

Predátor jelenlétének hatása a csíkos gabonakabóca táplálkozási sikerességére

Készítette: Pertics Botond Zsombor

Biológia BSc III.

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar

Ökológiai Tanszék

Témavezető: Beleznai Orsolya

tudományos segédmunkatárs

MTA-ATK NÖVI

Társtémavezető: Dr. Samu Ferenc

tudományos tanácsadó

MTA-ATK NÖVI

Konzulens: Dr. Kis János

tudományos munkatárs

SZIE-ÁOTK Biológia Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest

2015. január 7.

Tartalomjegyzék

Összefoglalás	3
Summary	4
1. Szakirodalmi áttekintés	5
1.1. Préda-predátor kapcsolatok	5
1.1.1. Nem letális predátor hatás	5
1.1.2. Predátor-vektor-kórokozó kaszkád hatások	6
1.2. A szípókás rovarok táplálkozása.....	6
1.2.1. A tápnövény keresés és elfogadás folyamata	7
1.2.2. A penetráció és a táplálkozás	8
1.2.3. Nyálak	9
1.3. A növényi vírusok terjesztéséről.....	10
1.3.1. Vírusok csoportosítása	10
1.3.2. Vírus és vektor kapcsolata.....	11
1.4. A vizsgált kabóca-vírus modell rendszer	12
1.4.1. A <i>Psammotettix alienus</i> általános jellemzői, előfordulása, életsiklusa ...	12
1.4.2. A búzatörpülés vírus.....	13
1.4.3. A <i>Tibellus oblongus</i> faj általános jellemzői.....	14
2. Zavaró hatás hipotézis	16
3. Anyag és módszer	17
3.1. Kísérleti állatok.....	17
3.1.1. Gyűjtés és nevelés	17
3.2. Kísérlet.....	19
3.2.1. Eszközök	19
3.2.2. Módszer	20
4. Eredmények.....	23
5. Diskusszió.....	26
Köszönetnyilvánítás.....	29
Irodalomjegyzék	30

Összefoglalás

A TDK-dolgozatom keretében a *Psammotettix alienus*, egy gabonakártevő, vírusvektor kabócafaj, és a *Tibellus oblongus*, egy gabonatáblákban, gyepszegélyeken és füves réteken élő pókfaj közötti interakciót tanulmányoztam. A kabócáknak tápanyagaik felvétele érdekében a növényi szállítóedényekből, elsősorban a floémből kell szívogatniuk. A floém eléréséhez a szájszervüket (szipóka) be kell szúrnuk a növényi szövetek közé, ezt nevezzük penetrációnak. A penetráció során a kabóca egy ún. nyálhüvelyt választ ki, amely permanensen a növényi szövetbe ékelődik. A nyálhüvelyek megléte a növényi szövetekben egyértelműen jelzi a penetrációt – ezen belül a táplálkozást. A floémből történő szívás közben az állat menekülési esélye csökken, így a kabóca a predátor jelenlétében történő táplálkozással kockázatot vállal. Hipotézisünk szerint egy ragadozó jelenléte csökkenti a penetrációk, illetve a floémből történő szívások gyakoriságát. Ez eredményezheti a felvett tápanyag csökkenését, annak fitness konzekvenciáival, de befolyásolhatja a kabócák vírusterjesztésének mértékét is. Laboratóriumi kísérletsorozatok során vizsgáltam meg, hogyan változik a nyálhüvelyek száma pókok jelenléte által zavart kabócák esetében. Az egyes kísérleteket kétkamrájú mikroizolátorban végeztem el, melyben a pók egy elválasztó háló miatt nem férhetett hozzá a kabócához, azonban az állatok érzékelték egymás jelenlétét. A megfigyeléseket 24 órán keresztül folytattam. Az eredmények megmutatták, hogy ragadozó jelenlétében a kabócák szignifikánsan kevesebbszer táplálkoztak, mint a pók nélküli kontroll állatok. Így az olyan generalista ragadozók, mint például a *T. oblongus* pókok, nem csupán a direkt ragadozásukkal, hanem a jelenlétük zavaró hatásával is csökkenthetik a kabócák táplálkozási sikerességét, fitnessét, és befolyásolhatják vírusvektor szerepüket.

Summary

Effects of predator presence on leafhoppers' feeding success

In my TDK-research I studied non-consumptive interactions between the virus vector leafhopper *Psammotettix alienus* which is a dominant sap feeding pest in cereal fields, and the hunting spider *Tibellus oblongus* which is a dominant predator of arable fields, grassy field margins and meadows. In order to acquire nutrients, leafhoppers need to penetrate plant tissues with their mouthparts (stylet) and feed from phloem sap. To reach the phloem, leafhoppers need to pierce their stylet into the plant tissues. This process is called penetration. During penetrations, leafhoppers produce a so-called salivary sheath that helps penetrating plant tissues and which permanently remains there. The presence of the salivary sheaths clearly indicates penetration and feeding. During phloem ingestion, escaping capabilities of the leafhopper are reduced, thus feeding in the presence of a predator is a risk prone behaviour. This is likely to result in reduced nutrient uptake with its fitness consequences, and may also influence virus transmission by the vector. I conducted laboratory experiments to show the effect of predator presence on the feeding behaviour of leafhoppers, quantified by the number of salivary sheaths. Trials were made in divided micro isolators, where a dividing mesh prevented actual predation by spiders, but made possible sensing the presence of each other. Each observation was run for 24 hours. Results show that those leafhoppers which were under predator stress left fewer salivary sheaths than control animals. Thus generalist predators, like *T. oblongus*, contribute to biological control not only by direct predation effect, but also by their non-consumptive stress effect that decreases pest feeding success and potentially affects its virus vector potential.

1. Szakirodalmi áttekintés

1.1. Préda-predátor kapcsolatok

A fitofág állatok nagy része a táplálékfelvétel során fokozottabb predációs kockázatnak van kitéve, hiszen a táplálkozás folyamata figyelmet és energiát igényel. Ha érzékelik egy természetes ellenség fenyegetését, az ellenséggel szembeni magatartásuk előnybe kerül, a táplálékfelvétel csökken. Az éberség mértékét, vagyis hogy az állat a táplálkozás alatt mennyi figyelmet fordít a predátor detektálására, befolyásolja a potenciális ragadozók jelenléte, lehetséges búvóhely közelsége, a környezet heterogenitása, csoportban élő állatoknál pedig a csoportméret is meghatározó lehet (Lima, 1987; Fievet et al., 2008).

Ha egy predátor megtámadja, és elfogyasztja a prédáját, akkor ezzel közvetlenül hat a zsákmánypopuláció nagyságára, letális hatásról beszélhetünk. Ebben az esetben a préda abundancia csökkenése visszahat a predátor populációra, és az elfogyasztott préda mennyisége a predátor utódszámának növekedésében mutatkozik meg. A letális hatás mértékében a ragadozó támadási rátája és a zsákmány-utódszám konverzió hatékonysága is szerepet játszik (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Murdoch et al., 2003).

1.1.1. Nem letális predátor hatás

A préda-predátor kapcsolatok esetében nem letális kölcsönhatásról akkor beszélhetünk, ha a predátor nem fogyasztja el a zsákmányt, de fenyegetése a prédaállatból védekező, a ragadozót elkerülő viselkedést vált ki, megváltoztatva mozgásmintázatát vagy táplálkozási stratégiáját. Egy kísérletben kimutatták, hogy a közvetett, nem feltétlenül letális hatások akár erősebbek is lehetnek a prédapopulációra nézve, mint maga a predáció (Preisser et al., 2005).

Ha a védekező és predátor-elkerülő stratégiák élettanilag költségesek a préda számára, például ha a préda kevesebb időt tud a táplálék felkutatására és elfogyasztására szánni, akkor a ragadozó akár a jelenlétével is hatással lehet a prédaállat életciklusára, növekedésére, fejlődésére, túlélésére, csökkenthetik abundanciáját, fekunditását, a préda szaporodási törekvését (Danner & Joern, 2003; Preisser & Bolnick, 2008). A sikertelen vadászatok a préda sérülését vagy pusztulását is okozhatják. Ebben az esetben a mortalitás a predátornak tudható

be, azonban a préda pusztulása nem járul hozzá a predátor utódproduktivitásához (Finke, 2012).

1.1.2. Predátor-vektor-kórokozó kaszkád hatások

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

A természetes ellenség által generált hatások változása a kórokozó transzmissziós rátájára nézve ellentmondásos lehet, és erősen függ mind a predátor jellegétől, viselkedésétől, taktikájától, mind a vektorállat válaszreakciójától. Ha a ragadozó megjelenése menekülő mintázatot vált ki, úgy a vektormozgás növekszik, a potenciális vektor-gazdanövény kapcsolatok száma sokszorozódik. Ha a vektor nem menekülő, hanem rejtőzködő magatartással válaszol, abban az esetben a helyzet- és helyváltoztatások száma redukálódik, kevesebb esély lesz az új növényekkel való kapcsolatfelvételre. Ha a kórokozó felvételéhez és leadásához a vektornak muszáj hosszabb ideig táplálkoznia (pl. úgynevezett cirkulatív vírusok esetében), a védekezési magatartás, a táplálkozás megszakítása fokozottan gátolhatja a kórokozó terjesztését (Finke, 2012).

1.2. A szípókás rovarok táplálkozása

A félfedelesszárnyúak (Hemiptera) rendjének közös jellemzője a szűrő-szívó szájszerv (szípóka). Ugyan a rendben akadnak ragadozó életmódú fajok (pl. rablópoloskafélék – Reduviidae családban), döntő többségükben növényevők (pl. Auchenorrhyncha – szíkábcák). A növényi nedveket szívogató fajok táplálkozása specializált, ahhoz, hogy megfelelő tápanyagokhoz jussanak, a szípókájukat a növényi szövetek közé szúrják – ezt a folyamatot nevezzük penetrációnak. A penetráció során nem csak felvehetnek, de le is

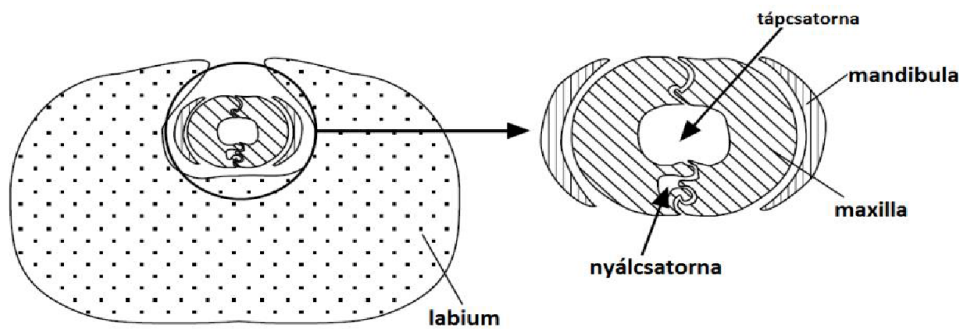
adhatnak különböző anyagokat. A fitofág szipókás rovarfajok sok esetben növényi kórokozókat terjeszthetnek, a növényi-vírus vektor rovarok 90%-a ebbe a rendbe tartozik (Fereres & Moreno, 2009), így sok faj, főleg a kabócák és levéltetvek körében vektor tulajdonsága miatt is kártevőnek minősül.

1.2.1. A tápnövény keresés és elfogadás folyamata

A vizuális és olfaktórikus ingerek a rovaroknál nagy szerepet játszanak a tápnövény megtalálásában. Egy kísérlet megmutatta, hogy a *Scaphoideus titanus*, az 1950-es évek végén Amerikából behurcolt (Bonfils & Schvester, 1960) szőlőkártevő kabócafaj juvenilis egyedei érzékelték és reagáltak a gazdanövényük által kibocsájtott illatanyagokra (Mazzoni et al., 2009).

A növényi felszín elérése után, a növény felismerésében a tapintási és szaglási ingerek a kulcsfontosságúak (Fereres et al., 2009; Backus, 1988). A kabócák a tápnövény felderítését az antennákon és a labiumon található receptoraik segítségével végzik el. Az antennák a kabócák esetében rövidek, azok nem érintik a növényt, csupán szagingerek felvételére képesek, és inkább a távolabbról érkező, levegőben terjedő kémiai anyagokat érzékelik. A kabócák esetében a labiumon mind kemo-, mind mechanoreceptorok találhatók, melyek fontos szerepet játszanak a levélfelület tapogatása közben. A labium receptorainak száma és változatossága a színkabócák között igen nagyfokú, méltán nevezhetjük a tápnövény-felismerés és feltérképezés legjelentősebb érzékszervének (Backus, 1988).

A kabócák és levéltetvek szűrő-szívó szájszervének csőszerű nyúlványait szűrősertének nevezzük. A két maxilláris serte összekapcsolódik, az összefekvő felület két barázdájából két hosszirányú csatorna – a táp- és nyálcatorna formálódik (1.ábra). A két csatorna egy rövid, egybenyílt szakaszt leszámítva, a szűrőserték csúcsáig külön halad. A mandibuláris serték a mechanikai aktivitásban játszanak szerepet, és egymástól függetlenül mozognak a maxilláris serték körül, ezzel segítve a szájszerv penetrációját a növényi szövetekbe (Fereres & Moreno, 2009; Backus, 1988).



1. ábra. A kabócák és levéltetvek jellegzetes szűrő-szívó szájszervének keresztmetszete. A bal oldali képen a labium, a jobb oldali képen a szűrősertéköteg keresztmetszete kinagyítva látható. A maxilláris serték összekapcsolódnak, kialakítva a táp- és a nyálcsatornát. A mandibuláris serték ezen kívül helyezkednek el, és külön-külön mozognak. Forrás: Chapman: The Insects – Structure and Function (2013).

A szipókában hosszirányban kettős beidegzésű érzékszőrök találhatók. Ezek az érzékszőrök proprioreceptorok, legfontosabb funkciójuk, hogy az állat érzékelje a szűrőserték helyzetét, ezáltal meghatározhassa azok haladási irányát a növényben (Backus, 1988). Mivel a szűrősertékben kizárólag ilyen proprioreceptorok vannak, így az állat a szájszerv disztális végén nem képes kémiai ingereket érzékelni (Dixon, 1988). A szájszerv specializációja során az ízérzékelésért felelős kontakt kemoreceptorok a szájszerv felszínéről a garatba kerültek. Így a rovar sok esetben kénytelen a szájszervvel a növénybe hatolni és növényi nedvet úgy felszívni, hogy annak összetételéről már csak a tápcsatornába jutása után szerez információt. Számos példa ismert – elsősorban levéltetvekről, melyek említik, hogy milyen alacsony hatékonyságú ezeknek az állatoknak a tápnövény felismerése – sok esetben nem tápnövényen történő szívogatást is megfigyeltek (Dixon 1998; Powell & Hardie, 2001). A rágó szájszervű rovarokkal összevetve, ez az egyik legfontosabb eltérés a táplálkozást befolyásoló érzékszervek elhelyezkedésében (Chapman, 2013).

1.2.2. A penetráció és a táplálkozás

A penetrációnak két alapvető módja ismert. Az egyik az ún. „roncsolva szívás”, mely során az állat a szipókával szétroncsolja a növényi sejteket, majd visszaszívja a tartalmukat. A másik a nyálhüvellyel történő penetráció (Backus, 1988). A nyálhüvellyel történő penetráció

egy hosszú evolúciós utat bejárt adaptáció. Során az állat egy gél jellegű nyálat szekretál a növényi epidermisz felszínén, majd ennek segítségével szétfeszíti az epidermisz sejteket anélkül, hogy megsértené azokat. Ezután a szűrősertéket a mélyebb szöveti rétegek felé vezeti, közben folyamatosan szekretálva a gél jellegű nyálat, mely szilárd hüvelyt alkotva támasztja a szűrősertéket (Tjallingi & Esch, 1993).

A nyálhüvelyt képző állatok döntő többsége a szállítóedényekből táplálkozik, így penetrációjuk célja a szállítóedények megtalálása. A penetrációs magatartásra jellemző, hogy a növényre érkezés utáni kezdeti szakaszban számos, rövid ideig tartó próbászívást végeznek, melyek általában az epidermisz és a mezofillum szintjéig hatolnak a növényi szövetbe. A növény alkalmassága esetén aztán áttérnek a hosszabb ideig tartó szívásra („felfedező-penetráció”), melyek során mozdulatlanok maradnak, és egészen a szállítóedényekig vezetik a szájszervet (Backus, 1988). Ezek a szívások a néhány perctől akár óráig is tarthatnak.

A szűrősertékben a helyzetérzékelő dendritek miatti „vakon” keresés következtében a szállítóedények megtalálása nem mindig sikeres: hosszú időt vehet igénybe, és jelentős energiabefektetéssel járhat (Hewer, et al., 2011). A keresésbe fektetett energia megtérül, ha az állat a szállítóedényekből táplálkozni kezd.

A felfedező penetráció vége a szállítóedények elérése, mely egyben a táplálkozás kezdete. Ekkor a gél jellegű nyál termelése leáll, ugyanakkor – feltehetőleg az aktív szívást támogatandó – a fogazott szűrőserték kissé szétnyílnak, rögzítik az állatot a növényen, jelentősen csökkentve ezzel a menekülés esélyét, pl. egy ragadozó megjelenésekor (Backus, 1988; Zhang et al., 2012). A szállítóedényekből történő aktív szívás akár több mint egy napig is eltarthat.

A penetráció befejezésekor a szájszervet az állat visszahúzza a növényből, majd a nyálhüvelyt lezárja egy adag gél jellegű nyállal. Ennek oka feltehetőleg, hogy tovább csökkentse a növényi védekezési reakciók kialakulásának az esélyét. A nyálhüvely tehát a növényben marad, megfelelő eljárásokkal festhető és vizsgálható.

1.2.3. Nyálak

A szipókás rovaroknak kétféle nyáltermelő mirigycsoportja van, a fő- és melléknyálmirigyek, melyek funkciója különböző. Míg a főmirigyek nagy szerepet játszanak a táplálkozásban és a patogének transzmissziójában, addig a mellékmirigyek a termelt nyálfolyadék ozmoregulációs szerepéért felelősek (Zhang et al., 2012).

A szipókások két, eltérő funkciójú és viszkozitású nyálat termelnek. A már említett gél jellegű nyál, egy gyorsan szilárduló, lipoprotein jellegű nyálka, mely a szúrósérték mozgása során szekretálódik (Hewer et al., 2011). Ez képez hüvelyborítást a szúróserte-köteg körül a penetráció során; az így kialakult anyagot nevezzük nyálhüvelynek.

A másik típusú, ún. vizes nyál egy hígabb folyadék, mely jellemzően a szállítóedényekből történő táplálkozást megelőzően és közben termelődik. Több funkcióval rendelkezik: részben emésztőenzimeket, másrészt olyan enzimeket és vegyületeket tartalmaz, melyek gátolják a növényi védekező reakciókat. Ezek az enzimek akadályozzák meg a növényi nedv összecsomósodását a szájszervben, emiatt szükséges ennek a nyálnak a táplálkozás során folyamatosan termelődnie (Tjallingi, 2006).

1.3. A növényi vírusok terjesztéséről

A növényi vírusoknak élő és életképes sejtekbe kell kerülniük a replikációhoz, így jellemzően a nyálhüvelyt termelő fajok (levéltetvek, mezeikabócák) a vírusvektorok, melyek a növényi szöveteket sokkal kevésbé károsítják – szemben a roncsolva szívó kabócákkal és poloskákkal (Fereres & Moreno, 2009).

1.3.1. Vírusok csoportosítása

A rovarok által terjesztett vírusokat többféle szempont szerint lehet csoportosítani. Fereres és Moreno (2009) leírják ezeket a szempontokat. Egyik csoportosítási lehetőség, hogy az állat mennyi ideig képes a vírust a szervezetében tárolni. Eszerint vannak non-perzisztens vírusok, melyek a felvétel után percekkel vagy néhány órával később eltűnnek az állatból, szemiperzisztensek, melyek több óra múlva távoznak, és perzisztensek, melyek napokig, vagy akár a teljes életidőn át az állatban maradnak. Egy másik csoportosítás is lehetséges aszerint, hogy a vírus az állat szervezetén belül hol tárolódik két táplálkozás között. A szúrósértén hordozott („stylet-borne”) vírusok a szúróserte csúcsán, az előbélben hordozott („foregut-borne”) vírusok az előbélben maradnak, míg a „cuticula-borne” elnevezéssel Fereres és Moreno szerint a szakirodalomban ezen előbbi két típust illetik átfogó néven, tekintve, hogy a vírus mindkét esetben a táplálkozó apparátus kutikuláris részén tapad meg. A non-perzisztens vírusok általában szúrósértén, a szemperzisztensek pedig előbélben hordozottak.

Fontos itt megjegyezni, hogy az előbb leírt, szúrósértén, ill. előbélben hordozott vírusokat összefoglalóan noncirkulatív vírusoknak is nevezik, megkülönböztetve a cirkulatív vírusoktól, melyekre jellemző, hogy a vedléskor sem tűnnek el az állat szervezetéből, hanem a felvétel után a tápcsatornából az állat hemolimfájába, majd a nyálmirigyeibe kerülnek. Itt akkumulálódnak, majd a nyál termelésével párhuzamosan vezetnek újabb fertőzéshez. Tehát a cirkulatív vírusok nem pusztán megtapadnak a rovar szájszervében, bélcsatornájában, hanem bejutnak a keringésbe is.

A növényi vírusokat aszerint is feloszthatjuk, hogy szaporodnak-e a vektorállatban. A non-propagatív vírusok nem, míg a propagatívak replikálódnak a vektor szervezetében.

1.3.2. Vírus és vektor kapcsolata

A vektorok viselkedése, illetve annak változása nagy hatással lehet a hordozott vírus terjedésére. A vírusok terjedését alapvetően két folyamat határozza meg: a vektor vírusfelvétele egy gazdából, illetve vírusleadása egy új, esetleg még nem fertőzött gazdán. A szúrósértén hordozott („stylet-borne”) vírusok felvételének és leadásának a sokszori, rövid ideig tartó táplálékfelvétel kedvez, hiszen a szúróserte végéről a saját kapszid- vagy helper-fehérjék segítségével odatapadt vírus (Blanc et al., 2011) könnyedén leválik, és a növénybe kerül, akár egyetlen rövid szúrás alkalmával.

Ezzel szemben a cirkulatív vírusoknak hosszú szívási folyamatra van szükségük a sikeres transzmisszióhoz, mert ezek jellemzően floémhez kötött kórokozók – ez azt jelenti, hogy a sikeres fertőzéshez a floémbe kell jutniuk, valamint a vektor faj is innen veszi fel őket. Tehát, a cirkulatív vírusok terjedéséhez, a „stylet-borne” vírusokhoz képest jóval hosszabb idejű és mélyebb, a szállítóedényeket elérő és tényleges táplálkozással végződő penetrációkra van szükség. Jellemzően a tényleges táplálkozást megelőző, a szállítóedényekbe történő vizes nyál termelése biztosítja ezen vírusok átvitelét (Stafford et. al., 2009).

A növényi vírusok transzmissziója és terjedése a vektor-tápnövény kapcsolattól függ, amit a vírus módosítani képes, hogy adaptív előnyhöz jusson. A vírusok képesek változást előidézni a növény védekezőrendszerében, tápanyagfelvételi lehetőségeiben, illatanyag-kibocsátásában, ezzel megváltoztathatják a vektorállataik táplálékpreferenciáját: a vírus számára a leghasznosabb, ha a vektorállat preferenciája a vírus gazdanövényeire szűkül le. A növények fiziológiai változásai kihatnak az attraktivitásukra a táplálékkereső szípókás rovarokkal szemben (Ferreira & Moreno, 2009; Carmo-Sousa et al., 2014).

1.4. A vizsgált kabóca-vírus modell rendszer

1.4.1. A *Psammotettix alienus* általános jellemzői, előfordulása, életciklusa

A csíkos gabonakabóca, *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851) (Auchenorrhyncha: Cicadellidae) a gabonafélék egyik leggyakoribb kártevője (2.ábra). A csíkos gabonakabóca floémszívó, 1-es típusú oligofág: tápnövényköre a pázsitfűfélék (Poaceae) családjába tartozik (Nickel & Remane, 2002; Biedermann & Niedringhaus, 2004). Az imágók a zavart élőhelyeket preferálják, így például a parlagon hagyott földeket, frissen vetett gabonaterületeket, illetve a gyéribben, lazábban ültetett foltokat a gabonában. A kifejlett állapotban 5-7 mm hosszú állat jelentős kártétele elsősorban nem a nyálhüvellyel történő penetráció következtében a növényeken keletkezett sérüléseknek köszönhető, hanem a kabóca vírusterjesztő képességének. A *P. alienus* a búza törpülés vírus (Wheat Dwarf Virus, WDV) egyetlen vektoraként ismert (Vacke, 1962).



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

Észak-Európában évente két generációja figyelhető meg (Schiemenz, 1969). A juvenilisok tavasszal kelnek ki, és öt fejlődési stádiumon mennek keresztül kora nyárig, amikor is eléri a kifejlett állapotot (Giustina et al., 1991; Guglielmino & Virla, 1997). A második generáció imágói késő nyáron jelennek meg, és késő őszig megfigyelhetőek, de aktivitásuk a hőmérséklet csökkenésével mérséklődik.

Az állat tojás alakban telél át. Ősszel a nőtények a tojásaikat frissen kelt téli árpára és

más növényekre rakják áttelelni. A napok egyre rövidülő hossza a dormanciát segíti, a tojások kikelését pedig késlelteti. Az év végén rakott tojások csak a következő évben, tavasszal kelnek ki. Az embrionális és posztembrionális fejlődést sok környezeti tényező, főként a hőmérséklet jelentős mértékben befolyásolja (Manurung et al., 2005). Aratáskor, illetve a gabona száradásakor a kabócáknak alternatív gazdanövényeket kell keresniük, ekkor tömegesen vándorolnak a gabonátáblákat övező gyepszegélyekre is (Samu et al., 2013).

1.4.2. A búzatörpülés vírus

A WDV egy perzisztens, cirkulatív, non-propagatív, gabonafertőző vírus. A vektor fertőzőképessége tehát nem vész el a vedlés következtében, ugyanakkor a vírus nem szaporodik az állatban, a lerakott tojásokba sem kerül át. A vírus jellegzetes tünetei közé tartozik a levelek sárgulása, csíkosodása a növény növekedésének redukálódása, de gyakran a kalászosodás elmaradása is, így a vírus nagy termés kiesést is okozhat. Vacke (1962) szerint a növények érzékenyebbek a fertőződésre az egyleveles stádiumban, mint idősebb korokban. A növények a szárhosszabbodáskor válnak ellenállóvá (Lindblad & Sigvald, 2004). A betegséget az utóbbi évtizedekben Európa több országában egyre több helyen mutatták ki (Lindblad & Waern, 2002).

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

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

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

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

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

1.4.3. A *Tibellus oblongus* faj általános jellemzői



3. ábra. A *Tibellus oblongus* pókfaj juvenilis példánya. Fotó: dipodovie.net/Arachnides/Philodromidae/Tibellus/

A *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802) (Araneae: Philodromidae) potenciálisan természetes ragadozója lehet a kabócáknak, mert térben és időben is találkoznak (Samu et al., 2013). A *T. oblongus* a *P. alienus* kabócafajhoz hasonlóan mezőgazdasági területeken gyakori, Magyarország agrárterületeinek 10 legjelentősebb agrobiont faja közé sorolják (Buchar és

Růžička, 2002; Samu és Szinetár, 2002). A Philodromidae családba tartozó fajok nem szőnek hálót, és többnyire a földfelszín felett, fűszálakon, lombozaton vadásznak (3. ábra) (Nentwig et al., 2013).

Samu és munkatársai (2013) leírták, hogy a *T.oblongus* négy megvizsgált élőhelytípus közül a táblaszegélyeken mutatja a legnagyobb mértékű dominanciát. A pókok nem csak mezohabitat, hanem mikrohabitat szintjén is találkoznak a kabócákkal, hiszen Samu és mtsai.(2013) eredményei megmutatták, hogy a pókok a lágyszárú vegetációt preferálják a talajjal szemben, akárcsak a kabócák, akiknek a táplálkozásukból kifolyólag a leveleken szükséges a legtöbbet tartózkodniuk.

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

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

2. Zavaró hatás hipotézis

Kiderült tehát, hogy a *Tibellus oblongus* a természetben predátora lehet a *Psammotettix alienus*-nak. A *P. alienus* nyálhüvelytermelő penetrációval táplálkozik, az általa hordozott vírus leadásának/felvételének, gazdanövényről gazdanövényre való terjedésének egyetlen módja, ha az állat a floémből szív, melynek elérése időt vesz igénybe. A táplálkozás alatt a kabóca mozdulatlan, menekülésre csak korlátozottan (késleltetve) képes, így a ragadozó zavarása alatt álló egyed jelentős kockázatot vállal. Tudjuk, hogy a nem letális, közvetett ragadozó hatás sok esetben kihat a prédaállat táplálkozási sikerességére, fitneszére, valamint, hogy ha vektor állatokról van szó, abban az esetben a hatás kaszkád módon hathat a vektor által terjesztett kórokozó epidemiológiájára is.

Munkám során azt vizsgáltam, hogy a *Tibellus oblongus* pókfaj a puszta jelenlétével képes-e indirekt zavaró hatást kifejteni a táplálkozó *Psammotettix alienus*-ra, és hogy a ragadozó zavarástól szignifikánsan romlik-e a kabóca táplálkozási sikeressége.

Jelen dolgozatban ezt a kapcsolatot a mikrohabitat és az egyedek szintjén vizsgáltam. A pókok kabócákra kifejtett hatását egyedenként figyeltem meg, kizárva a migrációt, tömeghatást. Az indirekt hatás megfigyeléséhez meg kellett akadályozni a tényleges predációt, de biztosítani kellett a préda és predátor találkozását, egymás érzékelését. Hipotézisem szerint a pók jelenléte befolyásolja a kabócák táplálkozási viselkedését, oly módon, hogy kevesebb lesz a penetrációk száma, mint a pók nélküli kontroll csoportnál. Bizonyítandó, hogy a hatást nem egyszerűen egy pók nagyságú állat zavaró jelenléte, mozgása okozza, egy olyan kezelést is alkalmaztam, ahol a kabócákat nem pók, hanem közönséges szipolypoloska (*Aelia acuminata* L.) (Hemiptera: Pentatomidae) jelenlétében vizsgáltam. Jelen dolgozatban csak a konkrét penetrációs helyek számát vizsgáltam, de az eredményekből következtethetünk vektor szempontjából a táplálkozási sikerességre, a fitneszre, a vírus szempontjából pedig a terjedés sikerességére. Ezeket további kísérletek során konkrétan is meg kívánom vizsgálni.

3. Anyag és módszer

3.1. Kísérleti állatok

3.1.1. Gyűjtés és nevelés

A labortenyészet létrehozásához először szükség volt a kísérletben felhasználni kívánt állatok begyűjtésére. A *Tibellus oblongus* pókokat részben Székesfehérvár, részben Budakeszi külterületén található gyepekből, illetve a későbbiekben az MTA ATK Növényvédelmi Intézet kísérleti parcelláiról, fűhálóval gyűjtöttük. A fűhálózott anyagot műanyag ládába szórtuk, majd innen egyeléssel válogattuk ki a *T. oblongus* egyedeket. A kiválogatott pókokat egyesével műanyag fiolákba helyeztük, melyeket szivacs dugóval zártunk le. A fiolák alsó negyede gipsszel kevert szénporral volt kiöntve, melynek funkciója a nedvesség megtartása. A számozott fiolákat a pókok tartására alkalmas klímaszobába helyeztük (fotoperiódus: 16h/8h világos: sötét, T= 24°C / 16°C). A pókokat rendszeresen, heti két alkalommal itattam, és ettettem (táplálék: *Drosophila melanogaster*).

Az *Aelia acuminata* poloskákat a pókokhoz hasonlóan, fűhálózással gyűjtöttük be az MTA ATK NÖVI kísérleti parcelláiról, valamint két Páty település melletti gyepről (4.ábra). Az *A. acuminata* faj a kabócahoz hasonlóan gabonakártevő, saját gyűjtési tapasztalatok szerint élőhelye megegyezik a másik két vizsgált fajéval. Szerepe a kísérlet során az, hogy a pókok tényleges ragadozó zavarását bizonyítsa. A poloska morfológiáját tekintve mind színben, mind méretben hasonlít a *T. oblongus*hoz, azonban minthogy fitofág, feltételezésem szerint a kabóca számára nem jelent fenyegetést, legfeljebb kompetítorként.

A *Psammotettix alienus* kabócákat benzinmotoros D-vac rovarszívóval (Samu & Sárospataki, 1995) gyűjtöttük a MTA ATK NÖVI melletti gabonatáblákban. A 2-3 percig tartó szívások anyagát fátyolfólia-zsákba szórtuk. A kabócákat és poloskákat ezután vagy a helyszínre vitt, vagy már csak a laborban előkészített, cserépbe vetett tavaszi árpa (*Hordeum vulgare* cv MV Conchita) növényekre raktuk. A növényeket cserepenként finom szövésű nylonhálóval fedtük le, melyet 2-2 hurkapálca feszített ki, és gumipánt rögzített a cseréphez, megakadályozva az állatok növényről-növényre történő vándorlását. Mind a poloska-, mind a kabócatenyészetet, a pókokhoz hasonlóan klímaszobában, mesterséges megvilágítás mellett

tartottuk (fotoperiódus: 16h/8h világos: sötét, $T = 24\text{ C} / 16^{\circ}\text{C}$). A kabócákat a kísérleteket megelőzően korcsoportok szerint válogattuk úgy, hogy a kísérletekben lehetőség szerint hasonló korú imágókat tudjunk felhasználni.

A kabócákat, a generációknak megfelelően, rendszeres időközönként friss növényre telepítettük át, ezáltal elválasztva egymástól a különböző kohorszokat. Az eljárás arra is alkalmas, hogy a tojásokból egy időben kikelő juvenilis egyedek számát növényenként szabályozni tudjuk.

Hordeum vulgare cv MV Conchita árpanövény szemterméseit előzőleg összepréselt, cellulózhálóval körülvett tőzegkorongokban csíráztattuk ki (Jiffy, 30 mm-es tőzegkorong), majd csírázás után ezeket cserepekbe ültettük, és üvegházban neveltük. A tenyészetek tápnövényeként felhasznált növényeket 11 ürtartalmú cserepekbe ültettük, majd bokrosodásig neveltük. A kísérletekben használt növényeket hasonló módon, de csupán 3-5 leveles állapotig neveltük, majd felhasználtuk.



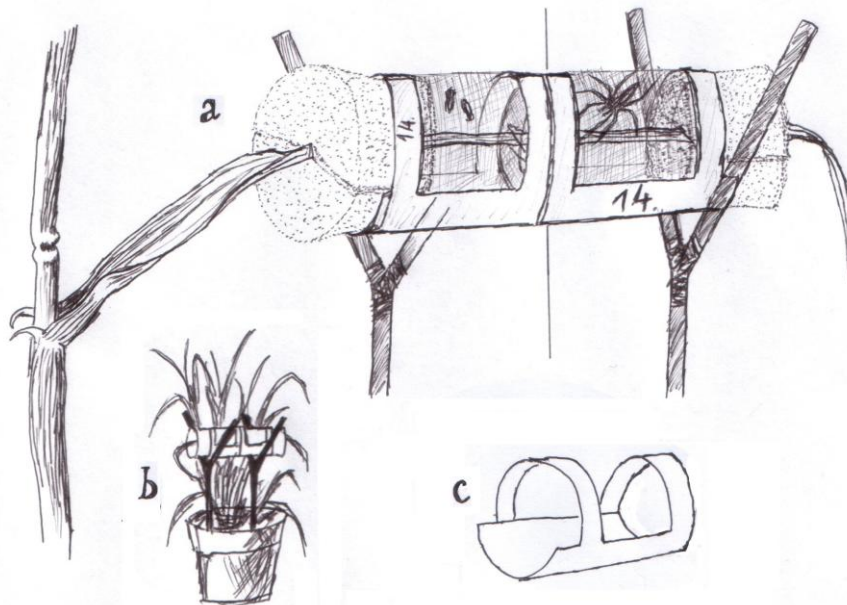
4. ábra. Fűhálózás (Páty, 2014. 07. 18.). Fotó: Beleznai Orsolya

3.2. Kísérlet

3.2.1. Eszközök

A kísérletet mikroizolátor segítségével végeztem. A név arra utal, hogy a kísérlettel a mikrohabitatot modellezzük, a két állat egy környezetbe, egy levélre kerül, vizuális és szagingereket, rezgések segítségével érzékelik egymást, mégis el vannak szeparálva, a tényleges predáció nem következhet be.

Az izolátor 32 mm átmérőjű, henger alakú eszköz (5.ábra). Gerince (a henger palástján, hosszában) és bordázata (a hengerpaláston 4 helyen, keresztben) műanyagból készült, a cső felületének nagy részét azonban finom szövésű hálós ablakok alkotják, így a belsejébe sok fény és levegő jut. A henger két vége nyitott, ezeket szivacs dugó zárja le. Az izolátort két félből ragasztottuk össze, melyeket egymástól szintén finom hálós választ el. A két fél hossza külön-külön 35 mm, a gerinc mentén 40 mm. A szivacs dugók, illetve a középső elválasztó hálós közepén egy-egy bevágás található. Ezek a vágások úgy vannak kialakítva, hogy a levél teljes szélességében átférjen rajtuk, és a szivacs, illetve a háló szorosan illeszkedjen a levélre, az állatok számára átjárható réseket nem kialakítva. Korábbi kísérlettel igazoltuk, hogy a szivacs dugók által lefedett levélrész nem károsodik, a növényt nem éri hatás, és így ez a módszer a kísérletet sem torzítja.



5. ábra. A mikroizolátor elhelyezkedése a kísérlet idején. *a* – az izolátor a levélen, benne a kísérleti állatokkal (a jelen dolgozatban leírt kísérlet során minden esetben csak egy kabóca került egy rekeszbe); *b* – az izolátor helyzete a cserepes növényen; *c* – az izolátor egyik felének műanyag váza. Rajz: Pertics Botond

3.2.2. Módszer

A mikroizolátort a növényre helyeztem, olyan módon, hogy a növény egy kiválasztott levelét keresztülűfűztem a szivacs dugók nélküli izolátoron, csipesz segítségével. Az átfűzés után óvatosan behelyeztem az izolátorba a szivacsokat is, a rajtuk lévő vágásokat ráillesztve a levélre. Az izolátort két, hurkapálcikákból készült állványra helyeztem, melyeket a növény földjébe szúrtam, ügyelve arra, hogy a növény izolátorba fűzött levele ne törjön meg, ne csavarodjon ki sehol. Az izolátornak a növény szárához közelebbi és távolabbi felét is megjelöltem.

A szártól távolabb eső, (a keresztül húzódó levél szerinti) disztális rekeszbe az izolátor elhelyezése után pók (kezelt) vagy poloska (kontroll 1) került, vagy a rekesz üresen maradt (kontroll 2). A szárhoz közeli, proximális rekeszbe egy hím vagy egy nőstény kabóca került, ismétléstől és kezeléstől függően (I. táblázat).

I. táblázat

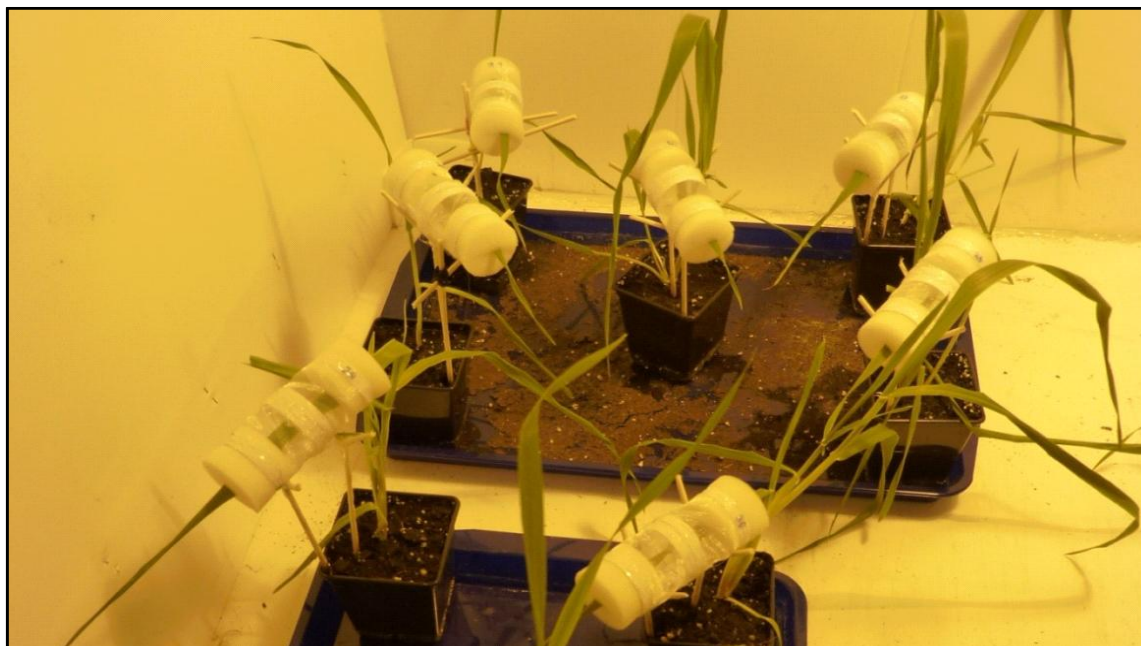
A kísérlet elrendezése és ismétlésszámai. A második és harmadik oszlopban a mikroizolátor két felének tartalma látható az első oszlop szerinti kezeléstípusnak megfelelően. A proximális félben hím/nőstény kabóca került elhelyezésre. Az utolsó oszlopban az adott sorban szereplő cellák ismétlésszám-értékeit láthatjuk a teljes kísérletsorozat végeztével.

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

A kísérlet kezdete (az állatok felhelyezése a növényekre) és vége (az állatok eltávolítása) minden esetben meghatározott protokoll szerint zajlott. A korábban előkészített, mikroizolátoros növényekre előbb a pókok és poloskák kerültek fel. Ezután következett a kabócák felhelyezése a másik mikroizolátor-félbe, a lehető legrövidebb idő alatt. A kísérlet a felrakástól számítva 24 órán keresztül zajlott (± 30 perc), klímaszobában, hosszúnappalos megvilágításon, 24°C-os hőmérsékleten.

Összesen 6 kísérleti napon folyt megfigyelés. Kísérleti naponként 30 ismétlés volt, ebből 10-10 minden kezelésre, 5 pedig az egyes kezelésekhöz tartozó hímmel v. nősténnyel

végzett ismétlések száma. Összesen tehát 180 ismétlés volt az egész kísérletsor alatt. 30 db számozott izolátorral dolgoztam, ezeket a kísérletes napok közben gondosan elmostam. Egy növényre csak egy izolátor került, így egy kísérleti napon 30 cserép növényt használtam. A cserepeket ötösével helyeztem el egy-egy műanyag tálcán (6. ábra). A pókkal kezelt növényeket a klímazobában külön szeparált fülkében helyeztem el, annak érdekében, hogy a pókok szaga ne befolyásolja a kontroll csoportok viselkedését.



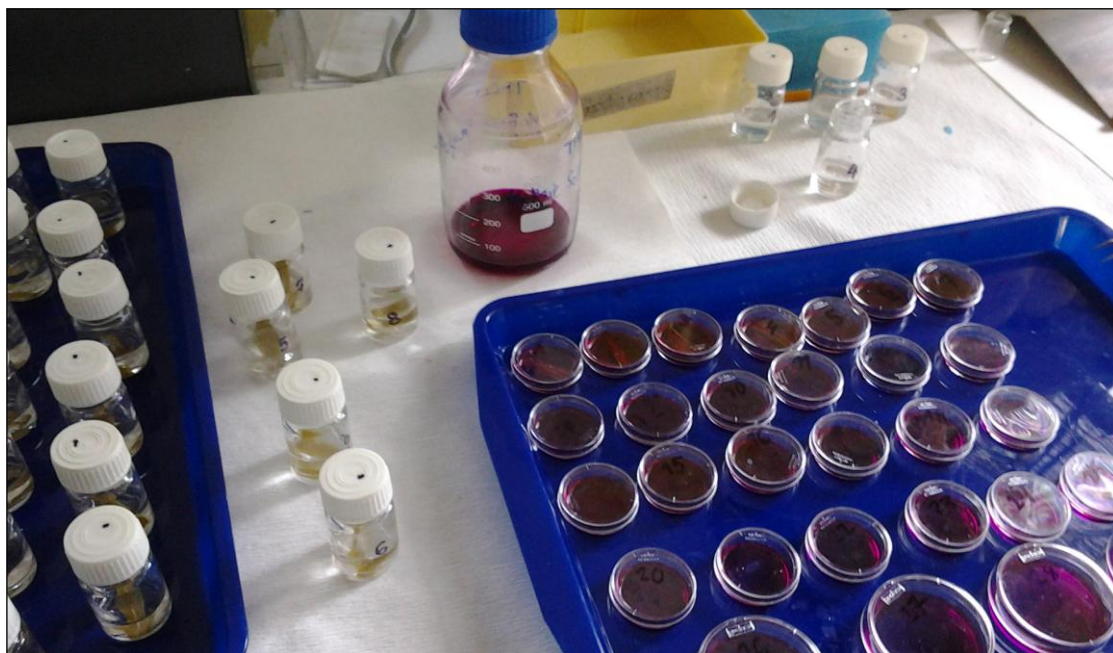
6. ábra. A kísérleti elrendezés. Klímazobában, hosszúnappalos megvilágításon, 24 °C. Egy növényre egy izolátor került, egy tálcára öt növény. A pókkal kezelt csoport a kontrolltól elszeparálva helyezkedett el. Fotó: Pertics Botond

A kísérletben juvenilis pókokat, valamint kifejlett kabócákat használtam, ez utóbbiakat a kísérlet kezdete előtt ivar szerint szétválogattam. A pókok a kísérletes napok során (N=6) azonos számú izolátorba kerültek. A kiválasztott pókok az éhségszint standardizálása érdekében a kísérlet előtt egy hétig éheztek, testtömegük átlagosan 100 mg volt. A poloskák nem rendelkeztek egyedi azonosítóval. Míg a kabócák szigorúan csak egyszer, a pók és a poloska egyedek több ismétlésben is felhasználásra kerültek.

A 24 óra elteltével, az izolátorokba fogott levelet levágtam a növényről. A kabócákat rovarszippantó cső segítségével eltávolítottam, majd egyesével kis üvegcsövekbe vagy Eppendorf-csővekbe tettem őket, és fagyasztóba kerültek. Ezután a pókokat visszahelyeztem a saját, számozott lakócsöveikbe, a poloskákat pedig a lehálózott növényükre.

Az izolátorokból a levelet kiszedtem, ügyelve arra, hogy ne sérüljön az a levélszakasz, ami a kabócák rekeszében volt a kísérlet során (kb. 2 cm), és melyet a nyálhüvelyek megfestése és számolása céljából levágtam. Ezeket a levéldarabokat (minden növényről, kísérletenként összesen 30 db) derítő oldattal (desztillált víz: 99%-os glicerín: 85%-os tejsav 1:1:1 térfogatarányban keverve, Backus et al., 1988) töltött, számozott üvegfíolákba helyeztem. A fíolákat termosztátba tettem egy éjszakára (70° C), majd a leveleket kiszedtem az oldatból, és festékanyaggal (McBride-oldat: 0,2% savas fukszin 95%-os etanol és vízmentes ecetsav 1:1 térfogatarányú keverékében oldva) teli Petri-csészékbe kerültek átlagosan 6 órán keresztül, szobahőmérsékleten (7. ábra). Ezután a leveleket PBS-oldatban átmostam, megszabadulva a felesleges festékanyagtól, majd a levelek újból derítő oldatba kerültek egy éjszakára, termosztátban 70 °C-ra. A megfestett leveleket 70%-os alkohollal telt Eppendorf-csövekben tároltam. A festési eljárás végeztével a leveleket fénymikroszkóp alatt vizsgáltam meg, és megszámláltam a festékanyaggal megszínezett nyálhüvelyeket. Az izolátorokról leszedett kabócákat kiboncoltam, megvizsgálva a parazitáltságot: a fertőzött kabócákkal végzett méréseket kizártam.

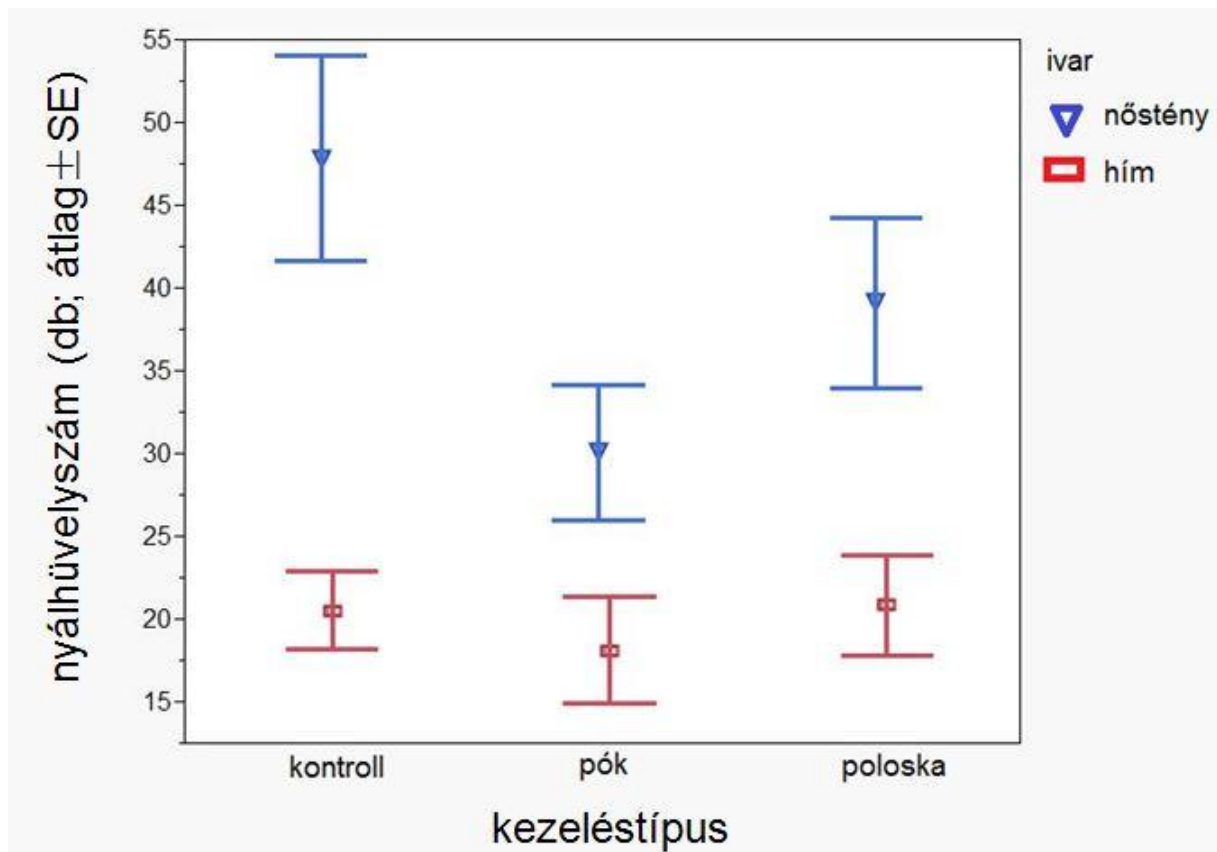
Az adatok exploratív elemzéséhez a JMP 10 programot használtam, a modellezéshez az R program 2.15.2 verzióját.



7. ábra. Festési eljárás. A petricsészékben McBride-oldat, az üvegfíolákban a derítő oldat látható a levelekkel.
Fotó: Pertics Botond

4. Eredmények

Az exploratív elemzések eredményét a 8. ábra szemlélteti. Jól látható egyrészt, hogy a kezeléstípusok átlagai között eltérés mutatkozik: a pókkal kezelt csoportban mindkét ivar esetén kisebb a nyálhüvelyszám átlaga a kontroll csoportokhoz képest. Láthatjuk, hogy a poloskával kezelt (kontroll 1) csoportban is valamivel kevesebb a csoportátlag várható értéke, mint az üres kontrollnál (kontroll 2).



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

A hím és a nőstény csoport átlagai között jelentős eltérés mutatkozott, a nőstények mindhárom kezeléscsoportban többet fogyasztottak az ábra szerint, szemmel láthatóan a nőstények átlag értékei a hímeké fölé helyezkednek el.

Ugyanakkor megfigyelhetjük még, hogy a pókkal kezelt és a két kontroll csoportba

tartozó nőstények nyálhüvelyszám átlagai közt lényegesebb eltérés van, sokkal meredekebb az esés, mint a hímek esetében, ezért interakciót feltételezünk a kezeléstípus és az ivar között.

Mivel ismételt méréses adatokkal dolgoztam, és hiányzó értékek is előfordultak (végleges N=173), ezért lineáris kevert modellt alkalmaztam (lme). A nyálhüvelyszám független változóként, a kezeléstípus, az ivar, és a kettő interakciója (függő változók) fix hatásként, a kísérletes napok száma pedig random hatásként szerepelt. A modell eredménye szerint a kísérletes napok által képviselt variancia komponens elhanyagolható volt (=1%), ezért a random faktor kikerült a modellből. A végleges, lineáris modell (glm):

$$\text{nyálhüvelyszám} \sim \text{kezeléstípus} \times \text{ivar}$$

A modell eredménye szerint a pókos kezelésnél szignifikánsan kevesebb volt a nyálhüvelyszám, mint az üresen hagyott (kontroll 2) csoportnál ($t=-2,96$; $p=0,003$).

A poloskás csoport (kontroll 1) nyálhüvelyszám átlaga nem tért el szignifikánsan az üres kontrolltól ($t=-1,47$; $p=0,14$), viszont a pókos kezeléstől sem ($p=0,13$), ami elgondolkodtató. Feltehetően az ismétlésszám növelésével az eredmény változhat, ez további vizsgálatokat igényel. A kontroll csoporthoz képest azonban a hatások emellett is jól látszanak: a pók egyértelműen zavarólag hat, a poloska jelenléte viszont nem befolyásolja a nyálhüvelyszámot. Ez a különbség erősödik annak tükrében, hogy amíg a poloska a növényből történő táplálkozása alatt megsérti a levelet, és az ebből adódó stressz következtében termelt növényi védekezőanyagok feltehetően befolyásolják a kabóca táplálkozását, addig a pók a növényre semmiféle károsító hatást nem fejt ki, a jelenléte azonban még így is zavaróbb.

Kiderült továbbá, hogy a nőstények szignifikánsan többször táplálkoztak, mint a hímek ($t=-4,63$; $p<0,001$). Ez azzal magyarázható, hogy a nőstényeknek sokkal több tápanyagra van szüksége, hiszen tojásokat kell rakniuk, ami sok szempontból energiaigényes.

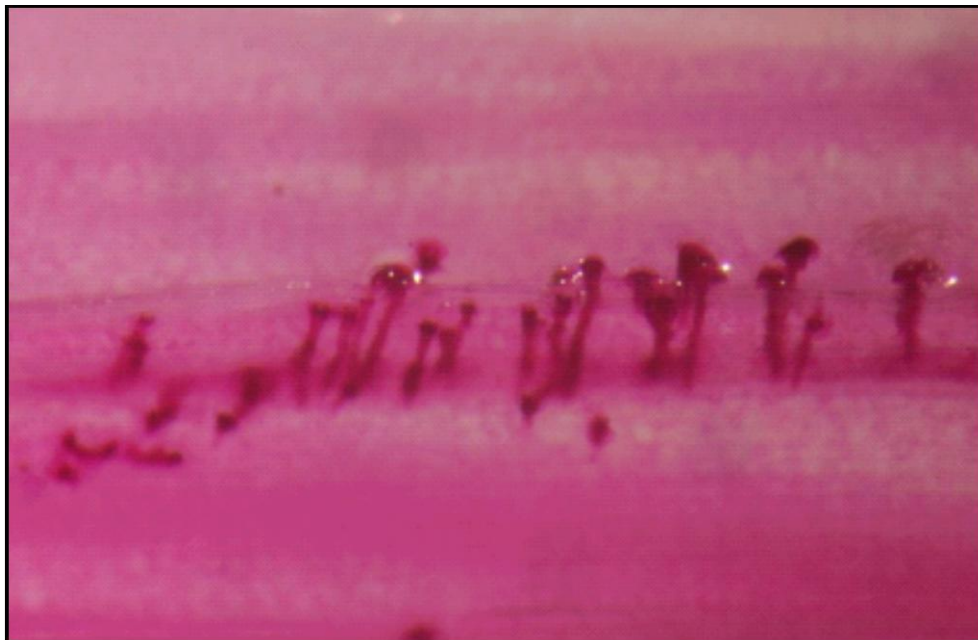
Az ivar és a kezelések közti interakció nem mutatott erősen szignifikáns eredményt ($t=1,81$; $p=0,072$), azonban a p-érték jelez egy csekély hatást, amit érdemes megvizsgálni. A pókkal kezelt és nem pókkal kezelt hímek közti nyálhüvelyszám eltérés az ábra alapján is csekélyebb volt, mint a pókkal kezelt és nem pókkal kezelt nőstényeké. Feltehetően azért, mert a nőstények a táplálkozási kényszer miatt eleve több tápanyaggal rendelkeznek, mint a hímek, és a pók jelenlétében nem érzik akkora szükségét a táplálkozásnak. Lehet, hogy ez az interakció további kísérletek során, az ismétlésszám növekedésével szignifikánssá válhat.

Azonban a nőstények a hímekhez képest, összességében még így is többet esznek és nagyobb kockázatot vállalnak.

ANOVA modell szerint az ivar hatása erősen ($df=1$; $F=31,53$; $p<0,001$), a kezelés hatása viszont csak marginálisan szignifikáns ($df=2$; $F=2,63$; $p=0,074$). Habár a nyálhüvelyszám a modelldiagnosztikai ábrákon közelítőleg normális eloszlást mutatott, egy másik modellben ezt a változót logaritmikusan transzformálva (és a többi paraméteren nem változtatva) a kezelés hatása is szignifikánssá vált ($df=2$; $F=3,07$; $p=0,049$), ebben az esetben a kezelési csoportok szignifikancia szintjei, és így a kísérlet eredményei nem változtak.

5. Diszkusszió

A *Psammotettix alienus* gabonakártevő kabócafaj penetrációja során a szájszervét a növényi szövetek közé szúrja. Eközben egy gél jellegű nyálat juttat a növénybe, mely nyálhüvelyt képez és a táplálkozás végeztével a növényi szövetben marad (9.ábra). Az általa hordozott vírus leadásának/felvételének, gazdanövényről gazdanövényre való terjedésének egyetlen módja, ha az állat a floémből szív, tápanyagszükségleteit is innen fedezi, ennek elérése azonban időt vesz igénybe. A szívás alatt a kabóca mozdulatlan, menekülésre korlátozottan képes, így a ragadozó zavarása alatt álló egyed jelentős kockázatot vállal a táplálkozás megkezdésével.



9. ábra. Nyálhüvelyek a levélen. A sötétebb, szög alakú nyálhüvelyek a festés következtében könnyen észrevehetők. Fotó: Tholt Gergely

Munkám során bebizonyítottam, hogy a kabóca természetes ellensége, A *Tibellus oblongus* pókfaj a pusztta jelenlétével képes indirekt zavaró hatást kifejteni a kabóca táplálkozási folyamataira, ezáltal szignifikánsan csökken a penetrációk mennyisége. A kísérletből kiderült, hogy a pókkal kezelt csoport esetében kevesebb volt a nyálhüvelyek száma, mint a pók nélkül hagyott kontroll csoportnál. Ebből arra következtethetünk, hogy a

kabóca kisebb gyakorisággal kezd bele a penetrációba pók jelenlétében. Mivel a penetrációk célja, hogy az állat a floémből táplálkozzon, így a redukálódott nyálhüvelyszám feltehetőleg arra utal, hogy táplálkozási események száma és ezzel a bevitt tápanyag mennyisége is csökken a pók jelenlétében.

A ragadozó ízeltlábúak, mint például a pókok, nagy szerepet játszanak a rovarok populációdinamikájának szabályozásában. Két kísérletben vizsgálták pókok zavaró jelenlétét növénykártevő rovarokra. Az egyik kísérletben szójababon táplálkozó bogarak kevesebbet fogyasztottak pókok jelenlétében, mint a pók nélküli kontrollcsoport tagjai. A másik kísérletben három különböző méretű farkaspók a növényeken szabadon mozoghatott, és nyomaikat (pókfonál, ürülék) otthagyhatták azokon. A pókok eltávolítása után a növényre bogarakat helyeztek. A bogarak a legkevesebbet azon a növényen táplálkoztak, melyen a három pókfaj közül a legnagyobb méretű hagyta ott a nyomait (Hlivko és Rypstra, 2003).

Munkám során megvizsgáltam, hogy a pókhoz hasonló testmérettel rendelkező kompetitor faj hogyan befolyásolja a *P. alienus* penetrációját. Az eredményeim alapján a poloska nem hat zavarólag a kabócára. Ez arra enged következtetni, hogy a kabócát nem egy bármely más fajba tartozó egyed jelenléte zavarja meg a táplálkozásban, hanem kifejezetten a potenciális és közelben lévő ragadozó fejt ki ezt a hatást. Bár nem ismerünk erre nézve direkt vizsgálatot, melyben leírnák, hogy a kabócák hogyan képesek predátoraikat érzékelni, több feltevessel is élhetünk ezzel kapcsolatban. Az egyik legvalószínűbb lehetőség, hogy a kabóca a predátortól érkező vizuális és/vagy olfaktórikus ingerek érzékelésére képes. A mezeikabócák harmadik pár lába ugróláb, mellyel igen magas gyorsulással képesek elugrani a veszély elől. Feltételezhető, hogy egy ilyen menekülési mechanizmus csak akkor alakul ki, ha az állat megfelelő módon képes a potenciális veszélyek érzékelésére. A kabócák nagy többsége – így a *P. alienus* is – képes a vibrokommunikációra. Ennek során az állat a növényt használja kommunikációs médiumként, a növény levelét megragadva és megrázva képes a fajtársaknak információt továbbítani. Mivel ez a kommunikációs forma igen kifinomult, feltételezhető, hogy az állat a predátor által keltett rezgéseket is képes érzékelni.

A csökkent penetrációs számmal a floémszívások gyakorisága csökkenhet, ami rontja a táplálkozási sikert – ennek további következményei is lehetnek. Csökkenhet közvetlenül az egyedek túlélési esélye a kevesebb tápanyag felvétele miatt, ugyanakkor a táplálkozási siker romlása fitness-következménnyel is járhat. A kísérletből kiderült, hogy a hímekhez képest a nőstények esetében sokkal több volt a nyálhüvelyek száma, ami arra enged következtetni, hogy a nőstények összességében nagyobb kockázatot vállalnak, gyakrabban táplálkoznak, mint a hímek. Ez a nagyobb kockázatvállalás a nagyobb tápanyagigényből adódik, hiszen a

tojásrakáshoz plusz tápanyag szükséges, amit a kabóca csak a floémszívásból tud fedezni. A táplálkozás nőstények esetében tehát nem csupán az egyéni tápanyagszükségletek kielégítésére szolgál, hanem kiemelkedő szerepe van a megfelelő tojásszám elérésében, így az utódszám növelésében. Korábbi, hasonló kísérleti elrendezést használó vizsgálatokban bemutatták, hogy a *P. alienus* által lerakott tojásszám drasztikusan csökken egy táplálkozásgátló inszekticid hatására (Komáromi, et al. 2013). Ez a táplálkozásgátló képtelenné tette az állatokat arra, hogy a floémből táplálkozzanak. Amennyiben a predátor is hasonló hatást fejt azáltal, hogy a penetrációs események számát csökkenti, tovább erősíti a feltevést, miszerint a jelenlétéből adódó zavaró hatás negatívan fog hatni a kabócák jövőbeni populációméretére.

A hím és nőstény kabócák ugyanolyan mértékben felelősek a vírus terjesztéséért. A WDV-nek a sikeres fertőzéshez a floémbe kell jutnia, valamint a kabócának is innen kell felvennie. Terjedéséhez hosszabb idejű és mélyebb, a szállítóedényeket elérő és tényleges táplálkozással végződő penetrációkra van szükség. A szállítóedényekbe történő nyáltermelés biztosítja ezen vírusok átvitelét (Stafford et. al., 2009). Azáltal tehát, hogy a zavaró hatás csökkenti a penetrációk, és ezáltal a floémszívások számát, a sikeres vírustranszmisszió gyakorisága is esik. A pókok természetben előforduló letális hatását is figyelembe kell vennünk a vírusterjesztés gátlásában. A predátor és vektor kapcsolt populációdinamikája révén a vektor abundancia csökkenése a predátorpopuláció egyedszámának csökkenését okozza, ami aztán visszahatva, a vektorpopuláció újbóli növekedéséhez vezet. Azonban, minthogy a cirkulatív, non-propagatív vírusok esetében a vektorállatok fertőzés nélkül születnek, nagyobb vektor születési ráta esetén a fertőzetlen egyedek aránya megnő a teljes populációban (Moore et al., 2009).

Az eredményeim tükrében feltételezhetjük, hogy a *Tibellus oblongus* pókfajnak fontos ökológiai hatása van a kabócapopuláció csökkentésében és a búza törpülés vírus terjedésének fékezésében.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Beleznai Orsolyának, aki ellátott hasznos szakmai tanácsokkal, tapasztalatokkal, segített az állatok begyűjtésében, a kísérletek kivitelezésében, és a szakirodalmi áttekintés helyes interpretálásában. Köszönettel tartozom a társtémavezetőmnek, Dr. Samu Ferencnek, aki a kutatócsoport vezetőjeként lehetővé tette a szakdolgozói munkámat a Növényvédelmi Intézetben, és szakmailag ráncba szedte a kutatásaim eredményét. Továbbá szeretném megköszönni Tholt Gergelynek, a Növényvédelmi Intézet munkatársának a rengeteg szakmai segítséget, ötletet, és támogatást, mellyel a munkámnak és a dolgozat elkészítésének lendületet adott. Köszönetet mondanék Dr. Kis Jánosnak, a Biológia Intézet munkatársának, amiért a kísérlet szempontjából fontos, objektív szakmai megfigyeléseket tett, valamint köszönet illeti Horváth Vivien MSc-s szakdolgozót, aki a kísérletek kivitelezésében, és Kajtor Zsomborral együtt a kabócatenyészet és a növényállomány fenntartásában segédkezett.

Irodalomjegyzék

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

Backus, E., 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(6): 1819–1823.

Blanc, S., Uzest, M., Drucker, M. (2011): New research horizons in vector-transmission of plant viruses. *Current Opinion in Microbiology* 14:483–491.

Biedermann, R., Niedringhaus, R. (2004): Die Zikaden Deutschland – Bestimmungstabellen für alle Arten. Fründ, Schaeßel. ISBN 3-00-012806-9 p. 336.

Bonfils, J., Schvester, D. (1960): Les cicadelles (Homoptera: Auchenorrhyncha) dans leurs rapports avec la vigne dans le Sud-Ouest de la France. *Annales des Épiphyties* 11: 325–336.

Buchar, J., Růžicka, V., (2002): Catalogue of Spiders of the Czech Republic. Peres, Praha.

Carmo-Sousa, M., Moreno, A., Garzo, E., Fereres, A. (2014): A non-persistently transmitted-virus induces a pull–push strategy in its aphid vector to optimize transmission and spread. *Virus Research* 186: 38–46.

Chapman, R. F. (2013): Prologue; Mouthparts and feeding; Vision; Chemoreception, In: S. J. Simpson & A. E. Douglas, (Eds.), *The Insects – Structure and Function*, pp.: xiii, pp.: 15-43, pp.: 708-775, pp.: 775-791. Cambridge University Press, New York.

Danner, B. J., Joern, A. (2003): Resource-mediated impact of spider predation risk on performance in the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 137:

352–359.

Dixon, F. G. (1998): Feeding behavior and food quality, pp.: 8-26; Host specificity and speciation, pp.: 27-58 In: *Aphid ecology – An optimization approach*. Chapman & Hall, London.

Fereres, A., Moreno, A. (2009): Behavioural aspects influencing plant virus transmission by homopteran insects. *Virus Research* 141: 158–168.

Fievet, V., Lhomme, P., Outreman, Y. (2008): Predation risk cues associated with killed conspecifics affect the behavior and reproduction of prey animals. *Oikos* 117: 1380–1385.

Finke, D. L. (2012): Contrasting the consumptive and non-consumptive cascading effects of natural enemies on vector-borne pathogens. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 144: 45–55.

Fohrer, F., Lebrun, I., Lapierre, H. (1992): Acquisitions récentes sur le virus du nanisme du blé. *Phytoma* 443: 18–20.

Giustina, W. D., Lebrun, I., Lapierre, H., Lochon, S. (1991): Distribution géographique du vecteur et du virus. *Phytoma* 432: 30–34.

Guglielmino, A., Virla, E. G. (1997): Postembryonic development of *Psammotettix alienus* (Dahlbom) (Homoptera, Cicadellidae) under laboratory conditions. *Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura* 29: 65–80.

Hewer, A., Becker, A., van Bel, A. J. E. (2011): An aphid's Odyssey – the cortical quest for the vascular bundle. *The Journal of Experimental Biology* 214: 3868–3879.

Hlivko, J. T., Rypstra, A. (2003): Spiders reduce herbivory: nonlethal effects of spiders on the consumption of soybean leaves by beetle pests. *Annals of the Entomological Society of America* 96(6): 914–919.

Komáromi, P, Kiss, B, Tholt, G. (2013): Pimetrozin kezelések hatásának vizsgálata csíkos gabonakabócán (*Psammotettix alienus*) és zselnicemeggy levéltetűn (*Rhopalosiphum padi*). 59. Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest, Magyarország, 2013. 02. 19 – 2013. 02. 20. Összefoglalók, p. 42., Horváth József, Haltrich Attila, Molnár János (szerk.)

Lima, S. L. (1987): Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *Journal of Theoretical Biology* 124: 303–316.

Lindblad, M., Arenö, P. (2002): Temporal and spatial population dynamics of *Psammotettix alienus*, a vector of wheat dwarf virus. *International Journal of Pest Management* 48(3): 233–238.

Lindblad, M., Waern, P., (2002): Correlation of wheat dwarf incidence to winter wheat cultivation practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 92: 115–122.

Lindblad, M., Sigvald, R. (2004): Temporal spread of wheat dwarf virus and mature plant resistance in winter wheat. *Crop Protection* 23: 229–234.

Lotka, A. J. (1925): Elements of Physical Biology. Williams & Wilkins, Baltimore, MD, USA.

Manurung, B., Witsack, W., Mehner, S., Grüntzig, M., Fuchs, E. (2005): Studies on biology and population dynamics of the leafhopper *Psammotettix alienus* Dahlb. (Homoptera: Auchenorrhyncha) as vector of Wheat dwarf virus (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection* 112 (5): 497–507.

Mazzoni, V., Ioriatti, C., Trona, F., Lucchi, A., De Cristofaro, A., Anfora, G. (2009): Study on the role of olfaction in host plant detection of *Scaphoideus titanus* (Hemiptera: Cicadellidae) Nymphs. *Journal of Economic Entomology* 102(3): 974–980.

McLean, D. L., Kinsey, M. G. (1964): A technique for electronically recording aphid feeding

and salivation. *Nature* 202: 1358–1359.

Moore, S. M., Borer, E. T., Hosseini, P. R. (2009): Predators indirectly control vector-borne disease: linking predator-prey and hostpathogen models. *Journal of the Royal Society Interface* 7: 161–176.

Murdoch, W. W., Briggs, C. J., Nisbet, R. M. (2003): Consumer-Resource Dynamics. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Nickel, H., Remane, R. (2002): Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha). *Beiträge zur Zikadenkunde* 5: 27–64.

Powell, G., Hardie, J. (2001): The chemical ecology of aphid host alternation: How do return migrants find the primary host plant? *Applied Entomology and Zoology* 36(3): 259–267.

Preisser, E. L., Bolnick, D. I., Benard, M. F. (2005): Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86: 501–509.

Preisser, E. L., Bolnick, D. I. (2008): The many faces of fear: comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. *Plos One* 6: e2465.

Samu, F., Sarospataki, M. (1995): Design and use of a hand-hold suction sampler and its comparison with sweep net and pitfall trap sampling. *Folia Entomologica Hungarica* 56: 195–203.

Samu, F., Szinetár, C. (2002): On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology* 30: 389–402.

Samu, F., Beleznai, O., Tholt, G. (2013): A potential spider natural enemy against virus vector leafhoppers in agricultural mosaic landscapes – Corroborating ecological and behavioral evidence. *Biological Control* 67: 390–396

Schiemenz, H. (1969): Die Zikadenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen (Homoptera: Auchenorrhyncha). *Entomologische Abhandlung staatliches Museum für Tierkunde in Dresden* 36: 201–280.

Stafford, C. A., Walker, G. P. (2009): Characterization and correlation of DC electrical penetration graph waveforms with feeding behavior of beet leafhopper, *Circulifer tenellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130(2): 113–129.

Tjallingii, W. F. (1988): Electrical recording of stylet penetration activities. In *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control* 2B: 95–108.

Tjallingii, W. F., & Esch, T. H. (1993): Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology* 18(3): 317–328.

Tjallingii, W. F. (2006): Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *Journal of Experimental Botany* 57(4): 739–45.

Vacke, J. (1962): Some new findings on wheat dwarf virus. *Conference Czechoslovak Plant Virologist Proceedings* 5: 331–334.

Volterra, V. (1926): Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558–560.

Zhang, F., Zhang, C., Dai, W., Zhang, Y. (2012): Morphology and histology of the digestive system of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron* 43: 725–738.

Tételes szerzői hozzájárulás

Alulírott Pertics Botond a dolgozatban leírt munkafolyamatok közül az alábbiakat végeztem el:

- Pókok etetése,
- Részvétel a pókok és poloskák begyűjtésében,
- Részvétel a növények csíráztatásában és a kabócatenyészet fenntartásában,
- Kísérleti eszköz (mikroizolátor) elkészítése,
- Az izolátorok felrakása, leszedése, állatok elhelyezése a kísérlet során,
- A festéshez használt oldatok elkészítése, a levelek megfestése,
- A nyálhüvelyek megszámlálása fénymikroszkóppal,
- Adatelemzés és statisztika elkészítése



.....
aláírás

Budapest, 2015. 01. 07.

2015. 01. 07.