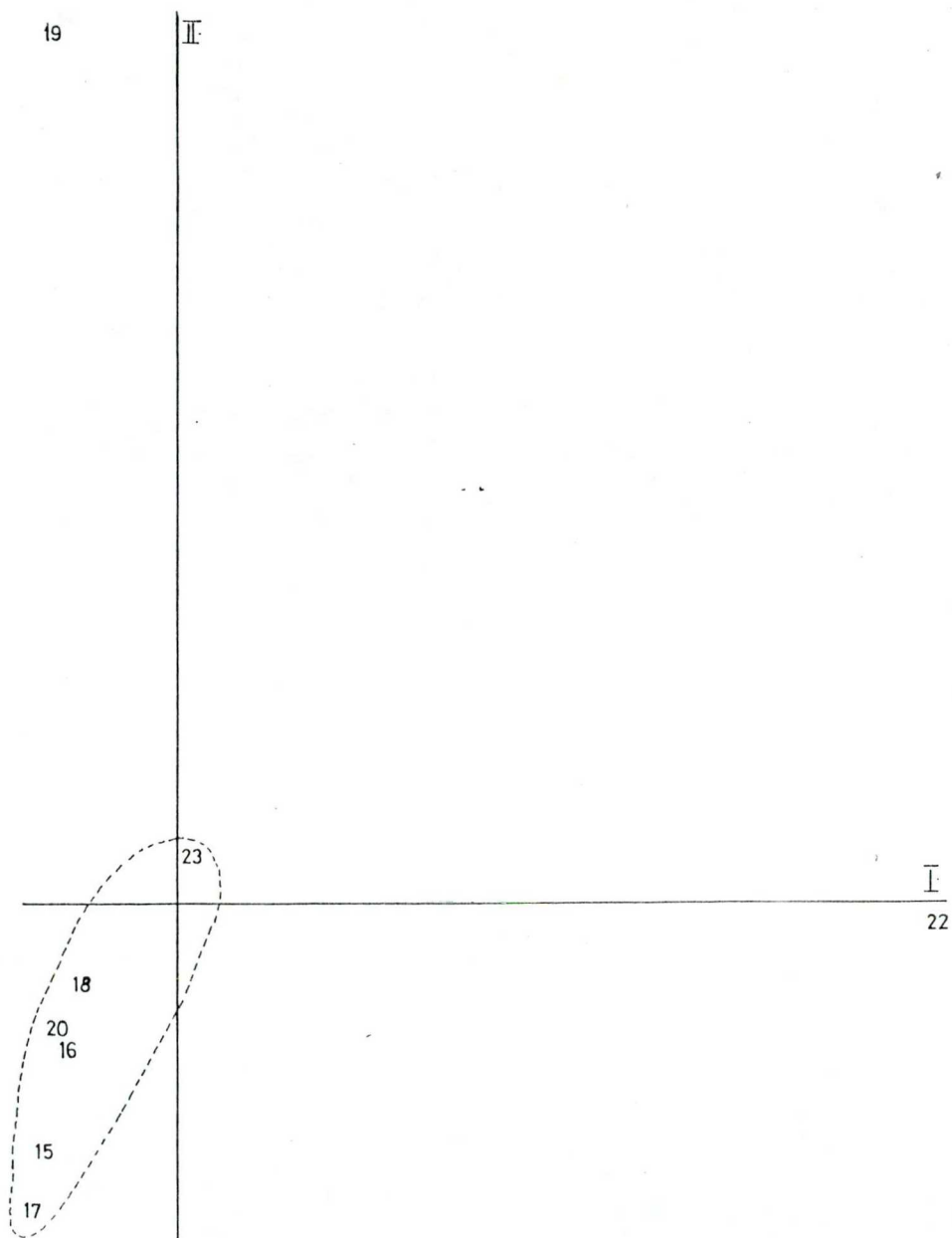
	Összva- riancia	sajátértékek			kumulatív s. ért.		
		1.	2.	3.	1.	2.	3.
hím	0.1	70.6	11.9	10.4	70.6	82.5	92.9
nőstény	0.3	40.3	20.0	13.3	40.3	60.3	73.7
hím+nőstény	0.9	51.6	16.2	12.4	51.6	67.8	80.2



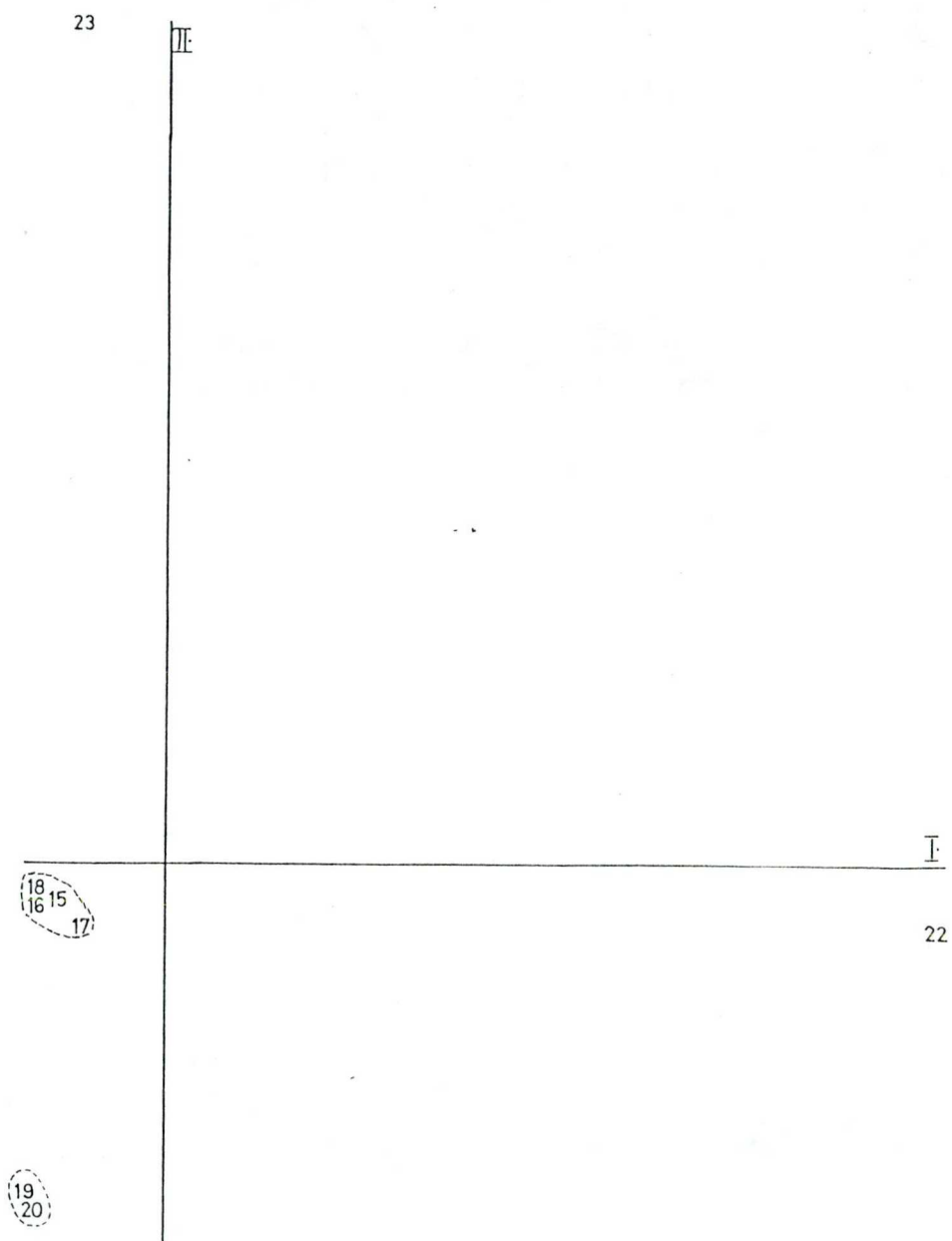
27. ábra. A fészkelő-darázsközösség mintavételi pontjainak hasonlósága (Renkonen és Czekanovski).



28. ábra. A fészkelő-darázsközösség főkomponensanalízise alapján kapott szórásdiagram.



29. ábra. A nőstény fészkelő-darázsközösség főkomponensanalízise alapján kapott szórásdiagram.



30. ábra. A hím fészkelő-darázsközösség főkomponensanalízise alapján kapott szórásdiagram.

A nemenként elvégzett főkomponensanalízis során a hímeknél kiugróan nagy sajátértéket kapunk (10. táblázat), azaz a 'hím fészkelő-darázsközösség' viselkedése még a nőstényeknél is 'coarse-grainedebb'. Míg a nőstények szórásdiagramja (29. ábra) nagyon hasonló az egész közösségéhez, a hímeknél (30. ábra) egy újabb csoport különül el /19-29/ a többi mintahelytől. Ennek ellenére a hímek és nőstények élőhelyminősítését összehasonlítva a négy dimenziós PCA faktortereinek Procrustes analízise alapján igen nagy egyezést /0.17/ kapunk és ez az egyezés nagyobb, mint a tálcsapdával fogott közösségek esetén (v.ö. 6. táblázat).

Amíg a nőstények fészkelése minden mintahelyen kimutatható volt, addig a hímek néhány területről teljesen hiányoztak /15, 16, 18/ és ott voltak csak nagyobb mennyiségben /22, 23/ ahol a nőstények denzitása is magas volt (11. táblázat). A nagy növényborítású foltok nem tekinthetők preferált fészkelőhelyeknek. A kisebb borítású foltok közül is kitüntetetten alkalmas fészkelőhelynek tűnnek a homokutak nyomközei és útszegélyei, valószínűleg kedvezőbb talajadottságaik és vizuális támpontjaik folytán.

11. táblázat. A hímek és a nőstények denzitásai (egyed/négyzetméter) a mintahelyeken (számok).

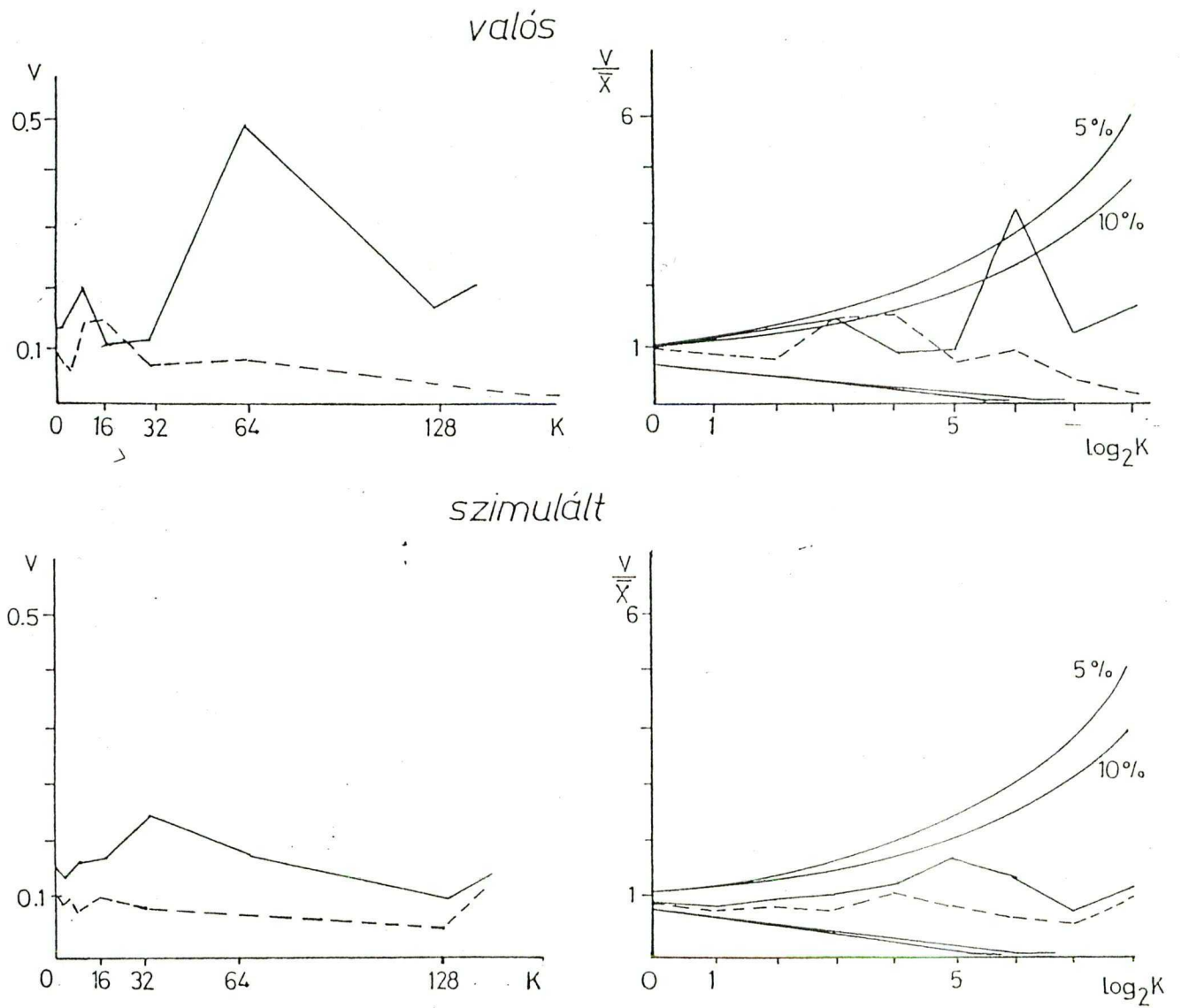
	15.	16.	17.	18.	19.	20.	22.	23.
hím	0	0	0.04	0	0.03	0.04	1.08	0.95
nőstény	0.09	0.04	0.10	0.04	0.27	0.08	1.47	2.02

A *Bembecinus tridens* fészkeinek términtázat-analízise
egy preferált élőhelyen

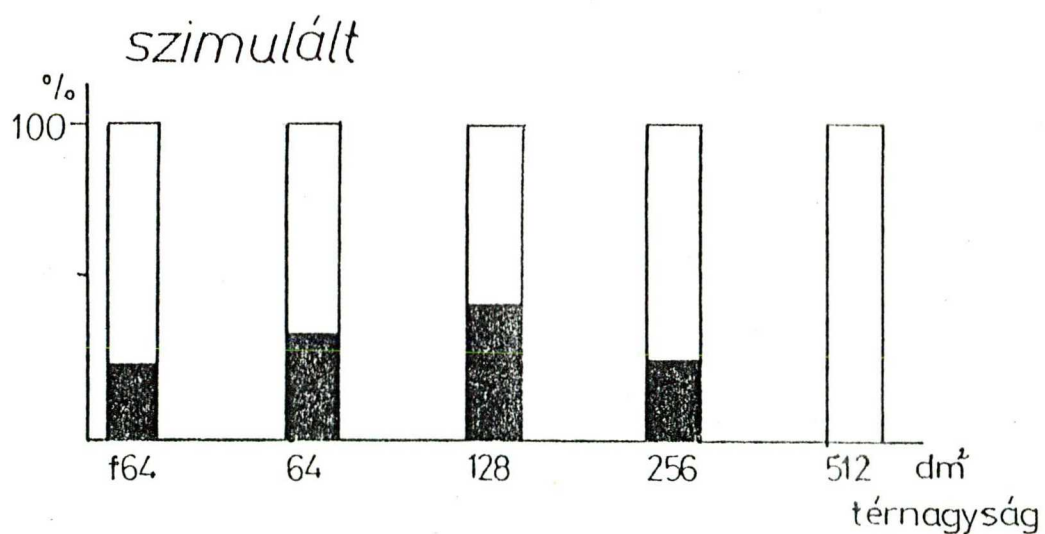
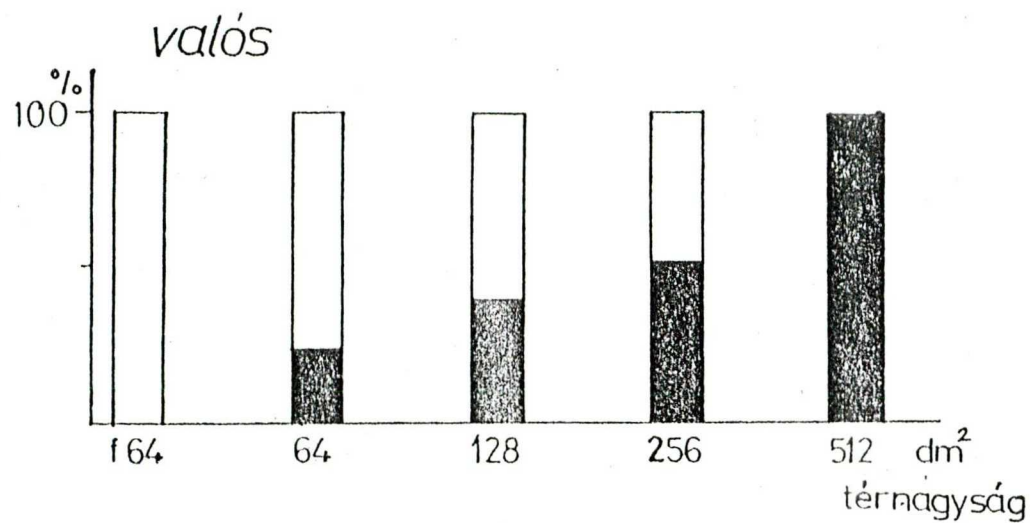
A *Bembecinus tridens* fészkeinek eloszlása a Clark-Evans féle legközelebbi szomszéd analízis alapján nem tér el szignifikánsan a véletlenszerűtől (12. táblázat). Az intraspecifikus kölcsönhatások érzékenyebben kimutathatók a denzitás és a legközelebbi szomszéd analízis hányadosának /R/ regressziója alapján (ugyanis a növekvő denzitással R értéke taszító hatás esetén nő, vonzó hatás esetén csökken). A vizsgált denzitásintervallumban a denzitás és R nem mutat szignifikáns összefüggést (12. táblázat). Ezek alapján, mint a términtázatra ható tényezők a szociális életmód (paraszociális, szubszociális, kommunális) és a territoriális viselkedés valószínűtlen ennél a fajnál.

12. táblázat. A *Bembecinus tridens* fészekbejáratának denzitásai négyzetméterenként (D), a legközelebbi szomszéd analízis alapján kapott értékei (R), és ezek lineáris regressziójának korrelációs koefficiensei (r).

Minta	D	R		
1.	18.5	1.19		
2.	16.6	0.84		
3.	13.7	1.17		
4.	15.0	1.14		
5.	8.7	0.97		
6.	12.5	0.90		
7.	7.5	0.98	r=0.50	p>0.1
1	10.0	0.94		
2.	14.3	0.96		
3.	11.1	1.17		
4.	8.7	0.77		
5.	4.4	1.06		
6.	7.5	1.20		
7.	12.5	1.02	r=0.45	p>0.1



31. ábra. A variancia (v) és a variancia/átlag ($v/\bar{x}$) értékei a blokknagyság (K) függvényében valós és szimulált fészkek pattern (Greig-Smith) analízise alapján.



32. ábra. A valós és szimulált kaparódarázszerű csomós (fekete) és véletlenszerű (fehér) eloszlásának arányai a térnagyság függvényében (f64 térnagysága egyenlő 64-el, de az analízis első összevonása a két esetben egymásra mérőleges).

A *Bembecinus tridens* fészkebejáratainak pattern (Greig-Smith) analízis sorozatait végeztem el szukcesszíve növekvő kvadrátokban. Az összesetszám 35%-ában szignifikáns csomósodást kaptam, de a random eloszlású fészkek hasonló analízise is ugyanezt az értéket adta. A legnagyobb mintanagyság esetén a valós közösség a közepes és nagyobb térnagyságoknál mutat csomósodást (31. ábra). A blokknagyság növelésével a véletlenszerű és az aggregált eloszlások arányainak alakulása a szimulált és a valós populációk esetén eltérő. A kaparódarázs-fészkek eloszlása a térnagyság növelésével a véletlenszerűből fokozatosan átmegy a csomósba, ami a szimulált populációk esetén természetesen nincs így (32. ábra).

A *Bembecinus tridens* esetén tehát a fészkeknek gyakorlatilag nincs közvetlen hatásuk egymásra, csak nagy léptéknél figyelhető meg aggregáció. Ez a jelenség leírható úgy, mintha a darazsak szívesebben fészkelnének ott ahol már más egyedek fészkelnek, de a fészkek pontos helyének kiválasztását a többi fészkek helyzete nem befolyásolja.

DISZKUSSZIÓ

"Elmém sohasem ismerheti meg a testemet,
bár a lábammal igen jó ismeretségben van."
(Descartes)

A kaparódarazsakkal foglalkozó első munkák e rovarcsalád fajainak életét bemutató természethistorikus leírások voltak, amelyek közül számos nemcsak pontos és érdekes adatokat közöl, de szépirodalmi értékkel is bír (pl. Fabre, 1886). Bár ez az irányzat ma is tart (pl. Evans, 1985) elindult egy tudományos-kísérletes etológiai vonal is, amelyek közül Tinbergen (1951) munkái a legismertebbek. Hatalmas mennyiségű taxonómiai munkát is elvégeztek ezen a csoporton, amelyek áttekintésére Bohart és Menke (1976) vállalkozott.

Napjainkban ezen irányzatok továbbélése mellett elsősorban a populációbiológiai kutatások erősödtek fel. Olyan munkát azonban, amely a kaparódarazsak közösségi ökológiájával foglalkozik, alig találunk, legfeljebb egy-egy alaposabb faunisztikai munka továbbértékeléséhez kapcsolódva (Evans, 1970; Skibinska, 1986; Karsai, 1988). E kutatási terület elhanyagoltságának oka valószínűleg az, hogy általában ritkán sikerül a darazsakból nagy egyed és fajszámot gyűjteni (Haeseler, 1972; Karsai, 1988), és hogy nagyon vonzó kutatási területet nyújtanak a populációbiológiai és etológiai kutatások, ugyanis ez az az állatcsoport, ami a fészkelési viselkedés legszélesebb spektrumát mutatja a soliter formáktól az euszociálisig (Hook, 1987).

A kaparódarazsak közösségi ökológiai kutatásai, az állatok összetett viselkedése miatt többoldalú megközelítést igényelnek, a viszonylag alacsony egyedszám pedig általában megköveteli a random generált közösségekkel való

összehasonlításokat. A többfajú rendszerek (mint általában a közösségek) komplexitása és kevésbé előrejelezhetősége sokkal jobban megnehezíti az (általában matematikai) elméletek alkalmazását a közösségi-, mint a populációökológiai kutatásokban. Ráadásul direkt kísérleteket végezni a közösségi ökológia legtöbb területén nagyon nehéz, sokszor lehetetlen (Tokeshi, 1986). Simberloff (1970) vetette fel elsőként összehasonlítási alapul a random generált adatokat szigeteken történt vizsgálatainak adatai elemzésénél. Caswell (1976) a populációgenetikai null modellek mintájára kifejlesztette a neutrális vagy null modelleket a közösségi struktúrákra. Több tradicionális modellel összehasonlítva azt kapta, hogy a null modellek alkalmazásával jobban megmagyarázhatók a fennálló mintázatok, mint több tradicionális modellel. Ezek használata az adatok gondosabb interpretációjához vezethet (jelen esetben pl. a heteromorfia érzékenységnél, vagy a fészkek eloszlásánál) és jobban érthetővé válik a közösség struktúrállódása (Strong és mtsai., 1984).

Hastings (1978) szerint a közösségek struktúrállódásában mind a predátoroknak, mind a térbeli faktoroknak nagy szerepük van. A predátor és parazita darazsak nyilvánvalóan nem evolválódhattak a zsákmányaik figyelmen kívül hagyásával (Hulley és mtsai., 1988). Valószínűleg ez a tény vezetett a predációs nyomás és zsákmánykínálat arányainak hasonló megoszlására. A kaparódarazsközösség struktúrállódásában a predáció kevésbé lényeges, mivel ezt a csoportot kevés élőlény predálja (Olberg, 1959). Azonban ha Hastings kijelentésében a predátort a parazitával helyettesítjük, ismét visszakapjuk a kijelentés érvényességét a kaparódarazsokra vonatkoztatva. Ugyanis a magános darazsakra erős predációs nyomás hat (Jacob-Remacle, 1986; Danks, 1971). A darazsak zsákmányszállításának (Evans, 1963), aktivitásának (Evans és mtsai., 1980, Karsai, 1989) és fészkelésének (Evans, 1966; Wcislo és mtsai., 1985) majdnem minden aspektusa úgy

interpretálható, mint antiparazita adaptáció.

A paraziták elleni védekezésnek egyik eredményes stratégiája (az "önző csorda") az egyes objektumok térbeli viszonyainak kapcsolatrendszerén keresztül nyilvánul meg (Hamilton, 1971). A kaparódarazsak esetén ez a fészkek hasonló aggregációjához vezet (Wcislo, 1984; Wcislo és mtsai., 1985), mint azt a *Bembecinus tridens* esetén láttuk (Karsai, 1988). Más, elsősorban territoriális fajoknál, uniform eloszlású források esetén is találhatók aggregációk, amelyek bonyolultabb párzási rendszerekkel függnek össze (O'Neill, 1983). Mindmáig nem ismert, bár nagy érdeklődéssel vizsgált téma az, hogy hogyan választják az egyedek a fészkelési hely aggregációt (Toft, 1987).

Az "alkalmas hely" hipotézis (Michener és mtsai., 1958) a fészkek nagyobb skáláján vizsgált aggregált térbeli eloszlására ad magyarázatot. Az olyan aggregációk, amelyek térben részekre osztják a populációkat, reflektálhatnak a habitat heteromorfiájára (Alcock és mtsai., 1978), amely habitat alkalmas és kevésbé alkalmas fészkelőhelyek mozaikjából állhat. Már az ökofaunisztikai elemzésből is kiderült, hogy a *hylophil*, és/vagy növényekben fészkelő fajok számára a vizsgálati terület nem nyújt alkalmas fészkelőterületet. A sátorcsapdák adataiból úgy tűnik, hogy az *eremophil* fajok számára is korlátozottak a kedvező fészkelési területek, mivel a darázsfészkek száma nagyon megugrik a homokúton és annak szélén. Valószínűleg itt vannak olyan mikroklimatikus viszonyok és nagy szabad homokfelületek, amelyek a lárvák fejlődésére kedvezőek. A nőstények aggregálódását általában a hímek is követik (Gwynne, 1980). Alvófészkeiket a nőstények fészkeihez közel építik, és így a párzóképes nőstényekre hamar rátalálnak. A csupasz foltok a nőstényeket vizuálisan is vonzzák, sőt a hímek itt feromonokat is használnak (Alcock, 1975).

A kaparódarazsak diszperziójában a fészkelési szubsztráton kívül fontosak a megfelelő zsákmánykínálatot nyújtó ragadozó

areák szerepe is (Toft, 1987). Ezek nem lehetnek túl messze a fészkelési helytől, mert a nagyobb fajok is csak néhány száz méterről találhatnak vissza a fészkhöz (Chmurzynski, 1964), és a nyitott fészkek erősen megnövelik a parazitáció valószínűségét. Emiatt a darazsak sokszor a legközelebbi és legfeltűnőbb zsákmányforrást keresik fel zsákmányszerzés céljából (Alexander, 1985). A zsákmány elfogása szempontjából a darazsak kevésbé tekintik heterogénnek a területet. Elképzelhető, hogy a kismértékű eltérés a minősítésben részben annak tulajdonítható, hogy mennyi ezen a kevésbé kedvező területeken a fészkek száma.

A fészkelési és vadászterületek részleges átfedésével függhet össze az is, hogy bár mind a természetes, mind a humán eredetű perturbációk általában számottevő redukciót eredményeznek a rovardiverzításban (Evans, 1984; Morris, 1979), a kaparódarazsak diverzitása megnőtt a felső talajréteg eltávolítása után az adott élőhelyeken. Warren és munkatársai (1987) hasonlót tapasztaltak felégetett prérin: ők a nagyobb számú és/vagy sérülékenyebb potenciális zsákmányállatokra vezetnek vissza a megnövekedett darázssabundanciát. Bár gyenge, de pozitív szignifikáns korreláció van a faj-, egyedszám és diverzitás, valamint a szabad homokfelületek aránya között. Valószínűsíthető, hogy a zsákmány észlelése és elfogása a ritka növényzetű helyeken könnyebb, és ezeken a foltokon belül létezhetnek a fészkelés számára kedvezőbb helyek, ahol néhány darázs fészket is rak. Ugyanakkor a csupasz területek dél körül nagyon melegek lehetnek, és itt a darazsak hamar elpusztulnának, de különböző viselkedési stratégiákkal ezt kivédik pl. hűtő-liftező repülés (Tsuneki, 1969), teljes inaktivitás és a földfelszín alatti fészkekbe húzódás (Karsai, 1989) vagy időnként árnyékba (pl. nagyobb borítású foltba) repülés (O'Neill és O'Neill, 1988).

Levins (1962) kijelentette, hogy a 'fine-grained' fajok a környezeti különbségek között csak ritkán tudnak különbséget

tenni. Az élőhely-minősítés a kaparódarazsaknál nem olyan egyszerű, ahogy Levins feltételezte. Ugyanis a 'fine-grained - coarse-grained' skálán (ha egyáltalán jogos ilyen skálát feltételezni) máshol helyezhetők el a hímek, mint a nőstények, máshol a fészkelő és máshol a zsákmányoló egyedek. A fejlődő lárva, mint legstenőkebb stádium igényei egy erős 'coarse-grained' viselkedést hoznak magukkal, míg a potenciális zsákmányállatok (lévén különböző fajokból, gyakran családokból állnak) véletlenszerű, vagy kevésbé csomós, illetve más típusú élőhelyeken csomós eloszlása egy 'fine-grained' viselkedést eredményez. A habitatszelekciónak tehát optimális stratégiai vannak, amelyek az evolúció során alakultak ki az adott populációk körülményeinek hatására (Rosenzweig, 1974).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁSOK

Köszönetet mondok Dr. Gallé Lászlónak munkám támogatásáért és tanácsaiért, Péntes Zsoltnak és Dr. Körmöczy Lászlónak a szoftverfejlesztésben nyújtott segítségéért.

Külön szeretnék köszönetet mondani Preiszner Johannának sokoldalú segítségéért és az ábrák rajzolásáért.

ÖSSZEFOGLALÁS

1. A vizsgált területről kimutatott 90 kaparódarázs-faj közül a *Miscophus helveticus* Kohl és a *Crossocerus acanthophorus* (Kohl) nőténye hazánk faunájára nézve új.
2. A kaparódarázközösség összetételében dominálnak az Orthoptera, Cicadinea és Araneidea predátorok, a palearktikus, az európai és a különböző mediterrán elterjedési típusú, illetve az eremophil öko-faunisztikai karakterű fajok.
3. A kaparódarázközösség élőhely-heterogenitás minősítése eltér a null modellként használt 'véletlen közösségtől':
 - a 'táplálkozó-kereső közösség' (különösen vonatkozik ez ezen belül a nőtényekre) csak kevésbé tekinti heterogénnek a vizsgált heteromorf területet,
 - a 'fészkelő közösség' (különösen vonatkozik ez ezen belül a hímekre) nagyon heterogénnek tekinti a vizsgált heteromorf területet.
4. A közösség heteromorfia érzékenysége, a vizsgált intervallumban, az élőhely heteromorfia-skálájától nem függ. A nőtények és a hímek élőhelyminősítése, az élőhely heteromorfia skálájának növelésével, egyre hasonlóbb.
5. Néhány folt-típus (pl a nagy növényborítású, nedvesebb mikroklímájú foltok) szeparált foltjai és összkiterjedése is túl kicsiny ahhoz, hogy ott stabil közösségek kialakulhassanak.
6. A viszonylag kis növénydiverzitású, kis borítású folt-típusokon élnek a nagyobb diverzitású kaparódarázközösségek.
7. A közösség válasza emberi perturbációkra:
 - diverzitáscsökkenés öntözésre, és öntözés-izolációra együtt,
 - diverzitásnövekedés a felső talajréteg eltávolítására.
8. Az állandó, de nem túl erős perturbációnak kitett homokutak fontos fészkelési, tájékozódási és mozgási útvonala a kaparódarázsoknak.
9. A *Bembecinus tridens* fészkei laza aggregációkba csoportosulnak. A fészkekbejáratok egymáshoz képest véletlenszerűen helyezkednek el.

IRODALOMJEGYZÉK

- Alcock, J. (1975): Territorial behaviour by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male sphecids. *Anim. Behav.* 31, 404-411.
- Alcock, J. Barrows, E. M., Gordh, G., Hubbard L. J., Kirkendall, L., Pyle, D. W. Ponder, T. L. és Zalom, F. G. (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. - *Zool. J. Linn. Soc.* 64, 293-326.
- Alexander, B. (1985): Predator-prey interactions between the digger wasp *Clypeadon laticinctus* and the harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis*. - *J. Nat. Hist.* 19, 1139-1154.
- Andrewartha, H. G. és Birch, L. C. (1954): The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Bajári, E. (1957): Kaparódarázs alkatúak I. - Sphecoidea I. - Akadémiai kiadó, Budapest
- Bakker, K. (1980): A place on the planet, some reflections on population ecology. - *Neth. J. Zool.* 30, 151-160.
- Balthasar, V. (1972): Grabwespen - Sphecoidea. - Academia, Praha.
- Benedek, P. (1970): A Bakony hegység kaparódarázs faunájának állatföldrajzi vizsgálata (Zoogeographical study of the Sphecid wasps of the Bakony mountain. In Hungarian with English summary). - *Veszprém m. Múz. Közl.* 14, 221-238.
- Berry, R. J. (1989): Ecology: where genes and geography meet. - *J. Anim. Ecol.* 58, 733-759.
- Bohart, R. M. and Menke, A. (1976): Sphecid wasps of the world: a generic revision. - Univ. of Calif. Press, Berkeley.
- Caswell, H. (1976): Community structure: a neutral model analysis. - *Ecol. Monogr.* 46, 327-354.

- Cherrett, J. M. (1989): Key concepts, the results of a survey of our members' opinions. - Ecological Concepts. Blackwell Sci. Publ.
- Chmurzynski, J. A. (1964): Studies on the stages of spatial orientation in female *Bembex rostrata* (Linne 1758) returning to their nests (Hymenoptera, Sphegidae). - Acta Biol. Exper. (Warsaw) 24, 103-132.
- Clark, P. J. és Evans, F. C. (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. - Ecology 5, 445-453.
- Clements, F. E. (1916): Plant succession. - Carnegie Inst. Publ. no 242, Washington.
- Csányi, V. (1988): Evolúciós rendszerek. - Gondolat.
- Danks, H. V. (1970): Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. - Trans. R. ent. Soc. Lond. 122, 323-399.
- Danks, H. V. (1971): Nest mortality factors in stem-nesting aculeate Hymenoptera. - J. Anim. Ecol. 40, 72-82.
- Evans, E. W. (1984): Fire as a natural disturbance to grasshopper assemblages of tallgrass prairie. - Oikos 43, 9-16.
- Evans, H. E. (1963): The evolution of prey carrying mechanisms in wasps. - Evolution 16, 468-483.
- Evans, H. E. (1966): The accessory burrows of digger wasps. - Science 152, 165-171.
- Evans, H. E. (1970): Ecological-behavioral studies of the wasps of Jackson Hole, Wyoming. - Bull. Mus. Comp. Zool. 140/7, 451-511.
- Evans, H. E. (1985): Wasp farm. Comstock Publ. Assoc., Ithaca and London.
- Evans, H. E., Kurczewski, F. E. és Allcock, J. (1980): Observations on the nesting behaviour of seven species of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae). - J. Nat. Hist. 14, 865-882.

- Ezcurra, E. (1987): A comparison of reciprocal averaging and non-centred Principal Component Analysis. *Vegetatio* 71, 41-47.
- Fabre, J. H. (1886): *Souvenirs entomologiques* III.
- Gallé, L., Györffy, Gy., Körmöczi, L., Szőnyi, G. és Harmath, B. (1985): Különböző közösségtípusok élőhely-heterogenitás indikációja homokpusztai gyepen. *OKTH évkönyv*.
- Gauch, H. G. (1982): *Multivariate analyses in community ecology*. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Goodal, D. W. és Johnson, R. W. (1987): Maximum likelihood ordination - some improvements and further test. *Vegetatio* 73, 3-12.
- Giavelli, G., Rossi, O. és Sartore, F. (1986): Comparative evaluation of four species diversity indices related to two specific ecological situations. *Field Studies* 6, 429-438.
- Greig-Smith, P. (1952): The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot. N. S.* 16, 293-316.
- Greig-Smith, P. (1957): *Quantitative Plant Ecology*. Butterworth, London.
- Gwynne, D. T. (1980): Female defense polygyny in the bumblebee wolf *Philanthus bicinctus* (Hymenoptera: Sphecidae). - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, 213-225.
- Györffy, Gy. és Karsai, I. (1989): A mikrohabitatváltás mértékének új, többváltozós analízissel történő becslése: a mikrohabitatváltás lehetséges okai növényevő rovarpopulációkon. *MTA SZAB beszámoló*, 140.
- Haeseler, V. (1972): Anthropogene Biotop (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgarten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. - *Zool. Jb. Syst. Bd.* 99, 133-212.
- Hamilton, W. D. (1971): Geometry for the selfish herd. - *J. Theor. Biol.* 31, 295-311.

- Hanski, I. (1977): A re-examination of a debate on methods of ecological classification in Finland in the 1940s. - Ann. Ent. Fenn. 43, 7-21.
- Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. - Science 131, 1292-1297.
- Hastings, A. (1978): Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems: predator mediated coexistence. - Theor. Popul. Biol. 14, 380-395.
- Hertz, P. (1909): Über den gegenseitigen durchschnittlichen Abstand von Punkten, die mit bekannter mittlerer Dichte im Raume angeordnet sind. - Math. Ann. 67, 387-398.
- Hook, A. W. (1987): nesting behaviour of Texas Cerceris digger wasps with emphasis on the nest reutilization and nest sharing (Hymenoptera: Sphecidae). - Sociobiology 13, 93-118.
- Hornung, E., Gallé L., Györfy, Gy., Kerekes J., Körmöczi L., Szönyi G. és Karsai, I. (1988): Különböző közösségek heteromorfia érzékenysége homokpusztai gyepen. I. Magyar Ökológus Kongresszus, kivonatok, 75.
- Huhta, V. (1979): Evaluation of different similarity indices as measures of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting. - Oecologia 41, 11-23.
- Hulley, P. E., Walter, G. H. és Craig, J. F. K. (1988): Interspecific competition and community structure II. - Rivista di Biologia Biol. For. 81, 263-285.
- Iwata, K. (1976): Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. - Amerind. Publ. Co. Pvt. Ltd., New Delhi.
- Jacob-Remacle, A. (1986): Mortalité de quelques Hyménoptères Aculéates nidifiant dans des nichoirs-pièges. - Bull. Annls Soc. r. belge Ent. 122, 107-118.
- Józán, Zs. (1985): Dél-Dunántúl kaparódarázs (Hymenoptera, Sphecoidea) faunájának alapvetése (Funda-

- mental faunistic data on Sphecoid wasps of South-Transdanubia, Hungary. In hungarian with English summary). - Janus Pannonius Múzeum Évkönyve, Pécs.
- Józán, ZS. (1986): The Scolioidea and Specoidea fauna of the Kiskunság National Park. In: The fauna of the Kiskunság National Park (ed.:Mahunka, S.). Akadémiai kiadó, Budapest, 365-381.
- Karsai, I. (1988): Ecofaunistical investigation of shecoid fauna on a sandy grassland. - Acta Biol. Szeged. 34, 97-106.
- Karsai, I. (1988): Egy Sphecoidea populáció fészkeinek términtázat analízise homokpusztai gyepen. - I. Magyar Ökológus Kongresszus, összefoglaló, 89.
- Karsai, I. (1989): Factors affecting diurnal activities of solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae and Pompilidae). - Ent. Gener. 14, 223-232.
- Kempton, R. A. és Wedderburn, R. W. H. (1978): A comparison of three measures of species diversity. - Biometrics 34.
- Körmöczi, L., Bodrogyózy, Gy. and Horváth, I. (1981): Investigation of biological production and bioclimate of sandy grasslands in Bugac (Great Hungarian Plain between Danube and Tisza). - Acta Biol. Szeged. 27, 55-69.
- Krombein, K. V. (1967): Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. - Smithsonian Press, Washington.
- Krombein, K. V. (1970): Behavioral and life-history notes on three floridian solitary wasps. - Smithsonian Contributions to Zoology 46, 1-26.
- Levins, R. (1962): Theory of fitness in a heterogenous environment I. The fitness set an adaptive function. - Am. Nat. 96, 361-373.
- Loeschke, V. (1987): Niche structure and evolution in ecosystems. - Ecological Studies 61, 319-332.

- Lomholdt, O. (1975): The Sphecidae of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica 4/1-2 Scandinavian Science Press LTD., Klampenborg.
- Lövei, G. L. és Samu, F. (1987): Estimation of the number of carabid species occurring on a wet meadow. - Acta Phytopath. Entom. Hung. 22, 399-402.
- MacArthur, R. H. (1972): Geographical ecology. Harper and Row, New York.
- MacArthur, R. H. és Levins, R. (1964): Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 51, 1207-1210.
- McIntosh, R. P. (1967): An index diversity and the relation of certain concepts to diversity. - Ecology 48, 392-404.
- Merrett, P. and Snazell, R. (1983): A comparison of pitfall trapping and vacuum sampling for accessing spider faunas on heathland at Ashdown Forest, south-east England. - Bull. Br. Arachnol. Soc. 6/1, 1-13.
- Michener, C. D., Lang, R. B., Bigarella, J. és Salamuni, R. (1958): Factors influencing the distribution of bees' nest in earth banks. - Ecology 39, 207-217.
- Móczár, L. (1948): Die Seehöhe und die ökologischen Gesichtspunkte in der Bezeichnung zoogeographischer Gebietseinheiten. - Fragm. Faun. Hung. 11: 85-89.
- Móczár, L. (1959): Kaparódarázs alkatúak II. - Specioidea II. - Akadémiai kiadó, Budapest.
- Morris, M. G. (1979): Grassland management and invertebrate animals - a selective review. Scent. Proc. Royal Dublin Soc., Series A, 6, 129-139.
- Olberg, G. (1959): Das Verhalten der Solitären Wespen Mitteleuropas. - Veb Deutcher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- O'Neill, K. M. (1983): Territoriality, body size, and spacing in males of the beewolf *Philanthus basilaris* (Hymenop-

- tera: Sphecidae). - Behaviour 56, 295-321.
- O'Neill, K. M. and Evans, H. E. (1982): Patterns of prey use in four sympatric species of *Philanthus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of prey selection in the genus. - J. Nat. Hist. 16, 791-801.
- O'Neill, K. M. és O'Neill, R. P. ((1988): Thermal stress and microhabitat selection in territorial males of the digger wasp *Philanthus psuche* (Hymenoptera: Sphecidae). - J. Therm. Biol. 13, 15-20.
- Peet, R. K. (1974): The measurement of species diversity. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 5.
- Pilou, E. C. (1969): An introduction to mathematical Ecology. - Wiley, New York.
- Podani, J. (1980): Syn-Tax: Számítógépes programcsomag ökológiai, cönológiai és taxonómiai osztályozások végrehajtására. - Abstracta Botanica, 6.
- Podani, J. (1988): Syn-Tax III. - Abstracta Botanica suppl. 1.
- Pulawski, W. (1971): Les Tachysphex de la région paléarctique occidentale et centrale. - Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Wroclaw.
- Rosenzweig, M. L. (1974): On the evolution of habitat selection. Proc. 1st Int. Congr. of Ecology, 401-404.
- Rushton, S. P. (1988): The effects of scrub management regimes on the spider fauna of chalk grassland, Castor Hanglands National Nature Reserve, cambridgeshire UK. - Biological conservation 46, 169-182.
- Simberloff, D. S. (1970): Taxonomic diversity of island biotas. - Evolution 24, 23-47.
- Skibinska, E. (1986): Structure of Sphecidae (Hymenoptera) communities in urban green areas of Warsaw. - Mem. Zool. 41, 141-202.
- Soó, R. (1964): A magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve I. (Handbook of taxo-

- nomical and phytogeographical of a Hungarian flora and vegetation -I.-In Hungarian). - Akadémiai kiadó, Budapest
- Stearns S. C. (1982): The emergence of evolutionary and community ecology as experimental sciences. - *Perspectives in Biology and Medicine* 25, 621-648.
- Strong Jr., D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. és Thistle, A. B. (1984): Ecological communities conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Southwood, T. R. E. (1978): Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, London.
- Szőnyi, G. and Kincsek, I. (1986): Indication of spatial heteromorphy and community structure of Acridoida-communities in a sandy grassland. - *Acta Biol. Szeged.* 32, 141-156.
- Taylor, L. R., Kempton, R. A. és Woiwod, I. P. (1976): Diversity statistics and the log-series model. - *J. Anim. Ecol.* 45.
- Thompson, H. R. (1958): The statistical study of plant distribution patterns using a grid of quadrats. - *Aust. J. Bot.* 6, 322-342.
- Tinbergen, N. (1951): The study of instinct. - Oxford Univ. Press London.
- Toft, C. A. (1987): Population structure and survival in a solitary wasp (*Microbembex cubana*: Hymenoptera, Sphecidae, Nyssoninae) *Oecologia* 73, 338-350.
- Tokeshi, M. (1986): Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. - *J. Anim. Ecol.* 55, 491-506.
- Tsuneki, K. (1969): Gleanings on the bionomics of the East-Asiatic non-social wasps (Hymenoptera) IV. Some species of Bembicini, Stizini, Goritini, Mellinini and Alissonini. - *Etizenia* 41, 1-19.

- Warren, S. D., Scifres, C. J. és Teel, P. D. (1987): Response of grassland arthropods to burning: a review. *Agric. Ecosyst. and Environ.* 19, 105-130.
- Wcislo, W. T., Low, B. S. and Karr, C. J. (1985): Parasite pressure and repeated burrow use by different individuals of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). - *Sociobiology* 11/2, 115-125.
- Westrich, P. G. (1979): Faunistik und Ökologie der Hymenoptera Aculeata des Tübinger Gebiets, vor allem des Spitzbergs, unter besonderer Berücksichtigung der in Holz und Pflanzenstengeln nistenden arten. - Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften.
- Whittaker, R. H. és Woodwell, G. M. (1969): Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. - *J. Ecol.* 57, 155-174.
- Wicken, J. S. (1978): Information transformation in molecular evolution. - *J. Theor Biol.* 72, 191-204.
- Wiens, J. A. (1976): Population responses to patchy environments. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 81-120.
- Wiens, J. A. (1989): Spatial scaling in ecology. - *Funct. Ecol.* 3, 385-397.