

DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS

Készítette:

Kecskeméti Sándor

Budapest

2022



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM
KERTÉSZETTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA

KÜLÖNBÖZŐ ILLAT- ÉS FÉNYINGEREK FELTÁRÁSA ÉS HATÁSA
***LYCORIELLA INGENUA* GOMBASZÚNYOG FAJRA**

Készítette:
Kecskeméti Sándor
Budapest
2022

A DOKTORI ISKOLA:

Megnevezése: **Kertészettudományi Doktori Iskola**

Tudományága: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője: **Zámboriné Dr. Németh Éva**
Tanszékvezető, Egyetemi Tanár, DSc
Kertészettudományi Intézet, Gyógy- és Aromanövények Tanszék

Témavezetők: **Dr. Geösel András**
Tanszékvezető, Docens, PhD
Kertészettudományi Intézet, Zöldség- és Gombatermesztési tanszék

Dr. Fail József
Tanszékvezető, Docens, PhD
Növényvédelmi Intézet, Rovartani Tanszék

.....

Az iskolavezető aláírása

.....

.....

A témavezetők jóváhagyása

Az értekezésben ismertetett kísérleteket az alábbi szakemberek vezetésével végeztem:

- Dr. Molnár Béla Péter¹ (tudományos főmunkatárs)
- Dr. Egri Ádám² (tudományos főmunkatárs)

¹Eötvös Lóránd Tudományos Hálózat, Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet, Állattani Osztály

²Eötvös Lóránd Tudományos Hálózat, Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet, Restaurációs Vízi Ökológiai Osztály

„Which is more important, the journey or the destination?
...The company.”

I. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS.....	8
II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	12
2.1. GOMBATERMESZTÉS HELYZETE ÉS JELENTŐSÉGE.....	12
2.1.1. A gombatermesztés helyzete a világon.....	12
2.1.2. Gombatermesztés Európában	13
2.1.3. Gombatermesztés Magyarországon.....	14
2.1.4. A csiperkegomba termesztése	14
2.2. A SCIARIDAE FAJOK ÁLTALÁNOS LEÍRÁSA.....	17
2.2.1. Elterjedés és előfordulásuk.....	17
2.2.2. Biológiájuk.....	18
2.2.3. Morfológiai megjelenésük.....	19
2.2.4. Árnyékszúnyog fajok morfológiai határozása	22
2.2.5. Gombaszúnyogok mint kártevők.....	24
2.3. GOMBASZÚNYOGOK ELLEN ALKALMAZOTT NÖVÉNYVÉDELMI ELJÁRÁSOK	26
2.3.1. Kémiai készítmények	26
2.3.2. Biológiai védekezés.....	27
2.3.3. Agrotechnikai eljárások.....	31
2.4. ROVAROK KÉMIAI ÉRZÉKELÉSE	33
2.4.1. Rovarok kémiai kommunikációja és szemiokemikáliák típusai	33
2.4.2. Kémiai érzékelés folyamata a rovaroknál	35
2.4.3. Kémiai kommunikáció a gombaszúnyogoknál	36
2.4.4. Rovarok csápja, mint kémiai érzékelésért felelős szerv	38
2.4.5. Csápon található érzékszőrök, szenzillák	39
2.4.6. Gombaszúnyogok csápmorfológiája	41
2.5. ROVAROK KÉMIAI ÖKOLÓGIA KUTATÁSÁBAN ALKALMAZOTT MÓDSZEREK.....	42
2.5.1. Illatanyagok gyűjtése.....	42
2.5.2. Statikus mintavételi eljárások.....	43
2.5.3. Dinamikus mintavételezési eljárások.....	43
2.5.4. Elektroantennográfia (EAG) és működési elve, mérés menete	44
2.5.5. Gázkromatográffal kapcsolt csápelektroantennográfiás vizsgálatok (GC-EAD)	47
2.5.6. Kémiai szerkezetazonosítás.....	48
2.6. ROVAROK LÁTÁSA	49
2.6.1. Rovarok összetett szeme	49
2.6.2. Szem típusok a rovaroknál	50
2.6.3. Rovarok színérzékelése	52
2.6.4. Fototranszdukcio	57
2.6.5. Vizuális érzékelés a gombaszúnyogoknál	57
2.7. ROVAROK LÁTÁSÁN ALAPULÓ NÖVÉNYVÉDELMI ELJÁRÁSOK	58
2.8. ELEKTRORETINOGRÁFIA A ROVAROKNÁL.....	61
III. ANYAG ÉS MÓDSZER	64
3.1. OLFAKTOMETRIÁS KÍSÉRLETEK.....	64
3.1.1. Rovartenyészet fenntartása.....	64
3.1.2. Felhasznált termesztési alapanyagok.....	64
3.1.3. Illatanyaggyűjtés	66
3.1.4. Elektrofiziológias vizsgálatok (GC-FID/EAD)	67
3.1.5. Tömegspektrometria.....	69
3.1.6. Viselkedési vizsgálatok	69
3.1.7. Adatelemzés	71
3.2. VIZUÁLIS KÍSÉRLETEK.....	72
3.2.1. Rovaranyag és tenyésztésük	72
3.2.2. Elektroretinográfiás vizsgálatok	72
3.2.3. Gombaszúnyogok fototaxisa különböző hullámhosszúságú megvilágítás esetén	75
3.2.4. Adatelemzés	82
IV. EREDMÉNYEK.....	84
4.1. OLFAKTOMETRIÁS KÍSÉRLETEK.....	84
4.1.1. Elektrofiziológia és kémiai azonosítás (GC-FID/EAD és GC-MS).....	84
4.1.2. Viselkedés vizsgálatok	86
4.2. VIZUÁLIS KÍSÉRLETEK.....	87
4.2.1. Elektroretinográfiás vizsgálatok	87
4.2.2. Gombaszúnyogok fototaxisa különböző hullámhosszúságú megvilágítás esetén	88
V. KÖVETKEZTETÉSEK.....	93
5.1. Olfaktometriás kísérletek	93
5.2. Vizuális kísérletek	95
VI. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	98
VII. EREDMÉNYEK GYAKORLATI ALKALMAZHATÓSÁGA	99
VIII. ÖSSZEFOGLALÁS MAGYAR ÉS ANGOL NYELVEN	101
IX. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	104
MELLÉKLETEK.....	105

I. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A gombatermesztés az egyik leggyorsabban fejlődő mezőgazdasági ágazat volt a XX. század végéig. Nehéz megbecsülni, de a gombatermesztés (élelmiszer és gyógyászati) piaci értéke körülbelül 60 milliárd USD. Összehasonlításként a világ almatermesztés összértékét 2019-ben 78,8 milliárd USD-ra becsülték. Az emberek igen kevés információval rendelkeznek a gombatermesztésről, legtöbbeknek még mindig a hagyományos „pincés” termesztés jut eszébe, ha valaki ezt az iparágat említi. Mára azonban, a modern gombatermesztés gyökeresen megváltozott. Már nem mészköpincékben, hanem felszíni létesítményekben állítják elő az üzletágakban megvásárolható gombák nagy részét. Az európai piacra szánt csiperkegombát rendkívül intenzív körülmények között termelik (úgynevezett „Holland-házás” termesztéstechnológia mellett), modern, automatizált eszközökkel, amelyekre egész háttérpar alakult ki. Egyes esetekben (konzerv gomba) még a „szedést” (ebben az esetben pontosabb a betakarítás szó használata) is gépek végzik. Valószínűsíthető, hogy a közel jövőben a friss fogyasztásra szánt gombát is már gépek fogják szedni, ugyanis olyan robotok megtervezésével foglalkoznak, amelyek képesek lesznek (a megadott paraméterek mellett) gombát szedni. Legfejlettebb technológiai körülmények között a csiperkegombát (*Agaricus bisporus*) termesztik, az egyéb fajok (laska, shimeji, shiitake, pecsétviaszgombák, stb.) előállítása szerényebb, jórészt alapanyag blokkokon (fóliázott komposzt, préselt farönk) termesztik felszíni létesítményekben; azonban e fajok termesztéstechnológiai előrelépése is várható lesz. Pozitív élettani hatásuk és beltartalmi értékeik miatt a gombafogyasztás ajánlott, többek között tartalmaznak B vitaminokat (B-1, B-2, B-3, B-5, B-9), D vitamint, szelént, kolint, káliumot, C vitamint. Számos publikáció számolt be bizonyos gombák rákellenes hatásairól, valamint, hogy csökkentik a kardiovaszkuláris betegségek kialakulását, ugyanis a gombák sejtfalában megtalálható béta-glükán csökkenti a vér koleszterinszintjét.

A gombatermesztés egy egyedi és értékes ágazata az agráriumnak, amely más mezőgazdasági melléktermékek felhasználásával állít elő minőségi élelmet. Azonban, hogy minőségi terméket állítsanak elő, mint minden más mezőgazdasági kultúránál, a gombatermesztésben is nagy hangsúlyt kell fektetni a „növényvédelemre”. A gombáknak is megvannak a maguk kórokozói és kártevői, amelyek megnehezítik a termesztést. A termesztést vírusok, bakteriális eredetű betegségek, számos parazita és kompetitív patogén gomba hátráltatja, amelyek ellen folyamatosan küzdenek a termesztők világszerte. Kórtani eredetű betegségeken kívül a kártevők is nagy odafigyelést kívánnak, többek között a fonálférgek, atkák és légyalkatú kártevők nehezítik a termesztést. A legveszélyesebb gombakártevők a Diptera rendbe tartoznak. Esetenként károkat okoznak a cecid legyek (pl.

Heteropeza pygmaea) és a púposhátú legyek (pl. *Megaselia halterata*). Ugyanakkor a legveszélyesebb kártevőegyüttesnek a különböző gombaszúnyog fajok számítanak. Ezek a rovarok óriási károkat képesek okozni direkt módon a lárvák útján, illetve indirekt módon az imágók vektortevékenységből adódóan.

A védekezés fő nehézségét adja, hogy a termesztési körülmény nemcsak a gombának, hanem a gombaszúnyogoknak is ideális környezetet biztosít. Továbbá, mivel a modern gombaházak 365 napos termesztést tesznek lehetővé, ezért szinte egész évben számítani lehet a kártevőkre. További kritikus pontot jelent a hazai gombatermesztésben az engedélyezett inszekticidek száma. A közelmúltban a diflubenzuron kitinszintézisgátló hatóanyagot élelmezésegészségügyi szempontok miatt kivonták a termesztésből, így jelenleg nincsen engedélyezett kémiai inszekticid a gombatermesztésben. Szerencsére léteznek alternatív megoldások is, amelyekkel a termesztők képesek felvenni a küzdelmet a gombaszúnyogok ellen, ilyenek a különböző biopreparátum készítmények. Több külföldi kutatás foglalkozott különböző biológiai ágensek felkutatásával, amelyeket a gombaszúnyogok ellen lehet alkalmazni. Elképzelhető megoldás volt a különböző talajban élő ragadozóatkák alkalmazása. Azonban a gombatermesztésben az atkák kihelyezése körülményes volt, valamint nagy kézimunkaerőt igényelt a folyamat. Több remény fűződött az entomopatogén baktériumokhoz, pontosabban a légyalkatúakat megbetegítő *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* baktériumhoz. A patogén baktérium hatásosnak bizonyult a gombaszúnyog lárvák ellen, ugyanakkor az idősebb, L3-as L4-es lárváknak jóval nagyobb expozícióra volt szükségük, hogy elpusztuljanak. Mint ahogy külföldön, hazánkban is a *Steinernema feltiae* entomopatogén fonálférget alkalmazzák a legsikeresebben. A biopreparátum kellő hatékonyságot mutat a kártevő ellen, és a kijuttatása is egyszerűen kivitelezhető a termesztésben (automatizált öntözéssel, szórófejekken keresztül). További nagy előny a gombatermesztésben, hogy más kultúrával ellentétben itt nem kell foglalkozni a fertőző lárvák esetleges UV okozta károsodásával. Habár hatékonynak bizonyulnak az entomopatogén fonálférgek, mégsem tudnak százszázalékos védelmet biztosítani. Egyik probléma forrása hasonló helyről ered, mint a *B. thuringiensis* var. *israelensis* esetében. Egy idősebb lárva pusztulásához nagyobb mennyiségű – a fonálféreg által hordozott – entomopatogén baktériumra van szükség, így ezek a lárvák később pusztulnak el, ez alatt további károkat okoznak. További probléma, hogy mivel a fonálférgek igen apróak, így nagyon kis rétegbe tudnak csak behatolni a termesztőközegbe, így a mélyebben lévő lárvák nem biztos, hogy találkoznak a nematódákkal. További probléma, hogy hivatalosan csak csiperkegomba kultúrában van engedélyezve a fonálféreg készítmények, így más gomba termesztésénél a lehetőség sincs meg, hogy kísérleti jelleggel alkalmazzák a fonálférgeket. A blokkos termesztést igénylő gombafajok (laska, shiitake, shimeji, déli-tőke, stb) esetében technológiai okok miatt

nem lehet alkalmazni a biopreparátumot.

Új kémiai szerek megjelenésére sem lehet számítani a közeljövőben hazánkban, mivel a növényvédőszergyártó cégek számára a gombapiac túlságosan kicsi ahhoz, hogy a költséges engedélyeztetési eljárást lefolytassák. Továbbá az Európai Unió 2030-ra közel 50%-kal szeretné csökkenteni a felhasznált növényvédőszer mennyiségét, így az alternatív, csökkentett vegyszerigényű, vagy vegyszermentes növényvédelmi technológiák fejlesztése időszerűbb, mint valaha. Az integrált növényvédelem szerves részét képezik azok a technikák (csapdatípusok), amelyek a kártevő valamelyik érzékszervét „csapják” be. Ilyen módon akár képesek vagyunk a kártevőket monitorozni, vagy a kártételüket csökkenteni. Leggyakrabban a rovarok kémiai érzékelését, vagy más kifejezéssel, „szaglását” használjuk ki. Ilyenek például a különböző feromon készítmények, amelyek az előrejelzésben kapnak leginkább szerepet, de a légtérletítéses technika alapját is a kártevő feromonja adja (pl. *Cydia pomonella*). A feromonokon kívül a különböző szemio-kemikáliák nagy szerepet játszanak a *párzás megzavarás, tömeges csapdázás, lure and kill* (odacsalni és elpusztítani) és *push and pull* (eltaszítani és odavonzani) növényvédelmi módszerekben.

A szagláson kívül a rovarok látásának kihasználása is számos növényvédelmi technika alapját képezi. Legalapvetőbbek a rovarok pozitív fototaxisán alapuló eljárások. Ilyenek a fénycsapdák, amelyek főként az éjjel aktív rovarokat ejtik fogságba. Speciálisabb módszer, amikor bizonyos intenzitás és hullámhossz sugárzásával az ellenkezőjét érik el, a kártevőt elriasztják (negatív fototaxis) és megakadályozzák a természetlétésítménybe való bejutását. További technika az éjszaka aktív kártevők napszaki (cirkadián) ritmusának megzavarása. Éjszaka folyamán a védendő kultúra megvilágításával, az egyes kártevők felhagynak az éjszakai tevékenységükkel (táplálkozás, párkeresés, peterakás) és a nappali viselkedésüket folytatják, ami legtöbb esetben az elrejtőzést jelenti. A különböző színcsapdákat is ide lehet sorolni (kék, sárga, fehér, stb.).

Láthatjuk tehát, hogy a rovarok kémiai és vizuális érzékelését is gyakran használják a növényvédelemben, ugyanakkor nem minden rovar, vagy termesztett kultúrájánál alkalmazzák még ezeket az alternatív lehetőségeket. A különböző csapdák fejlesztésénél nagy hangsúlyt kell fektetni az alkalmazott csapda/csalétek szelektivitására, csak a cél kártevő essen csapdába, más faj ne pusztuljon el. Ez a szabadföldön alkalmazott csapdák fejlesztésénél egy igen komoly kihívást jelent, hiszen a célfajon kívül több száz egyéb rovar is jelen lehet a környezetben. A gombatermesztés egy ideális körülményt biztosíthat mind a fény-, mind az illatcsapdák fejlesztésének és alkalmazásának, mivel a zárt termesztési közegben a nem célszervezetek, esetleg védett fajok, hasznos szervezetek ún. *side-catch* fajok nem rontják a csapda

hatékonyságát, a zárt termesztésben csak a felszaporodó kártevő fajok vannak jelen. Igen keveset tudunk a gombaszúnyogok kémiai és vizuális ökológiájáról, igen kevés publikáció érhető el a csalogató anyagok, vagy a spektrális preferencia kapcsán. Dolgozatomban a gombatermesztésben leggyakrabban előforduló *Lycoriella ingenua* Dufour gombaszúnyog fajjal végeztünk elektrofiziológiás (gázkromatográffal kapcsolt bioszenzoros vizsgálatok: GC-EAD, elektroretinográfiás vizsgálatok: ERG) és viselkedési kísérletet, amelyekkel jobban megismerhettük ennek a rovarnak a kémiai és vizuális érzékelését. Eredményeinkkel reméljük, hogy hozzá tudunk járulni a hazai és nemzetközi gombatermesztésben alkalmazott védekezési lehetőségek fejlesztéséhez.

A dolgozatban célul tűztem ki, hogy:

- megvizsgálom a hazai gombatermesztésben alkalmazott termesztési alapanyagok illatprofilját, illatgyűjtést/elemzést végzek.
- az egyes illatprofilokat elektrofiziológiás vizsgálatokban felhasználom és a *Lycoriella ingenua* számára csápválaszt kiváltó (csápaktív) komponenseket detektálom.
- az elektrofiziológiailag aktív vegyületeket azonosítom, validálom.
- a csápaktív komponensek hatását viselkedési kísérletekben vizsgálom meg.
- a *Lycoriella ingenua* spektrális érzékenységét elektrofiziológiai módszerek segítségével megvizsgálom.
- a *Lycoriella ingenua* fényhez való vonzódását (fototaxis) viselkedési kísérletekben vizsgálom meg különböző paraméterek mellett.

II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. GOMBATERMESZTÉS HELYZETE ÉS JELENTŐSÉGE

2.1.1. A gombatermesztés helyzete a világon

A Föld népessége napjainkra megközelítette a 8 milliárd főt (Barro *et al.* 2020) és 2050-re ez a szám meghaladhatja a 11 milliárdot (Smith 2012). Párhuzamosan a népesség gyarapodásával az élelmiszerelőállítás hatékonysága is növekedett. Az intenzív termesztéstechnológia alkalmazása lehetővé teszi a minőségi és mennyiségi élelmiszerelőállítást, amely képes követni a piac igényeit és rugalmasságát. A fejlődő technológia segíti a termelés hatékonyságát, ugyanakkor a mezőgazdasági melléktermékek újrahasznosítása máig nem megoldott. A mezőgazdaságban, a faiparban és az élelmiszeriparban, a felhasznált hulladékanyag és melléktermék csak egy részét hasznosítjuk (Györfi 2008). A biomasszában lévő és az utóbbi évek energetikai iparában egyre fontosabb szerepet játszó lignocellulózt is csupán csekély mértékben hasznosítjuk. A mezőgazdaságban keletkező hulladék újrahasznosításában segítséget nyújthatnak a szaprobionta szervezetek, köztük a népélelmezésben egyre nagyobb szerepet játszó kalapos gombák, amelyek beltartalmi értékeik mellé gyakran gyógyhatás is párosul (Cheung 2008). Ezzel az újrahasznosítással egyrészt fontos élelmiszerhez jutunk, másrészt tevékenyen részt veszünk a természet védelmében (Györfi 2008).

A mezőgazdaságon belül a gombatermesztés a XX. század végéig a legjelentősebben fejlődő ágazat volt, amelyet a megtermelt mennyiség és a termesztő felületek nagysága tükröz. (Györfi 2003). Az étkezési- és gyógyászati gombatermesztés, valamint a vadon begyűjtött gombák összessége adja a világ gombaiparát. Ez a három szegmens értéke 2013-ban 63 milliárd USD volt. Bár nehéz megbecsülni, az ehető gombák előállítása teszi ki a teljes gombaipar 54%-át, (34 milliárd USD összértékkel), míg a gyógyászati gombatermesztés 38%-ot (24 milliárd USD), végül a vadon gyűjtött gombák világpiaci összértéke 5 milliárd USD-ra (8%) tehető. A világ étkezési gombaelőállítása közel 30-szorosára növekedett 1978-óta, amikor is az össztermelés körülbelül 1 millió tonna volt. Ez mára közel 34 millió tonnát jelent. Ez óriási növekedés, ugyanennyi idő alatt a föld népessége „csak” ~1.8 szorosára növekedett. A világ gombafogyasztása is ezzel együtt növekedett, az egy fő által elfogyasztott gomba mennyisége évente, világviszonylatban 4,7 kg-ra emelkedett. Ez az érték 1977-ben még csak 1 kg volt (Royse *et al.* 2017). 2013-ban Kína, az EU és India gombaigényét a beföldi termelés teljes egészében kielégítette. Míg az USA, Kanada, Japán és Ausztrália szükségletét a belföldi termelés mellett jelentős import is jellemezte (USITC 2010). Kína számít a világ legnagyobb étkezési gomba előállítójának, több, mint 30 millió tonna gombát állítanak elő évente (CEFA 2014), amely a teljes szegmens 87%-át adja. Ázsia maradék régiója összesen 1,3 millió kilogrammot

termel, miközben az EU, az amerikai kontinens és más országok 3,1 millió tonnát (Royse *et al.* 2017).

A teljes éves gombakereskedelem 85%-át öt gomba nemzetség adja. A *Lentinula* (shiitake-félék) számít a legnagyobbnak, a teljes gombaforgalom 22%-a ebből a nemzetségből származik. A *Pleurotus* (laskagombafélék) áll a második helyen. Öt vagy hat fajt termesztnek ebből a nemzetségből, amelyek 19%-ot tesznek ki a teljes forgalomból. A fafülgombafélék (*Auricularia*) a világkereskedelem 17%-át adják. Utolsó két helyen az *Agaricus* (csiperkefélék) nemzetség fajtái tartoznak (15%) és a *Flammulina* (fülőkefélék) nemzetsége (11%) (Royse *et al.* 2017).

Kínában a legnagyobb mennyiségben előállított étkezési gombák a *Lentinula* nemzetség fajtái. Megjegyzendő, hogy hagyományosan, Japán volt a legnagyobb előállítója a shiitake-nak, de a fűrészpör alapú technológia kifejlesztése után, 1990-re Kína hamar átvette a vezetést. Csak a shiitake-félékből közel 7 milliárd kilogrammot termesztnek Kínában. Ez 2010-hez képes egy 106,8%-os növekedést jelent. A Kína által termesztett gombák közül a második helyen a fafülgombák állnak. A termesztés (főként *A. auricula* és *A. polytricha*) 2010-hez képest 92%-kal gyarapodott. A laskagombafélék a harmadikak Kínában, a megtermelt mennyiségük körülbelül 6 milliárd kilogramm évente (10,8% növekedés 2010-hez képest) (Royse *et al.* 2017).

2.1.2. Gombatermesztés Európában

Az európai fogyasztók igényeihez igazodva, a legnagyobb mennyiségben termesztett faj a kétspórás csiperke (*Agaricus bisporus* Lange Imbach). A fehérkalapú változat mellett kedveltek a barna színváltozatú fajták is. Az Európában előállított gomba mennyisége közel 1,1 millió tonna, amelynek nagyrészt, kb. kétharmadát friss fogyasztásra szánják (Geösel 2018). Európán belül a legnagyobb importőrnek az Egyesült Királyság számít, mintegy 106 000 tonnával. Az EU-n belül öt követi Németország 72 000 tonnával.

Európában közel 30 évig Hollandia termelte meg a legtöbb csiperkegombát, de 2011-től Lengyelország átvette a vezető helyet. Ausztriában a csiperketermesztés gyakorlatilag megszűnt és a friss gomba igényüket részben Magyarország látja el, de nagyobb részt a lengyel importra szorulnak. 2018-ban a legnagyobb európai exportőrök Lengyelország és Hollandia voltak. Érdeemes megemlíteni, hogy a régióban a legnagyobb fejlődést Lengyelország mutatta az elmúlt 15 évben. A megtermelt mennyiséget tekintve Európában jelenleg az első helyen állnak. Lengyelország 2000-ben, 120 hektár felületről 100 000 tonna csiperkegombát állított elő. 2004-ben a megtermelt mennyiség 180 000 tonna lett, a termesztő terület pedig 205 hektárra nőtt, míg 2005-ben már 200 000 tonna volt a csiperketermés, 2009-re a megtermelt mennyiség közel 230 000 tonnára növekedett (Geösel 2020).

2.1.3. Gombatermesztés Magyarországon

Statisztikai adatok alapján, 2019-ben a Magyarországon megtermelt összes gomba mennyisége meghaladta a 30 000 tonnát. Ennek a mennyiségnek a jelentős részét a nagyobb cégek állítják elő. Legnagyobb mennyiségben csiperkegombát állítanak elő, körülbelül 28 000 tonnát évente. Második legnagyobb mennyiségben megtermelt gombafaj a laskagomba, amelyből közel 3000 tonnát termesztenek. (Geösel 2018). A legnagyobb termesztő terület, a több mint 100 éve gombatermesztést folytató közép-magyarországi régió. Az ország csiperkehozamának a 45%-át ebben a régióban termeszti (FruitVeB 2017). Budapest és környéke mellett meghatározó csiperkegomba termesztő terület Győr-Moson-Sopron és Heves megye. A laskagomba kiemelt termesztő körzetei között szerepel Kecskemét és környéke, a Duna-Tisza köze, Budapest és környéke. A fogyasztás népszerűsítését szolgáló kampányok ellenére sem emelkedett meg a gombafogyasztás Magyarországon. Az átlag nem érte el az 1 kg/fő/évet 2019-ben sem. Elmondható, hogy a nagyobb településeken több gombát fogyasztottak, így például a fővárosban az átlag 1,4 kg/fő volt. Más, kisebb településeken ez jóval szerényebb, 0,6 kg gombát fogyasztottak fejenként a lakosok (Geösel 2021).

Habár a termelési költségek növekedtek, az értékesítési árak az előző évhez képest nem nagyon emelkedtek (FruitVeB 2017). A nyereséget csak hatékonyabb termesztéstechnológiával és emelkedő hozamokkal sikerül fenntartani. A hatékony termelésben szerepet játszanak az új fejlesztésű termesztőházak üzembe állítása. Az elmúlt években több új csiperke termesztőház épült, vagy került korszerűsítésre, bővítésre (pl. Ócsa, Kerecsend), így a hazai piacokat sikerül teljesen magyar gombával ellátni (FruitVeB 2017). A megtermelt csiperke össz mennyiség 25-30%-a került exportra, (Geösel 2020). Legtöbbször az exportált gomba a nagy áruházláncokhoz kerül, amelyek magas minőségi követelményeket támasztanak a gazdák számára. Sajnos elmondható, hogy a jó minőségű gomba nem mindig párosul kifizetődő árral. Az export csiperke ára 1,47-1,82 euró/kg között ingadozik. A termelők értékesítési ára sajnos közel 10 év alatt nem változott. (Geösel 2018). A laska export piacunk változatlan, ami a jó alapanyaggyártásnak valamint a kiváló HK35-ös fajtának köszönhető és jó eltarthatósága miatt a távoli piacok is kiszolgálhatók. A megtermelt hazai laska 50-60%-a kerül exportra (FruitVeB 2017).

2.1.4. A csiperkegomba termesztése

A kétspórás csiperke (*A. bisporus*) termesztéstechnológiája a legkidolgozottabb. Ez annak köszönhető, hogy a modern csiperketermesztés Hollandiában született meg, ahol a legkedveltebben fogyasztott gombafaj (amely mind máig igaz az egész európai piacra is) a kétspórás csiperkegomba. A gombatermesztést három nagy részre, pontosabban iparágra lehet szétbontani: komposztelőállításra, csíra (szaporítóanyag) előállításra és magára a termesztésre.

Komposztelőállítás

A korszerű csiperketermesztésben több főbb fázist különböztetünk meg a komposzt készítésekor:

I. fázis: a komposzt alapanyagait összekeverik (gabona szalma, karbamid, gipsz, csirke trágya, lótrágya (Wakchaure *et al.* 2013) minél homogénebb állapotúra. A lebomlási folyamatok túlnyomó része 7-15 nap alatt végbemegy (Sinden és Hauser 1953). Az alapanyagkeveréket vízzel, illetve a kupacokból távozó csurgaléklével (más szóval technológiai vízzel) nedvesítik. Az első fázis lényege, hogy az alapanyagok lehetőleg minél jobban összekeveredjenek, minél több vizet vegyenek fel és a hőtermelés beinduljon a mikrobák révén. A hő, a mikrobiális tevékenység és a felszabaduló ammónia a szalma viaszrétegét felpuhítja, így az több vizet képes felvenni. Átlagosan 1 tonna szalmához 5,5 tonna vizet kell kijuttatni, hogy megfelelő nedvességtartalmú komposzthoz jussunk. Az emelkedő hőmérséklet hatására a csirke- vagy lótrágya lebomlása is gyorsabb (Buth 2007).

A II. fázis nagy részét a hőkezelés teszi ki, amelynek a célja, hogy az első fázis komposztjában jelen lévő káros szervezeteket elpusztítsa továbbá a komposztban lejátszódó érési folyamatok kedvező és kontrollált körülmények között fejeződhessenek be. A hőkezelés alatt (57-59 °C csúcshő) elpusztul a legtöbb kártevő és gombapatogén (Szili 2008). A kémhatás pH 7,2-7,4 körüli lesz, a komposztban megtalálható ammónia részben beépül a mikrobák aminosavaiba, részben távozik (Szili 2008). A II. fázisú komposzt jellemzően sötét színű, nincs ammónia szaga, a szalma könnyen téphető, a kezét nem szennyezi, a nedvességtartalma 65-70%. Minőségét laborban ellenőrzik. Mára a II. fázisú komposzt kevésbé keresett, helyette a III. fázisú komposzt letermesztése került előtérbe (Győrfi 2008).

A III. fázisú komposzt előállítása a II. fázisú komposzt becsírázásából következik. Egy újabb hőkezelő alagútban nagy tömegben történik az átszövetés, amely 14-17 napig tart 25-27 °C-on (Győrfi 2008). Az átszövetés ellenőrzött körülmények közt zajlik, megfelelő higiéniát betartva. A III. fázisú komposzt előnye, hogy a termesztő megspórolja az átszövetés időszakát. Az átszövetés energiaköltsége nem a termesztőt terheli közvetlenül (hanem a komposzt árában fizeti ki) és a II. fázisú komposzthoz képest a termésmennyiség nőhet. Mivel az átszövetés szigorúbb körülmények közt zajlik, mint egy átlagos termesztőnél, ezért a kórokozók és kártevők általában nem okoznak nagy termés kiesést. A III fázisú komposzt tápanyagtartalma magasabb, ezért ugyanakkora termőfelületről több gomba szedhető (Morrissey 1995). Hátrányként merülhet fel a II. fázishoz képesti magasabb ár, a szedésnél gondot okozó egyszerre megjelenő termőtestek sokasága, ezzel nehezítve a szedést és a nyári telepítéseknél a III. fázisú komposzt túlmelegedhet az egységnyi területen lévő nagyobb komposztmennyiség miatt (Morrissey 1995).

Mivel Magyarországon mára a csiperkegomba nagy hányadát a felszíni, úgynevezett Holland-házakban állítják elő, így a termesztés ismertetése is ennek a technológia analógiáján keresztül történik.

Betárolás: A komposztot csak kifertőtlenített és hőkezelt termesztőblokkokba tárolják be, ahol több szintű polcsorok helyezkednek el. A termesztőblokk hátsó fala teljes egészében nyitható, így a komposztot és takaró földet szállító tehergépjárművek könnyen hozzáférnek a polcsorok végeihez. A takaróanyagot és komposztot állítható magasságú futószalagrendszerrel tárolják be a létesítménybe. A blokkban elhelyezett polcsorok egyes eleminek fő alkotórésze a polcelemek alján lévő erős szövésű szőnyeg. A kamionokról beérkező alapanyag erre a szőnyegre érkezik (18-27 cm vastagon), amelyet a polcsor másik végétől gépek húznak, így a komposztot és takaró földet szó szerint behúzzák a polc egyik végétől a másikig. Egy nagyszabású Holland-házás létesítményben akár 4 polcsor is lehet, a polcsorok akár hatszintesek is lehetnek és közel 18 m hosszúak és 1,34 m szélesek. Így a hasznos termesztő felület akár 520 m² is lehet (Györfi 2008).

Takarás: A termőtestek a takaróanyag felületén képződnek. Takaróközeg nélkül a csiperke nem, vagy csak alig hoz termőtesteket. A takaró föld biztosítja a szükséges vízmennyiséget a termőtesteknek és megvédi a komposztot a kiszáradástól. A takaróanyag felületéről történő párolgás a termesztő helyiségben lévő páratartalom megtartásában is szerepet játszik. Szerkezete és CO₂ megtartó képessége elősegíti a micélium felfele történő növekedését. Az abiotikus és biotikus feltételek megteremtésével biztosítja a termőtestképzést, valamint védelmet nyújt a hőingadozásokkal szemben (Györfi 2008).

Holland-házás technológiánál a takaró földet egyidőben juttatják ki a komposzt felületére betároláskor. A kamionokról érkező takaró földet a futószalagon érkező komposzt tetejére rétegzik egy speciális adapter segítségével.

Lappangási időszak: A takarástól a termőtestek megjelenéséig eltelt időt lappangási időnek nevezzük. Ez alatt az idő alatt a csiperke micéliuma átszővi a takaróközeget. A kijutatott víz mennyisége és az öntözések gyakorisága határozza meg a micélium fejlődését a takaróanyagban, ami közvetlenül befolyásolja a terméshozamot és annak minőségét is. (Györfi 2008).

Termőre fordítás: A termesztésnek ez az egyik legkritikusabb szakasza. A termőtestek indukálása céljából viszik le a 25-27 °C-os komposzt hőmérsékletét levegő befűtésével 18-20 °C-ra, míg a CO₂ szintet 5000-6000 ppm-ről 1800 ppm-re, a relatív páratartalmat 95%-ról 92%-

ra csökkentik. A hirtelen környezeti változásokat a gomba egy stresszhatásnak éli meg, befejeződik a micélium vegetatív növekedése és szaporodás céljából átlép a generatív ciklusba, azaz megindul a termőtestképződés. A vegetatív szakasz megszűnését elsősorban az említett három tényező befolyásolja: a hőmérséklet, a CO₂-mennyisége és a relatív páratartalom csökkenése (Győrfi 2008).

Termőidőszak: Az időszak hossza függ a termesztési körülményektől, a termesztett fajtától, a takaróanyag minőségétől és a termesztő szándékától, hogy hány hullámot kívánnak szedni. A termőidőszak alatt a levegő hőmérséklete általában 18 °C, a komposzté 20 °C körül van, a CO₂ -szint a termőidőszakban 600-1800 ppm, a relatív páratartalom általában 90-92% (Győrfi 2008).

A csiperkegomba is, mint minden termesztett gombafaj, terméshullámokban terem. A termőtestek szinkronban fejlődnek, néhány napon belül válik többségük szedéséretté. A friss fogyasztásra szánt gombát többnyire a biológiai érettség előtt, gazdasági érettségben szedik. Termesztési körülményektől függően általában 4-5 nap alatt szednek le egy hullámot. Az I. és II. hullám között 5-6 nap, míg a II. és II. között 8-9 nap telik el. Napjainkban maximum 3 terméshullámot várnak meg a csiperkegomba termesztésében, utána kihordják a letermett komposztot, takarítanak, fertőtlenítenek, és újból telepítenek. A letermett komposztot elsősorban kiskertekben, de zöldség- és virágkertészetekben, faiskolákban, gyümölcstelepítésnél előszeretettel alkalmazzák, mint olcsó tápanyagforrás (Győrfi 2008).

2.2. A SCIARIDAE FAJOK ÁLTALÁNOS LEÍRÁSA

2.2.1. Elterjedés és előfordulásuk

A gombaszúnyogok (Diptera, Sciaroidea, Sciaridae) (más néven gyászsúnyogok, tőzeglegyek) a Föld minden kontinensén előfordulnak, még az extrém és kietlen régiókon, mint például az Antarktisz közelében, vagy a déli-sarkkörön található szigeteken (Menzel és Mohrig 2000). Magas hegységekben folytatott expedíciók során is találtak a faunára új gombaszúnyog fajokat. A Himalája hegységben, 4000 m tengerszint feletti magasságban is előfordulnak ezek a rovarok (Menzel és Mohrig 2000). Léteznek olyan fajok, amelyek a sivatagi életmódhoz alkalmazkodtak, például a *Parapnyxia* fajok, a nappali forróságot a homokba beásva vészeli át (Mohrig és Blasco-Zumeta 1995). A gyászsúnyogok a mérsékelt égövön bárhol megtalálhatóak, fajszaik igen gazdag. Lombhullató, vagy tűlevelű erdőkben, vegyes társulásokban, lápokban, házikertekben, réteken, legelőkön, ruderalis területeken, szinte mindenhol előfordulhatnak. Sciarid fajokat rendszeresen találnak alagutakban vagy bányajáratokban, mészkő barlangokban (Menzel és Mohrig 2000). Egyes fajok kizárólag barlangokban élnek, (troglofil, troglobionta) mint például a *Corynoptera ofenkaulis*, vagy a *Bradysia forficulata* fajok (Menzel és Weber

1994; Mohrig *et al.* 2013). Napjainkig közel 1800-2000 gombaszúnyog fajt írtak le, ebből ~800 faj Európából ismeretes. A gombaszúnyogok taxonómiájával rendkívül kevesen foglalkoznak, ugyanakkor a taxonómusok nagyjából 20 000-re becsülik a fajsza­mot. Számos terület gombaszúnyog faunája még feltérképezetlen, főleg a trópusi régiókban feltételezhető, hogy nagy számban fordulnak elő azonosítatlan fajok (Menzel és Mohrig 2000).

A gombaszúnyogok terjedését méretükből adódóan elősegítették az erősebb légmozgások, viharok. Az intenzív mezőgazdasági kereskede­és következtében az ember is hozzájárult ezeknek a mikro-dipteráknak a terjesztéséhez. A nem megfelelően kezelt talajjal, cserepező közeggel, vagy különböző mulcsanyagokkal könnyen bevihetjük ezeket a rovarokat a természetöberendezésbe, üvegházakba. Az ilyen helyeken a gyászszúnyogok optimális körülményeket találnak és gyorsan felszaporodnak. Világszerte a leggyakrabban előforduló fajok a *Pnyxia scabiei* Hopkins, *Allopnixia patrizii* Freeman, *Cratyna pernicios*a Edwards, *Lycoriella ingenua* Dufour, *Lycoriella castanescens* Legensdorf, *Bradysia amonea* Winnertz és *Bradysia ocellaris* Comstock. Néhány faj óriási számban van jelen egyes erdőkben, míg mások az üvegházakban és mezőgazdasági területeken okoznak problémát (Menzel és Mohrig 2000).

2.2.2. Biológijuk

A kifejlett egyedek viszonylag rövid ideig élnek (2-10 nap) és csak folyadékot vesznek fel. A többnyire szárnnal rendelkező gombaszúnyogok fürgén mozognak, ugyanakkor viszonylag rosszul repülnek. A gombaszúnyogok udvarlási magatartását és párosodását viszonylag kevesen tanulmányozták behatóbban. Blaschke (1986) folytatott mélyebb tanulmányozást a témában, ahol *Bradysia* és *Lycoriella* fajok párosodási viselkedését vizsgálta. Blaschke feltételezte, hogy a hímek párzásra való hajlandóságát elsősorban feromonok irányítják. A nőstények ugyanakkor semmilyen viselkedésbeli változást nem produkáltak és a folyamat alatt végig passzív­nak bizonyultak. Feljegyezte továbbá, hogy az udvarlás a hímek szárny rezegtetésével kezdődik, valamint a nőstény megközelítése cikk-cakk, vagy körkörös irányban történik. Ha a nőstény elfogadja az udvarló hím­et, akkor a hím a potroh előre nyújtásával „kapcsolódik” a nőstényhez a hipopígiumával. A hipopígium a nemi szervekkel együtt elforog, hogy a hím és nőstény nemiszerv a potrohszelvényeken megfelelően találkozzanak. Mivel a spermaátvitelhez szoros kapcsolatra van szükség, így a hímnek erősen kell megragadnia a nőstényt. A hímek kikelést követően rögtön keresni kezdik a nőstényeket. A nőstények párosodási magatartását a napszak nem befolyásolja különösképpen (Blaschke 1986). Mivel az ivarérettség szinte azonnal kialakul, így a kikelést követő, még nem teljesen kitinizálódott egyedek is párosodhatnak (Wessel 1990).

A megtermékenyített nőstények a tojásokat általában csomókban rakják le, de vannak

fajok, amelyek koszorú alakban, vagy tojás-szálakat képeznek. A nőtények a szubsztrátba (famulcs, talaj, stb.) rakják a tojásokat, előszeretettel olyan helyre, amely nyirkos, nedves, ahol a mikroklimatikus viszonyok kielégítőek. Beling (1868) kísérletében, nőtényenként 60-130 tojást számolt, amelyeket kissé megnyúltak, fényes felületűnek és opálos-áttetszőnek írt le (Beling 1868). A pre-adult stádium (L1-L4 lárva, báb) teszi ki a gombaszúnyogok életének a nagy részét. Négy lárvastádiumot lehet megkülönböztetni a fejtokátmérő alapján. A lárvák igen diverz helyeken képesek fejlődni, főleg bomló növényi maradványokon, komposzt kupacokban, korhadó és gombák által kolonizált fákban, talajban gyökerek és gumók közelében, állati ürülékben, elhagyatott madárfészkekben, vagy emlős vackokban is. A fejlődési időt természetesen a hőmérséklet és a táplálékforrás határozza meg. Pobožný (1976) 10 °C-on nevelt *Bradysia brunnipes* fajt, és közölte, hogy 24 és 30 nap után keltek ki a tojások, majd ezt követően 55-70 napig fejlődtek a lárvák (L1-L4). Az imágók a bábokból 29-36 nap után keltek ki. Mások mindösszesen 4 hetes fejlődési időről számoltak be, ha szobahőmérsékleten (24-25 °C) tenyésztettek *Bradysia* fajt. Heugens (1980) egy azonosítatlan *Lycoriella* faj fejlődését írta le üvegházi körülmények között (18-22 °C) és 17 napos fejlődési időről számolt be: 4 nap után a tojásokból kikeltek a lárvák, a lárvák fejlődése az egyes stádiumok között 2 napig tartott, 2 nap alatt végbement a bábozódás, és 2 nap elteltével megkezdődött az imágók rajzása. Frouz és Nováková (2001) *L. inegnua* fajt tenyésztett laboratóriumi körülmények között. Általánosan, egy generáció kifejlődéséhez 18 nap volt szükséges 25 °C-on, ez az idő jelentősen elhúzódott 15 °C-on (40 nap). A fajok fejlődési hőküszöb értéke általánosan 7,6 °C. Az egyes fejlődési alakok ideje általában a következő (22 °C-on): tojás alak: 3-4 nap, L1-es lárva stádium: 2-3 nap, L2: 3-5 nap, L3: 5-7 nap, L4: 5-7 nap, báb: 1-2 nap. Az imágók párosodást követően hamar elpusztulnak, átlagosan 5-7 napig élnek (Frouz és Nováková 2001).

Természetes körülmények között számos gyászsúnyog faj lárvája hibernálva telel át és így vészeli át a hideg évszakot. Érdekességgé érdemes megjegyezni, hogy ha a lárvák száma a táplálékforráshoz képest magas, akkor egyes fajok lárvái csapatostul útnak indulnak új táplálékforrást keresni. Ha azonban nem képesek a lárvák elvonulni, akkor a populáción belül megjelenhet a kannibalizmus jelenség. Általában a frissen bábozódott, vagy frissen kikelt lárvák esnek ennek áldozatául (Bathon és Schumann 1989; Kühne *et al.* 1994).

2.2.3. Morfológiai megjelenésük

Morfológiájukat tekintve a Sciaridae családba tartozó gombaszúnyogokra jellemző, hogy az imágók 3-5 mm nagyságúak, törekeny felépítésű, fekete-sötét színű rovarok (1. ábra). Nagy, összetett szemekkel, és hosszú fonalas csápokkal rendelkeznek, amelyeket jellemzően 45 fokos szögben tartanak (2. ábra) (Fletcher és Gaze 2008; Györfi 2010). A nőtényt a hímthől könnyű

megkülönböztetni, mivel a hímek egy speciális, párzást segítő fogókészülékkel (hipopígium) rendelkeznek a potrohuk végén (3-4. ábra) (Menzel és Mohrig 2000). Továbbá a szárnyban található Y alakú erezet is egy fontos határozó bélyege a gombaszúnyogoknak (1. ábra) (Fletcher és Gaze 2008).



1. ábra: Nőstény *Lycoriella ingenua* imágó (Fotó: Kecskeméti, 2016)



2. ábra: *Lycoriella ingenua* hím összetett szemei és csápjai (Fotó: Kecskeméti, 2016)



3. ábra: *Bradysia impatiens* potrohvégén található fogókészülék azaz hipopígium (Fotó: Kecskeméti, 2017)

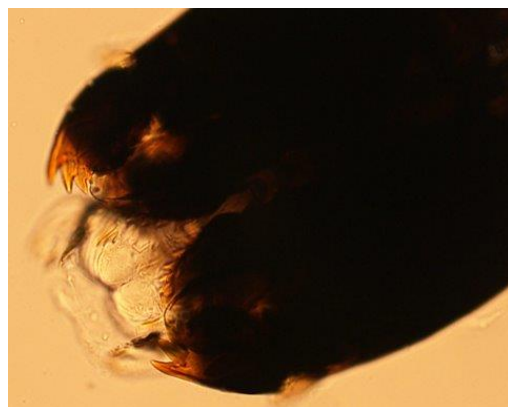


4. ábra: *Lycoriella ingenua* hipopígiuma (Fotó: Kecskeméti, 2019)

Lárváik (5. ábra) 8-12 mm hosszúak, lábatlanok, leginkább a nyüvekhez hasonlíthatóak. Azonban a nyüvekkel ellentétben nem kitines szájhoroggal rendelkeznek, hanem fejlett rágóik és erősen kitinizált, fényes fekete fejtokuk van (Fletcher és Gaze 2008) (5-6. ábra). A lárvák belső szervei láthatóak (5. ábra), mivel kültakarójuk majdnem teljesen áttetsző (Fletcher *et al.* 1989). A lárvák a kellő fejlettség elérése után szabadon bábozódnak (7-9. ábra) (Menzel és Mohrig 2000). A tojások opálos színűek, amelyek egészen áttetszővé válnak a lárvák kikelése előtt (10. ábra) (Fletcher és Gaze 2008, Menzel és Mohrig 2000).



5. ábra: Gombaszúnyog lárvája; az áttetsző kültakaró láthatóvá teszi a belső szerveket (Fotó: Kecskeméti, 2017)



6. ábra: Gombaszúnyoglárva szájszerve (Fotó: Kecskeméti, 2018)



7. ábra: Frissen bábozódott *Lycoriella ingenua* (Fotó: Kecskeméti, 2017)



8. ábra: Kikeléshez közeli gombaszúnyog bábok (*Lycoriella ingenua*) (Fotó: Kecskeméti, 2016)



9. ábra: Bábról készült fénymikroszkópos felvétel (Fotó: Kecskeméti, 2018)



10. ábra: Gombaszúnyog tojások (Fotó: Kecskeméti, 2016)

2.2.4. Árnyszúnyog fajok morfológiai határozása

A Sciaridae család fajainak azonosítása nagy szakértelmet igényel. Lárvák alapján szinte lehetetlen az egyes fajokat pontosan meghatározni, mivel testfelépítésük igen hasonló, nincsenek kutikuláris képződmények, vagy jellemző pigmentációk a lárva testén, amely alapján pontosan lehetne azonosítani a fajokat. Hasonlóképpen bábok morfológiai vizsgálatával sem lehetséges biztos fajazonosítást végezni. Minden esetben a kifejlett hímek testén található fontosabb taxonómiai bélyegek vizsgálata alapján lehet nagy biztonsággal a fajokat (vagy nemzetségeket) meghatározni.

Pontos, fajszerű azonosítást a gombaszúnyogok nemiszerv vizsgálatával tudunk végezni. A női nemiszervek diagnosztikai szempontból nem jelentősek, ezért taxonómiailag a hím nemiszerv morfológiai felépítését kell figyelembe venni. A párzást segítő fogó-szerv, más szóval, a hipopígius változatos alakú lehet és számos diagnosztikai értékű képlet található meg rajta. A felületén megtalálható finom struktúrák jelentik gyakran az egyedüli (vizuális) markert, amely alapján biztos fajmeghatározást tudunk végezni. A hipopígius roncslódása, vagy deformációja hibás megállapításhoz vezethet minket azonosítás közben. A potrohon található hipopígius, egy pár karomszerű nyúlványból áll, amellyel a hím megragadja nőtény fajtársát a párzás ideje alatt. Ahhoz, hogy az ivarszerveket tartalmazó potrohszelvények találkozzanak és a spermaátvitel megtörténjen, szoros kapcsolatra van szükség a két egyed között, így a párzás teljes ideje alatt a hím a nőtényt szorosan fogja a hipopígius segítségével. Fontos bélyeg maga a hipopígiust alkotó egy-egy karom alakja: lehetnek végük felé haladva kihegyesedőek (*Lycoriella agraria*), vagy lekerekített alakúak (*Bradysia impaiens*). Fontos továbbá, hogy a karmok egyenesen keskenyednek (*Lycoriella ingenua*), vagy bizonyos részekén kiszélesednek (*Lycoriella sativae*), jellegzetes görbületben törnek-e meg (*Sciophila eryngii*). A karom végén rendszerint durva szőrképletek, „fogak” találhatóak, amelyek elsősorban a nőtény megragadását segítik. Hasonló „fogszerű” képleteket találhatunk a hipopígius karmok belső oldalán is. Ezek darabszáma, alakja, fontos bélyeg, amely elősegíti a faj pontos azonosítását. Továbbá a karmok bazális végén található hialin szőrképletek is diagnosztikai értékűek. Faji azonosítóbélyeg lehet a hipopígius ventrális alapjánál található intergonokoxális lebeny alakja és a rajta található szőrképletek mintázata is.

Pontos faji azonosítás (morfológiailag) egyedül a hím ivarszerv alapján lehetséges, ugyanakkor vannak egyéb bélyegek, amelyek nagyban segítik a határozást csoport, vagy nemzetség szinten. Egyik ilyen fontos családhatározó bélyeg az ajaki tapogatók felépítése. Családbélyeg az ajaki tapogatók szegmentáltsága, valamint a szegmentumok alakja. Az ajaki tapogató állhat egyetlen (*Scythropochroa*, *Parapnyxia*), kettő (*Xylosciara*), vagy három ízűből is

(*Bradysia*, *Phytosciara*, *Lycoriella*). Az egyes ízek alakja is hordozhat taxonómiaiilag fontos információt. Az ajaki tapogató bazális íze lehet vékony, megnyúlt (*Phytosciara flavipes*), hosszúkás-kerekded (*Keilbachia nepalensis*), vagy ovális-kerek (*Lycoriella ingenua*). Hasonló változatos alakja lehet a többi csápíznek is. A tapogató alapi-ízén megtalálható érzékgödör megjelenése is hasonlóan fontos bélyeg. Az érzékelő gödör lehet jól elhatárolható, sötét színű (*Lycoriella castanescens*), vagy világos, nem behatárolható is (*Xylosciara microdon*).

Az első pár lábszáron, a *tibia* és *tarsus* ízesülésénél megtalálható kutikuláris képlet és a benne található szőrök alapján az egyes nemzetségek biztonsággal határozhatóak. *Lycoriella ingenua* esetében egy patkó alakú kutikula képletben helyezkednek el a sörték, amelyek egyenes lefutásúak.

A csáp fölött elhúzódo szemhidat alkotó ommatidia-sor száma különbözhet az egyes csoportok és/vagy nemzetségek között. A legtöbb palearktikus fajnak 2-3 ommatidia sor alkotja a szemhidat, ugyanakkor vannak nemzetségek (*Schwenckfeldina*, *Trichosia*, *Leptosciarella*, *Phytosciard*) ahol az ommatidia sorok száma 4-5 lehet. Ritkább, mikor a szemhidat alkotó ommatidia-sorok száma ettől kevesebb (pl: *Bradysia acerpontia* Mohrig - Menzel). Vannak olyan fajok, amelyeknek a szemhídjuk igen keskeny, valamint a középső régióban hiányoznak is az ommatidiumok (*Mohrigia hippai* csoport). Továbbá a szemhíd teljesen hiányozhat (*Pnyxia* fajok), vagy csak igen kevés ommatidium található rajta (*Allopnixia* fajok).

A csápot felépítő flagellumok, valamint a rajtuk megtalálható szörképletek egyedül nem diagnosztikai jelentőségűek, ugyanakkor fajleírásoknál rendszerint a csáp negyedik flagellumáról készülnek rajzok, feljegyzések. Legtöbb esetben a flagellum hossz:szélesség arányát tüntetik fel, a csápízen található szőrökről és az egyes flagellumok ízesüléséről („nyaki” részéről) készülnek leírások.

Fontosabb határozókönyvek:

- Freeman P. (1983): Sciarid Flies (Sciaridae) (Handbooks for the Identification of British Insects 9/6).
- Menzel F., Mohrig W. (2000): Revision der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae). [A Revision of the Palaearctic Black Fungus Gnats (Diptera: Sciaridae)].
- Oosterbroek P. (2015): The European Families of the Diptera Identification, Diagnosis, Biology

2.2.5. Gombaszúnyogok mint kártevők

A Sciaridae család tagjai igen széles lélettérrel rendelkeznek és szinte a világ minden részén megtalálhatóak. A gombaszúnyogokat az erdei gombák által kolonizált, korhadó, vagy kidőlt fákban, azok kérgei alatt találhatjuk meg, de ugyanúgy jelen lehetnek az avarban vagy trágyakupacokban is (Binns 1981). A legtöbb gombaszúnyog a talajban található gombafonalakat és bomló szerves anyagokat fogyasztja és nagy részük nem tekinthető kártevőnek (Mead és Fasulo 2001). Azonban vannak olyan képviselőik is, amelyek a burgonya, búza, vöröshere, lucerna, örökzöld magoncok és több dísznövény, tulipánhagyma, páfrányok, begónia, díszcsalán, muskátlik, kaktuszok, fiatal orchideák és dracénák szöveteit fogyasztják (Mead és Fasulo 2001, Hungerford 1916). A gombaszúnyogok által okozott kártétel a megtámadott kultúrától függően különböző lehet. Növényházi zöldség- és dísznövénytermesztésben a fiatal palánta, vagy dugványnövények zsenge hajszálgököreit fogyasztják a lárvák. A fejlődő palánta vagy dugvány így nem képes megfelelően vizet felvenni, amelynek következtében hervadni kezd (Mead 1978). A gombaszúnyogok a hajtatott kultúrákban nem csak a közvetlen kártételükkel okoznak termés kiesést. A rágóikkal ejtett sérüléseken keresztül a fiatal növényt talajlakó patogén gombák fertőzhetik meg (Fawzi és Kelly 1982, Cloyd 2015).

A lárvák közvetlenül is terjesztenek néhány kórokozót, a *Pythium* spp., *Fusarium* spp. és *Verticillium* spp. talajlakó gombákat (Gardiner *et al.* 1990; Kalb *et al.* 1986; Gillespie és Menzies 1993). Az imágók terjeszthetnek olyan növényi kórokozókat is, amelyek a gazdanövény földfelszín feletti részein fejlesztenek szaporítóképletet, amelyek megtapadnak a rovar testfelszínén. Ilyen kórokozók lehetnek többek között a *Botrytis cinerea*, *Fusarium avenaceum*, *Fusarium acuminatum*, *Thielaviopsis basicola*, *Verticillium albo-atrum* és *Verticillium dahliae*, amelyeket az egészséges növények felületére juttathatnak az imágók (Cloyd 2015). Az imágók nem képesek viszont például a *Pythium* spp. kórokozót terjeszteni, mivel a kórokozónak minden fejlődési alakja és szaporító képlete a talajfelszín alatt alakul ki (Braun *et al.* 2010).

A gombatermesztésben való megjelenésüknek nagyobb a jelentősége, ugyanis ezek a rovarok tekinthetőek a termesztett gombák legveszélyesebb kártevőinek az egész világon (White 1985, Andreadis *et al.* 2015). Általánosan három fajt tesznek felelőssé az okozott károkért: *Lycoriella castanescens* Lengersdorf, *Lycoriella ingenua* Dufour és a *Bradysia ocellaris* Comstock, (Binns 1980). A lárvák felélik a komposztot, ezzel vizet és tápanyagot vesznek el a fejlődő micélium elől. Valamint a lárvák által nagy mennyiségben képzett ürülék kedvezőtlen irányba tolja el a komposzt pH szintjét. Az ürülékükkel szennyezett szubsztrátumot így már nem tudja hasznosítani (például) a csiperkegomba micéliuma (Shamshad *et al.* 2008). A komposztban

fejlődő micéliumfonalakat is fogyasztják, továbbá erős rágóikkal képesek a fiatal termőtestekbe is belerágni, amely ennek hatására elbarnul, majd később elpusztul. A fejlettebb termőtestek nem feltétlenül pusztulnak el a táplálkozás hatására, így a jellemzően a tönkön keletkező kártétellel már csak a szedési időszakban szembesülnek a termesztők (11-12. ábra) (Győrfi *et al.* 2004). A lárvák által ejtett sebzéseken keresztül a károsított termőtestek gyakrabban fertőződnek meg patogén szervezetekkel, mint az épek (Győrfi 2010).

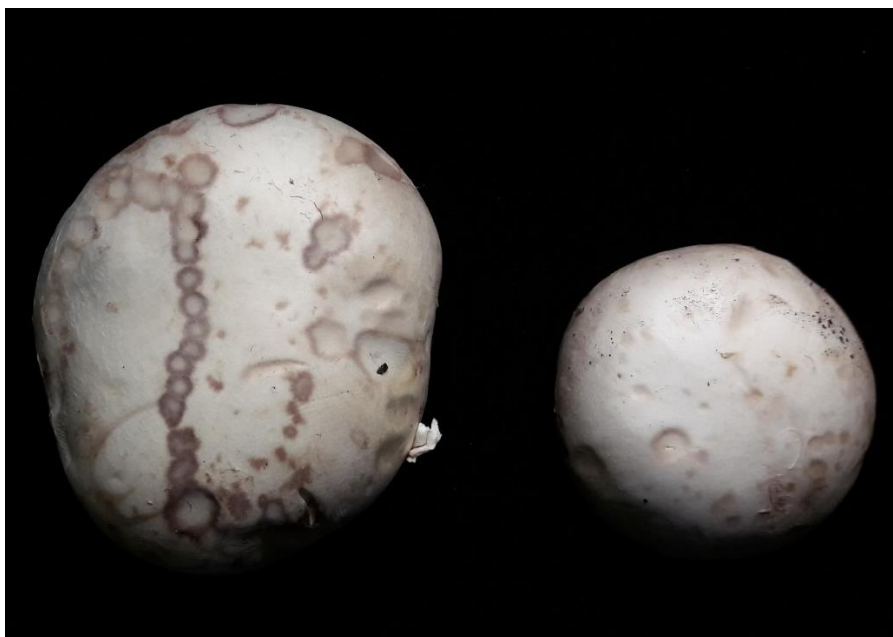


11. ábra: Gombaszúnyoglárva által károsított *Pleurotus ostreatus* termőtest
(Fotó: Kecskeméti, 2018)



12. ábra: Gombaszúnyoglárva által károsított csiperketermőtest tönkje
(Fotó: Kecskeméti, 2019)

A gombaszúnyogok lárváinak nem feltétlenül kell gombamicéliumot fogyasztani ahhoz, hogy teljesen kifejlődjenek, ugyanakkor a micélium fogyasztása serkentően hat a lárvák fejlődésére (Chang és Miles 2004). A lárvák mellett jelentős kárt okoznak az imágók is (White 1986). Az imágók kitinszörökkel borítottak, így sok patogén-gomba szaporító képleteit hordozhatják magukon, amelyeket könnyedén magukkal vihetnek egyik termesztőhelyiségből a másikba (Menzel és Mohrig 2000; Győrfi 2010; Fletcher és Gaze 2008). Bizonyított, hogy a gombaszúnyogok képesek terjeszteni a szárazmólé betegséget (13. ábra) és a *Trichoderma* komposztpenész spóráit is (Győrfi 2010). Továbbá nem ritka, hogy az imágók testén kártevő atkák is utaznak potyautasként (Győrfi 2010). A gombaszúnyogok nem szezonálisan fordulnak elő, egész évben jelen lehetnek a termesztőlétesítményben (Fletcher és Gaze 2008). Nagyszámú felszaporodásuk esetén akár egy teljes termőhullám kiesésével is számolniuk kell a termesztőknek.



13. ábra: Gombaszúnyog vektortevékenységeinek nyoma csiperkegombán. A termőtest felületén látható besüppedő, éles körvonallal határolt foltokat a *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* patogén gomba okozta (Fotó: Geösel, 2018)

2.3. GOMBASZÚNYOGOK ELLEN ALKALMAZOTT NÖVÉNYVÉDELMI ELJÁRÁSOK

A gombaszúnyogok ellen alkalmazott módszereket három nagyobb csoportra lehet bontani: kémiai szerekre, biológiai ágensekre, valamint agrotechnikai megoldásokra.

2.3.1. Kémiai készítmények

A kezdeti védekezési próbálkozások egyike volt a komposzt és takaróföld inszekticiddel való kezelése, amely a termesztőközegben élő lárvákat pusztította el. Ugyanakkor, a termesztett gombafaj növekedése, termés hozama erősen függött a felhasznált növényvédőszerektől (Cantelo *et al.* 1982; White 1983), valamint, hogy a komposztot, vagy takaróföldet impregnálták e. (Wyatt 1977; Wyatt 1978). A benzén-hexaklorid port keverték elsőként komposzthoz, mint inszekticid és eleinte úgy vélték, hogy ez nem gátolja a micélium növekedését, vagy okoz egyéb problémát a gombák termesztésében (Shanahan 1948). Később bebizonyosodott, hogy a benzén-hexaklorid por visszaveti a termőtestfejlődést, valamint csökkenti a hozamot is. 1960-as évektől kezdve különböző sókkal végeztek kísérleteket. Az ammónium-, kálium- és nátrium-sók komposztba keverése többnyire négy végeredményt okozott: késleltették a termőtestek megjelenését, csökkentették a termőtestek darabszámát, a termőtestek méretét növelték, valamint a teljes hozamot csökkentették (Flegg 1961). Ugyancsak a 60-as években foglalkoztak a lindán és aldrin vegyületekkel. Korábban a lindánt fejtetvek és rühatkák ellen használták, míg az aldrint vetőmag és talajfertőtlenítőként alkalmazták. A diazinon volt az első olyan hatékony, komposztba

keverhető hatóanyag, amelyet engedélyeztettek gombaszúnyog ellen az Egyesült Államokban, a 60-as években (Cantelo 1981). A gombaszúnyogok elleni védekezésben a konvencionális kémiai szereken kívül a rovarfejlődésszabályzó hatóanyagok bevonását is vizsgálták. A rovarfejlődésszabályzók a 60-as évek egyik leggyorsabban fejlődő inszekticidcsaládja volt (Harris és Waindle 1980). A legtöbb fejlődésszabályzó alacsony kockázatú, mivel célszervezetre specifikusak és a környezetre csak alacsonyan toxikusak. Az ilyen inszekticidek általában a rovar juvenilis stádiumában hatnak. A hatásmechanizmusuk alapján három csoportba lehet osztani a fejlődésszabályzókat; juvenil hormon analógok, ekdizon hormon antagonisták és kitin szintézis gátlók. A kitinszintézisgátló anyagok közé tartozó diflubenzuron volt az első benzoilurea, amelyet szerves foszforsavészter rezisztens *L. auripila* vonalak ellen használtak 1975-ben (White 1986). Az Egyesült Államokban a diflubenzuron volt az első bejegyzett gombaszúnyogok elleni rovarfejlődésszabályzó készítmény a gombatermesztésben 1982-ben (Ware 2004). Franciaországban az első fejlődésszabályzó, amelyet a gombaipar alkalmazott az a metoprén juvenilhormon analóg volt 1986-ban (Clift és Terras 1992). Jó eredményeket értek el ezzel a hatóanyaggal *L. auripila* gombaszúnyoggal szemben, de a legjobb hatást akkor érték el, amikor a takaró földbe a metoprén mellett, diflubenzuront és lindánt is belekeverték (White 1979).

Ugyanakkor a túlzott növényvédőszer felhasználás elősegítette a rezisztens gombaszúnyog populációk megjelenését világszerte (Shamshad 2010), beleértve hazánkat is, ugyanis a hazai termesztők elmondása alapján az alkalmazott kémiai készítmények hatásfoka elmaradt a korábbi évekhez képest. A védekezést a toleráns populációkon kívül tovább nehezítette a diflubenzuron hatóanyag kivonása is (élelmezésegészségügyi okok miatt), így mára egyedüli megoldást a szigorú agrotechnikai eljárások és biológiai ágensek jelentik.

2.3.2. Biológiai védekezés

Entomopatogén fonálférgesek

A leghatásosabb biológiai preparátum, amelyet a gombatermesztésben alkalmaznak gombaszúnyogok ellen, legtöbb esetben valamilyen entomopatogén fonálférget tartalmaz. A Heterorhabditidae és Steinernematidae családba tartozó fonálférges számos rovarnak az obligált parazitái. Ezeket a nematódákat világszerte használják különböző rovarok ellen, mint hatékony biológiai preparátum. Növénytermesztésben (Richardson 1983) kívül, intenzív állat- és baromfityesztésben is alkalmazzák a fonálférgeket, főként a házilégy, *Musca domestica* ellen (Renn *et al.* 1985). A Steinernematidae családban négy ismert faj van, amelyekből a *Steinernema feltiae* bizonyult a leghatásosabbnak gombaszúnyogok ellen. Mind a *Bradysia* és *Lycoriella* nemzetségbe tartozó fajok fogékonyak a *S. feltiae* fonálféregre, ugyanakkor a fertőzőképességében van némi különbség (Gouge és Hague 1995). Richardson (1987) bebizonyította, hogy a

M. halterata púposhátú légy és *L. mali* gombaszúnyog lárváját képes parazitálni a *S. feltiae* és *Heterorhabditis heliothidis* fonálféreg, amelyek csökkentették a kikelő phorid és gombaszúnyog imágók számát. Az entomopatogén fonálféreg fertőző juvenilis alakjai a közegben élő gombaszúnyog lárvák száj-, légző, vagy végbélnyílásán keresztül hatolnak be a gazdaállatba. A gazdaállat szervezetében a fonálféreg testében lévő szimbionta baktériumok elszaporodnak (*S. feltiae* esetében *Xenorhabdus bovienii* baktérium) és olyan toxint termelnek, amelynek következtében a gazdaállat megbénul, majd 24-48 óra alatt elpusztul. A fonálféreg az elpusztult állat testében tovább szaporodnak. A fiatal fonálféreg lárvák a bomló tetemet fogyasztják és a táplálkozással együtt újra felveszik a szimbionta baktériumokat, ami által az új fonálféreg generáció is fertőzőképes lesz. Általában 2-3 generáció tud kifejlődni egy lárvá tetemében. Az elpusztult gombaszúnyog lárvá felélését követően a fonálféreg lárvák elhagyják a halott lárvá testét és új zsákmány után kutatnak (Renn 1998). Számos kísérletben igazolták az entomopatogén fonálféreg alkalmazhatóságát gombaszúnyogok ellen.

Közel 72-81%-os mortalitást értek el a *L. mali* lárvái ellen amikor a *S. feltiae* fonálféregket a komposztba juttatták ki, 620 nematóda/cm² dózis mellett (Nickle és Cantelo 1991). Hang *et al.* (1992) hat különböző fonálféreg hatékonyságát vizsgálta *L. solani* gombaszúnyog ellen: *Steinernema bibionis*-Otio, *S. feltiae*-Mexican, *S. feltiae*-Agriotos-24, *S. feltiae*-Mex Kapow, *S. feltiae*-Beijing és *H. heliothidis*. Leghatásosabbnak a *S. Feltiae*-Otio törzs bizonyult, közel 90%-os mortalitást gyakorolt a *L. solani* lárvákra. Az egyesült királyságban a *L. auripila* elleni védekezés akkor vált hatásossá, amikor a *S. feltiae* nematódákat a takarófüldre juttatták ki (Grewal és Richardson 1993). A *S. feltiae* ScP törzs hatékonyságát *L. mali* ellen is vizsgálták. Alacsony fertőzöttség esetén (<5 gombaszúnyog/ragacs lap) az ScP törzs 85-94%-kal csökkentette a *L. mali* populációt, míg magas fertőzöttség (>10 rovar/csapda) és további *M. halterata* felülfertőzöttség esetén a fonálféreg törzs 56-83%-os populációcsökkenést eredményezett a két fajnál együttesen (Grewal *et al.* 1993). A *S. felatiae* hatékonyságát *L. auripila* ellen tovább vizsgálták 1993 és 1994 között, tálcás és zsákos gomba-termesztéstechnológiában is az Egyesült Királyságban. A vizsgált fonálféreg kiemelkedően hatékonyak bizonyultak és hamarosan terméket is előállítottak belőlük (Smith *et al.* 1994).

Vizsgálták a különböző kijuttatási módokat és kijuttatási időket is a *S. felatiae* fonálféreggel kapcsolatban. Megvizsgálták, hogy a fonálféreg hatékonysága hogyan változik, ha azokat az átszövetési idő felénél, a takarás előtt 1 nappal, a takarás után 1 nappal és a takarás után 7 nappal juttatják ki. Az eredmények megmutatták, hogy a komposzt kezelése drasztikusan csökkentette a *L. auripila* első nemzedékét (95-97%), míg a kései takarófüld kezelés inkább a második nemzedék egyedeit gyérítette. Az 1 x 10⁶ nematóda/m² dózis bizonyult a

leghatásosabbnak (Scheepmaker *et al.* 1995; Scheepmaker *et al.* 1997). Más kísérletekben is vizsgálták a *S. feltiae* optimális kijuttatási idejét. Az átszövetési fázis alatt, a komposztba juttatott fonálférgek nem váltottak ki elfogadható hatást a később bekövetkező *L. solani* fertőzés ellen. Egy ilyen korai kezelés csak korlátozottan tudta visszaszorítani a gombaszúnyogokat a termesztési időszakban, míg hasonló kezelés a takarás után közvetlenül, a kikelő gombaszúnyog számát min tegy 82%-kal csökkentette az első szedési hullámra (Jess és Kilpatrick 2000). A *S. feltiae* $1,5 \times 10^6$ nemtáda/m² dózisban sikeresen csökkentette a kikelő *L. ingenua* egyedek számát, amikor takarás után azonnal kezelték a takaró földet (Jess és Schweizer 2009).

Kim és munkatársai (2004) a *Steinernema carpocapsae* fonálférget vizsgálta *Bradysia agrestis* gombaszúnyog ellen, amely komoly problémákat jelentett a koreai növénysszaporító házakban. Vizsgálatai megmutatták, hogy a nematódafertőzés hatással volt a gombaszúnyogok tojásrakására is. A fertőzött rovarok 7 ± 2 db, míg az egészséges állatok 121 ± 25 tojást raktak le átlagosan. A *S. carpocapsae* fertőzőképessége függött a hőmérséklettől, valamint a célfaj fejlettségi stádiumától. A bábok és a harmadik-negyedik stádiumú lárvák mortalitása volt a legnagyobb, míg nem volt fertőzés a tojásoknál, valamint a fiatal lárvák esetében sem. Ausztráliában a *Steinernema feltiae* csak akkor volt hatékony a harmadik stádiumú *L. ingenua* lárva ellen, ha megemelt dózisban, közel LD₉₀ dózisban juttatták ki ($\sim 7,3 \times 10^6$ nemtáda/m²) (Shamshad 2008).

A *Steinernema feltiae* hatásos, biológiai védelmet nyújthat a gombaszúnyog lárvák ellen. Legkorábban a hőkezelésen átesett komposztot (II. fázis) érdemes kezelni, de a termesztési gyakorlatban elterjedtebb megoldás a takaró föld kezelése fonálférgekkel. Legegyszerűbb módja ennek, a fertőző lárvák kijuttatása az öntözéssel együtt megfelelő lyukméretű szórófejen keresztül (Jess és Kilpatrick 2000; Jess és Schweizer 2009).

Kísérleti jelleggel más biológiai ágensekkel is végeztek vizsgálatokat, hogy esetlegesen mely szervezeteket érdemes bevonni a gombaszúnyogok elleni védekezésbe:

Entomopatogén baktériumok

Chesire és Cheyne 1885-ben írt cikke óta, ahol a *Bacillus alvei* és a háziméhek európai költésrothadása közötti kapcsolatra hívták fel a figyelmet, számos rovar megbetegítő baktériumot írtak le (Chesire és Cheyne 1885). Több mint 90 patogén baktériumról számoltak be, amelyek betegséget idéznek elő ízeltlábúakban. Az első készítményt, amely valamilyen baktériumot tartalmazott, mint fő komponens, 1948-ban jegyezték be (Kawanishi és Held 1990). A *Bacillus* nemzetségbe tartoznak azon baktérium fajok nagyrésze, amelyekből biopreparátumot tartalmazó növényvédőszer készítenek (Aronson *et al.* 1986). A *Bacillus thuringiensis*-t sikeresen alkalmazták Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera és Coleoptera rend összesen több,

mint 137 rovarfaja ellen.

A *B. thuringiensis* sejtekben kitartó endospórákon kívül fehérjekristályok is képződnek. Ezek a kristályok rovarfaj specifikus pro-toxinok (Bulla *et al.* 1980). A rovar lárva középbelében található proteáz enzim (aminopeptidáz-N) hasítja a fehérjekristályokat, ekkor nyerik el végleges térbeli struktúrájukat és aktiválódnak a delta-endotoxin vegyületek. Az aktiválódott toxin megkötődik a rovar lárva bélcsatornájának a hámszövetén található receptorokon (szelektivitás alapja). A toxin hatására perforálódik a lárva tápcsatornája. A keletkezett lyukakon keresztül a középbel tartalma a lárva testébe jut. A lárva táplálkozása rövid időn belül leáll, majd később az állat szepszisben elpusztul. A hatékonyság elsősorban a felvett baktérium pro-toxin mennyiségétől függ (López *et al.* 2010). Mára közel 450 különböző fehérjekristály-szerkezetet írtak le, amelyek rovarokra (és rendekre) tekintve specificitást mutatnak (Baum *et al.* 1999). A *Bacillus thuringiensis* az egyik legfontosabb baktérium, amelyet sikeresen használtak lepke, bogár és légy kártevők ellen (Dulmage 1970; Goldberg *et al.* 1977; Krieg *et al.* 1983).

A *Bacillus thuringiensis* var. *israeliensis* (továbbiakban: Bti) törzset 1977-ben fedezte fel J. Margalit (Beckner és Margalit 1993). A Bti toxinja igen szelektív, különböző szúnyogokra és legyekre nézve mérgezőek. A Bti környezetre tekintve veszélytelen, ugyanakkor a legtöbb *Culex* faj lárváit percekben belül képes elpusztítani és hatásosnak bizonyult a legtöbb púposszúnyog faj ellen is (Beckner és Margalit 1993). A Bti-ben rejlő lehetőségeket gombatermesztésben is vizsgálták. Megállapították, hogy a Bti nem mikotoxikus, amikor a takaróföldre juttatták ki. Egyetlen komposzt kezelés (közvetlenül takarás előtt, öntözéssel) kiváló védelmet nyújtott a gombaszúnyogok ellen, míg egyetlen takaróföld kezelés a Phorid legyek számát csökkentette jelentősen. Ugyanakkor a kezelések többszöri ismétlése rontotta a gomba minőségét. Továbbá, ha a Bti készítményt a komposztba keverték, akkor jelentkeztek mikotoxikus tünetek a csiperkegomba micéliumán, de ez a jelenség nem volt tapasztalható, ha a Bti-t öntözéssel juttatták ki (Clift és Terras 1996). A Bti gombatermesztésben való hatékonyságáról megoszlanak a tudományos publikációk. White (1999) a Bti GC237-es törzsével való kísérletezése során azt tapasztalta, hogy a sikeres *L. auripila* védelem mellett, a terméshozam ~13%-kal növekedett, ha a kezelést takaráskor alkalmazták. White beszámolójával ellentétben Scheepmaker *et al.* (1997) nem számolt be eredményes hatékonyságról *L. solani* ellen, függetlenül attól, hogy mikor alkalmazták a Bti kezelést. Hasonlóképpen a Bti készítmény folyékony és szilárd formulációját (Gnatol LQ, Gnatol WDG) vizsgálták laboratóriumi körülmények között és nem számoltak be hatékony védelemről *Bradysia* nr. *coprophila* lárvák esetén (Cloyd és Dickinson 2006). Egy másik kereskedelmi forgalomban lévő Bti törzs (Vectobac) ugyancsak hatástalannak bizonyult *L. ingenua* harmadik stádiumú lárvái ellen laboratóriumi kísérletekben (Shamshad 2008).

Ugyanakkor jól korlátozta a *L. ingenua* fajt, ha a tojásrakás Bti-vel kezelt közegen történt. Ezzel ellentétben, egy termesztői kísérletben az előírt dózis 1,5-szerese ($\sim 14,6 \text{ g/m}^2$) kevesebb, mint 75%-os hatékonysággal tudta kontrolálni a *L. ingenua* két generációját.

Bebizonyosodott, hogy a fiatal lárvák sokkal inkább fogékonyak, mint az idősebbek, mivel az idősebb lárváknak több fehérjekristályt kell felvenniük ahhoz, hogy a toxikus tünetek jelentkezzenek, míg a fiataloknak kevesebbet. Továbbá a Bti akkor igazán hatékony, hogyha a készítmény tojásrakás előtt már jelen van a közegen, így a Bti expozíciónak a frissen kelt lárvák azonnal ki vannak téve. Összességében elmondható, hogy nem valószínű, hogy a Bti hatékony megoldást fog jelenteni a gombatermesztőknek, mivel a termesztési körülmények között a Bti-nek igen rövid hatástartama van, továbbá az idősebb lárváknak több toxint kell felvenniük, ami többszöri szerhasználatot, vagyis többletköltséget von maga után (Shamshad 2008).

Ragadozó atkák

A *Startiolaelaps miles* egy talajban élő ragadozó atka, amely gombaszúnyogok lárvákat, tripsz bábokat, ugróvillásokat és más apró talajban lakó rovarokat fogyaszt. Egyes országokban a Laelapidae családhoz tartozó atkákat felhasználják biológiai ágensként a gombaszúnyogok ellen. A *S. miles* kijuttatása a komposztba az átszövetési stádium elején, vagy közvetlenül a takarás előtt szignifikáns csökkenést eredményezett mind lárvák és adult *L. solani* számában a termőidőszakban. Az átszövetési periódusban kijuttatott *S. miles* közel 87%-ban csökkentette a *L. solani* fajt. Későbbi időszakban, a takaró föld korai micélium kolonizációjakor, az atkakezelés sokkal hatástalanabb volt (Jess and Kilpatrick 2000). Kisparcellás kísérletekben a *S. miles* és *Geolaelaps aculeifer*, 700 atka/m^2 dózisban hatékonyan csökkentette a kikelő gombaszúnyogok számát. Mindkét faj képes átjárni a takaró föld felső 2-12 cm-es rétegét, így sokkal vastagabb rétegben kutatnak a ragadozóatkák préda után, mint a *Steinernema feltiae* fonálféreg, amely körülbelül 2-4 cm-es rétegben tartózkodik (Jess és Bingham 2004). *Startiolaelaps scimitus* atkafaj hatékony megoldást jelentett a *Bradysia matogrossensis* gombaszúnyog ellen termesztési kísérletben (Castilho et al. 2009). Ha a *S. miles* ragadozóatkát vetették be *L. ingenua* ellen, az atkák hatékonysága (830 atka/m^2) megegyezett, vagy felülmuta az entomopatogén *S. feltiae* nematódáét ($1,5 \times 10^6 \text{ nematóda/m}^2$). Ugyanakkor az atkák kihelyezése 12-szer annyi kézimunkaerőt vett igénybe, mint a *S. feltiae* kijuttatása (Jess és Svhweizer 2009). Ausztráliában a ragadozóatkák (Magyarországhoz hasonlóan) üvegházi termesztésben vannak engedélyezve tripszek és gombaszúnyogok ellen. Annak ellenére, hogy a gombaszúnyogok a gombatermesztésben súlyos károkat okoznak, a ragadozó atkák nincsenek engedélyezve ebben a kultúrában (Shamshad 2008).

2.3.3. Agrotechnikai eljárások

Az általános termesztéstechnológiai előírások megvalósítása és a higiéniai szabályok betartásán túl rendelkezésre állnak olyan lehetőségek, amelyekkel meg lehet könnyíteni a gombaszúnyogok elleni védekezést. Fontos tudnivaló, hogy a gombaszúnyogok tojásrakása és a csiperkekomposzt micéliummal való átszövetettsége között fordított arányosság van (Fletcher és Gaze 2008, Györfi 2010, Chang és Miles 2004, White 1985). A gombaszúnyog nőstények elsősorban a II. fázisú komposztot részesítik előnyben tojásrakás szempontjából (Chang és Miles 2004). Feltehetően a pasztörizálási eljárás során, a komposzt végleges fermentációja közben felszabaduló illatanyagok vonzzák a nőstényeket. A II. fázisú komposzt nitrogén tartalma magas, amely tökéletes táplálékul szolgál a gombaszúnyog lárváknak (White 1985). Ugyanakkor a csiperke micéliumával jól átszőtt komposztba a nőstény csak elvétve rak tojást (Györfi 2010). A micélium által kolonizált komposzt tápanyagtartalma alacsonyabb, így feltehetőleg ez lehet az egyik oka annak, hogy a nőstény nem szívesen rak tojásokat ilyen közegbe (White 1985). Érdeemes megemlíteni, hogy a lárváknak nem szükséges micéliumot fogyasztaniuk ahhoz, hogy teljesen kifejlődjenek, ám az serkentően hat a fejlődésükre (Chang és Miles 2004). A nagy mennyiségű micélium fogyasztását viszont kerülik a lárvák, feltehetően a hifában található kalcium-oxalát kristály felhalmozódás elkerülése miatt (Chang és Miles 2004). Mindez azt jelenti, hogy a minél gyorsabb a komposztátszövetés és az erőteljesen növekvő fajta használata nagyban csökkentheti a gombaszúnyogok megjelenését az első hullámban (Györfi 2010).

A II. fázisú komposztot már a csírázás ideje alatt is védeni kell az imágóktól, nemcsak az átszövetési szakasz alatt. A modern komposztüzemekben a csírázás külön helyiségekben történik túlnyomás alatt, így biztosítva azt, hogy a gombaszúnyog imágók ne jussanak hozzá a komposzthoz. A tömegben átszövetett III. fázisú komposzt térhódításával a gombaszúnyogok a komposztból nagyrészt kikerültek. Potenciális fertőzési forrást már maga a termesztés jelent. A hazánkban hagyományos, pincében történő termesztésnél megoldást jelenthet a szellőzőkürtők, ajtók (felszíni épületnél ablakok, ajtók) megfelelő lyukméretű hálózattal való ellátása (a lyukaknak kisebbnek kell lenniük 0,3 mm-nél) (Györfi 2010, Fletcher és Gaze 2008).

Fontos, hogy a helyiségen belül és annak környékén se maradjon takaróföld, letermett komposzt vagy egyéb bomló szerves anyag, mert ez a hulladék ideális élettere lehet a gombaszúnyogoknak (Fletcher és Gaze 2008).

A kártevők monitorozása nagyon fontos része a védekezésnek. A feljegyzések alapján alapvető információt kapunk a termesztőlétesítményben alkalmazott higiéniai program hatékonyságáról. A kártevő gyors és pontos azonosítása nélkül előfordulhat, hogy az alkalmazott kezelés hatékonysága elmarad, vagy a kártevő pontatlan azonosítása miatt rosszul választjuk meg a védekezési eljárást (Shamshad 2010). A gombaszúnyogok monitorozására alkalmazható

sárga színű ragacslapok kihelyezése a termesztőlétesítményben a megfigyelésen kívül gyéríti is a gombaszúnyogokat (Fletcher és Gaze 2008). Fontos megemlíteni, hogy a sárga ragacslapok nem szelektív csapdatípusok, így a repülő ízeltlábúak nagy többségét csalogatja (Delrio 1987). Az azonosítás érdekében a rovar morfológiai ismerete elengedhetetlen.

A holland típusú felszíni termesztőházakban lehetőség van a letermett kultúra kifőzésére is. A helyiséget a komposztal együtt felfűtik 65-70 °C-ra, majd ezt a hőmérsékletet tartják 6-12 óráig és csak ez után kerül sor a kultúra kihordására. Ezzel az eljárással elérhető, hogy a letermett kultúrából nagyobb számban ne repüljenek át gombaszúnyog imágók a friss telepítésbe (Györfi 2010).

2.4. ROVAROK KÉMIAI ÉRZÉKELÉSE

2.4.1. Rovarok kémiai kommunikációja és szemiokemikáliák típusai

A kémiai kommunikáció számos funkciójáról beszélhetünk: fajtárs és ragadozó felismerése, préda beazonosítása, védekezés, orientáció, aggregáció, valamint párválasztáskor is meghatározó szerepet töltenek be a különböző kémiai anyagok (Reinhard 2004).

Elképzelhető, hogy a kis testméret lehet magyarázat arra, hogy miért támaszkodnak a rovarok ilyen szinten a kémiai érzékelésre. A távoli kommunikációra a mechanikai vagy vizuális csatornák nem megfelelőek, a rovarok fizikai paraméterük, valamint morfológiai és fiziológiai tulajdonságaik miatt (Greenfield 2002). A kémiai úton való jelzést és értelmezést ezek a határok nem korlátozzák annyira. A kémiai kommunikáció egyik nagy előnye, hogy rendkívül specifikus lehet az üzenet. Egy egyed számos kémiai üzenetet képes eljuttatni az illat terjedés szempontjából korántsem ideálisnak tűnő terepen nagy távolságon keresztül, szabályozni a mennyiségét, illetve az illatot érzékelő másik egyed pedig pontosan beazonosítani, hogy a kémiai jel milyen üzenetet akar átadni. Ugyanakkor hátránya, hogy az üzenetet gyorsan átadni nem minden esetben lehet, illetve a rovar nem tudja befolyásolni, hogy az általa kibocsájtott kémiai inger milyen irányban terjed a levegőben. Továbbá a fogadó fél a nagy távolságokról érkező jeleket nehezen tudja pontosan lokalizálni (Greenfield 2002).

A kémiai ingerek, infokemikáliák vagy szemiokemikáliák (görög semeion: jel szóból) (Regnier 1971) két csoportra bonthatóak: feromonokra, amelyek a fajon belüli (intraspecifikus) kommunikációt szolgálja, valamint allelokemikáliákra, amelyek a fajok közötti (interspecifikus) kommunikációt segítik.

A feromonokat először úgy definiálták, hogy olyan anyagok, amelyet egy egyed választ ki és bocsát ki a külvilágba, amelyet egy másik (ugyanahhoz a fajhoz tartozó) egyed érzékel és egy specifikus reakciót vált ki belőle (Karlson és Lüscher 1959). A kiváltó (*release*) feromonok,

mint például a nyomjelző (hangyák) vagy *alarm* (levéltetvek) feromonok azonnali hatást váltanak ki a fogadó félből. Ezzel szemben a *primer* feromonoknak hosszabb ideig tartó, fiziológiai hatása van a fogadóra (a szagló idegek ingerlése olyan jeleket küld az agynak, amely hormonok szintézisét indítja be) (Wilson és Bossert 1963). A társas rovaroknál, például primer feromonok segítik a különböző kasztok kialakulását (termeszek, hangyák, méhek, darazsak). A legismertebb primer feromon a méhkirálynő (anya) által kiválasztott mandibuláris feromon ((E)-9-oxodec-2-enoic acid): 9-ODA és (R,E)-9-Hydroxy-2-decenoic acid: 9-HDA), amely gátolja a dolgozó méhek petefészkek fejlődését (Free 1987). A *releaser* feromonokat funkcióik alapján lehet csoportosítani. A legismertebbek a szexferomonok, amelyek rendkívül fajspecifikusak és a legtöbb esetben (lepkéknél, gubacsszúnyogoknál) a nőtények termelik és a hímeket csalogatják szaporodás céljából. Az első szexferomont 1959-ben határozták meg a *Bombyx mori* selyemlepkéből (Butenandt *et al.* 1959). Azóta számos rovarnak állapították meg a szexferomonját és közülük sokat a növényvédelemben alkalmazzák (Bell 2004). A korábban említett *nyomjelző feromonok* a társas rovarokra jellemzőek, amelyek a fajtársak orientációját és az élelemforráshoz való elvezetést segítik. Amikor a hangyák, vagy termeszek a territóriumok körül mozognak, akkor juttatják ki ezeket a feromonokat, amelyek gyakorlatilag egy hálózatos „kémiai-autópályát” alakítanak ki (Hölldobler és Wilson 1990; Pasteels és Bordereau 1998; Kaib 1999). A méhek repülés közben különböző esetekben a geraniol, citral, farnesol és más vegyületek keverékét juttatják ki a levegőbe a Nasonov mirigyükön keresztül. Ilyen eset lehet a fészek bejáratának a keresése, gyűjtésre alkalmas területek jelölése, valamint a rajzás megindítása (Free 1987; Winston 1987). Az *alarm* vagy vészjelző feromon a csoportosan élő rovaroknál alakult ki. Általában több komponensű, illékony és kevésbé illékony komponensekből állnak például mono- és szeszkviterpének, vagy acetátok. Ezek a feromonok valamilyen védekezési viselkedést vált ki (Winston 1987; Hölldobler és Wilson 1990; Schmidt 1998; Quintana *et al.* 2003). Fajtól függően az alarm feromonok pánik és menekülési, figyelmeztetési, vagy agresszív reakciót váltanak ki. Ilyen következik be, amikor egyetlen méh vészjelző feromonja másodpercek alatt az egész rajt riadoztatja és a potenciális ragadozót megölik (Winston 1992).

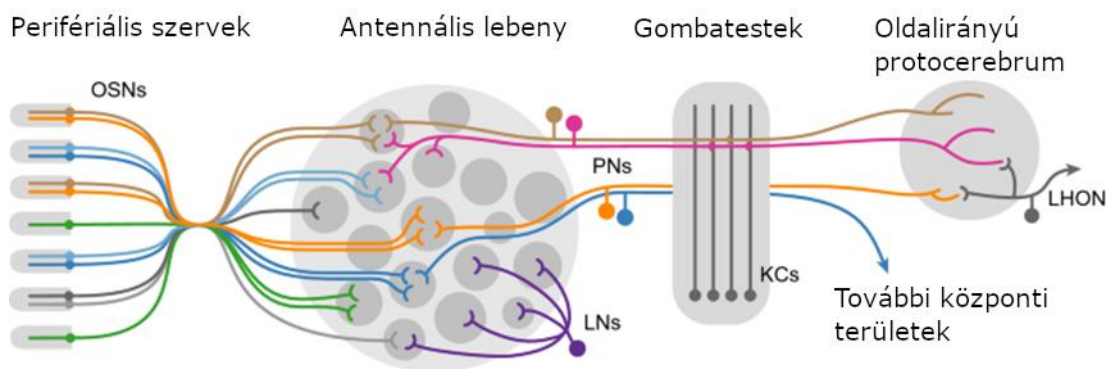
Az aggregációs feromonokra a legjobb példa a szúbogarak feromonja. Az első (úgynevezett pionír) szúbogár, amely egy megfelelő fára érkezik, nagy hatótávolságra ható aggregációs feromont bocsát ki, amely különféle terpenoidok keveréke. Ezek *de novo* módon szintetizálódhatnak, vagy a szúbogár bélrendszerében található baktériumokkal együtt jöhetnek létre, de maga a tápnövény egyes vegyületei is szolgálhatnak aggregációs feromunként (Greenfield 2002; Wyatt 2003). Ezek a feromonok a faj mindkét nemét nagyszámban csalogatják.

A szemiokemikáliák második nagy csoportját az allelokemikáliák alkotják. Ezeket tovább csoportosíthatjuk, hogy mennyire előnyös a küldő és a fogadó fél számára (Nordlund 1981). A fajon belüli kommunikációt más rovarok akár „ki is hallgathatják”: különböző szűbogár specialista ragadozók a zsákmány feromonját érzékelik, mint kairomon, hogy megtalálhassák prédájukat (Wyatt 2003). Más kémiai jelek a küldő fél számára előnyös, míg a fogadó félnek hátrányos. Ilyenek az allomonok. Például a keresztespókfélékhez tartozó bolas-pókok bizonyos bagolylepke feromonokat szintetizálnak, hogy hím molyokat csalogassanak oda zsákmányként (Wyatt 2003). Azok az allelokemikáliák, amelyek mindkét fél számára előnyösek, szinomonoknak hívjuk. A korábban említett szűbogarak esetén keresztül, a megsebzett fenyőből felszabaduló α -pinene és myrcene, nemcsak több szűboagarat, hanem a szűbogár parazitoidjait is odacsalja, így a vegyület a fa és a parazitoid számára is előnyös lehet.

2.4.2. Kémiai érzékelés folyamata a rovaroknál

Az állatoknál a „kémiai elemzőrendszer” működési alapelve meglehetősen konzervatív. Minden kemoszenzor neuron egyik vége a külvilággal áll kapcsolatban, (a rovarok esetében ezek az idegszálak dendritjei a szenzillákba húzódnak), míg a másik végük (axonok) valamilyen módon az idegrendszer feldolgozó egységéhez csatlakozik. A rovaroknál a kémiai jelek a szenzillum pórusain keresztül jutnak be a szenzillumnyirokba, ahol először a feromon- (pheromone-binding proteins: PBPs), vagy illatkötő fehérjékhez (odorant-binding proteins: OBPs) kapcsolódnak. A feromonkötő fehérjék igen specifikusak (Wyatt 2003). Ezek a komplexek a szaglóreceptor neuronokhoz szállítódnak, ahol a sejtmembránon található speciális szagló receptor proteinekhez (olfactory-receptor: OR) kötődnek. A rovarokban ezeket a fehérjéket először 1999-ben azonosították (Clyne *et al.* 1999; Vosshall *et al.* 1999).

Molekuláris szemszögből, az OR proteinekhez kötődés úgynevezett G-fehérjéket aktiválnak, amelyek úgyszintén az idegsejt sejtmembránjában találhatóak. Fotofoszforilációtól függően egy energia csere átvitel következik be, amely egy szignál kaszkád reakciót indít be. Ezek végsősoron egy elektromos impulzus formájában nyilvánulnak meg, amely az idegsejt axonján végigfut a szaglólebenyéig. A lebeny több neuronkötegre osztható szét, amelyeket glomerulusoknak nevezünk. Ezek a glomerulusok egymástól elkülönítettek, és csak bizonyos illatokra, vagy illatcsoportokra reagálnak. A lebenyekből a feldolgozott jel a felsőbb agyi területekre a gombatestekbe jutnak (14. ábra), amelyekről úgy gondolják, hogy a tanulás és memória folyamatában játszanak szerepet, de elképzelhető, hogy valamilyen módon a motorikus funkciókat (Heisenberg *et al.* 1998) is képesek irányítani (Clyne *et al.* 1999; Heisenberg 1998; Vosshall *et al.* 1999)



14. ábra: Rovarok szaglőrendszerének a sematikus szerkezete (Zhao és McBride (2020)) **OSNs**: szaglő neuronok, amelyek a szenzillákban és más perifériás szervekben találhatók (az azonos ligand-specifikus receptorral rendelkező OSN-ek ugyanabba a glomerulusba futnak össze). **PNs**: kivetítő neuronok, amelyek a glomerulusba futó OSNs jeleit továbbítják a magasabb agyi egységek felé. **LNs**: lokális inter neuronok, amelyek számos (ha nem az összes) glomerulust behálózják. **KCs**: gombatestekben található Kenyon sejtek. **LHON**: az oldalirányú protocerebrumból (laterális kürt) kilépő neuronok, amelyek több PNs információját egyesítheti, amely végül viselkedési válaszként jelenik meg.

2.4.3. Kémiai kommunikáció a gombaszúnyogoknál

Átfogó tanulmány a gombaszúnyogok kémiai kommunikációjáról még nem született, így e téren rendkívül hiányosak az ismereteink. A Diptera renden belül számos faj feromonját sikerült már meghatározni, a Sciaridae családon belül pontos feromon szerkezetet és összetételt egyik fajnál sem azonosítottak még. A szexferomonok meglétét és szerepét azonban több kísérlet is alátámasztotta már:

Casartelli és mtsai. (1971) bizonyították a szexferomon jelenlétét a *Bradysia tritici* faj esetében. Kísérletükben szűz nőstényeket, illetve hímeket használtak fel. A nőstényeket, illetve hímeket külön-külön üvegcsékben tárolták 1,5 óráig, majd eltávolították belőle az állatokat. Az üvegcséket, amelyekbe előzőleg a szexuál rovarokat tartották, az ellenkező nemet tartalmazó rovarok kamrájába helyezték. A későbbiekben feljegyezték, hogy hány állat keresett fel egy adott üvegcsét. Eredményeikből azt állapították meg, hogy csak a hímek keresték fel a nőstények üvegcséit, ebből arra következtettek, hogy a nőstény termelhet szexferomont. Azonos vizsgálatokat végeztek a *Bradysia hygida* és *Rhynchosciara angelae* fajokkal is, de ott nem találtak feromontermelésre utaló jeleket.

Kostelc és mtsai. (1980) a *Lycoriella mali* (syn. *Lycoriella ingenua*) faj fő szexferomon komponensét vélték meghatározni, melyet *n*-heptadekánként azonosították. Azonban ez az eredmény megdőlt, mivel később se Gotoh és mtsai. (1999), sem pedig Andreadis és mtsai. (2015) sem tudta reprodukálni Kostelc eredményeit. Az *n*-heptadekán nem váltott ki párzási magatartást a *L. mali* hímekből.

A *Bradysia impatiens* fajnál is valószínűsíthető a szexferomon jelenléte, de a kémiai szerkezetet sajnos itt sem sikerült meghatározni (Alberts *et al.* 1981; Liu *et al.* 2002).

A szexferomonok csalogató hatását vizsgálták Frank és Dettner (2006) a *Bradysia difformis*, *Bradysia optata* és *Bradysia tilicola* fajok esetében. Különböző korú nőstényekből készült pentános, etil-acetátos, vagy metanolos kivonatokat vizsgáltak. Viselkedési vizsgálatok alapján mindhárom fajnál feltételezték a szexferomonok meglétét, ugyanakkor a csalogatás minősége különböző volt. A *B. difformis* esetében a nőstényből készült extraktum nagymértékben csalogatta a hímeket, míg *B. tilicola* fajnál csak közepesen. A nőstény *B. difformis*, késői bábállapottól kezdve az imágó elpusztulásáig igen csalogatónak bizonyultak a hím egyedeknek. Ezzel ellentétben a *B. optata* és *B. tilicola* bábok kikelés előtt nem voltak attraktívak a hímek számára, valamint a csalogatás hatékonysága az idősödő nőstényeknél csökkent.

Li és mtsai. (2008) a metélőhagymát károsító *Bradysia odoriphaga* fajjal végeztek kísérleteket. Szűz nőstényekkel, az imágókból készült oldószeres kivonattal, valamint a nőstények tojócsövéből készült oldószeres kivonattal végeztek Y-olfaktométeres vizsgálatokat. Megfigyelték, hogy a hímek a nőstények illatanyagaira (élő, vagy oldószeres minta) minden esetben mutattak párzásra jellemző magatartást (szárnyrezegetés, potroh behajlítása), ugyanakkor hímek, hímekre nem mutattak hasonló viselkedést.

Andreadis és kollégái (2015) a *Lycoriella ingenua* feromonját próbálták meghatározni. A viselkedési vizsgálatokon kívül már elektrofiziológiai vizsgálatokat (GC-EAD) is végeztek. Gázkromatográffal kapcsolt fiziológiai vizsgálatban egyetlen, viselkedésileg aktív feromon vegyületet sikerült detektálniuk. A szerkezetazonosítás egyértelműen bebizonyította, hogy nem a korábban azonosított *n*-heptadekán (Kostelc *et al.* 1980) az aktív feromonkomponens. A vegyületet pontosan a mai napig sem sikerült azonosítani, de feltételezik, hogy germakradienol szeszkviterpén alkoholszármazéka.

A szexferomonok vizsgálatán kívül, több gombafajjal, valamint a gombatermesztésben használt alapanyagokkal is végeztek választási kísérleteket gombaszúnyogokkal:

Cloonan mtsai. (2016) a csiperketermesztéshez használt komposzt stádiumokat vizsgálták, páronkénti összehasonlító vizsgálatokban, hogy a *L. ingenua* nőstények számára melyek számítanak csalogatóbbnak. Alapanyagok között volt a csiperkegomba II. fázisú komposztja, sterilizált II. fázis, és III. fázis. A komposztokon kívül a csiperke termőtesteket is megnézték, mint összehasonlítási lehetőség. A II. és III. fázis között nem találtak szignifikáns különbséget csalogatás szempontjából. Ha sterilizált II. és normál állapotú II. fázist hasonlítottak össze, akkor a nőstények szignifikánsan elkerülték a sterilizált II. fázist, amely arra enged következtetni, hogy II. fázis mikrobiális közössége termel valamilyen anyagot, amely csalogató hatású a *L. ingenua* nőstényeknek. A II. fázis és termőtest összehasonlító vizsgálatánál a II. fázist

preferálták nagy számban a nőtények. A termesztési alapanyagokon kívül a komposzt zöldpenészes betegségéért felelős *Trichoderma aggressivum* patogén gombát is felhasználták viselkedési kísérletekben. Termesztői megfigyelésre alapozva, azt kívánták kideríteni, hogy a *L. ingenua* tényleg vonzódik-e a zöldpenész illatához. *Trichoderma* kórokozóval fertőzött III. fázist, valamint „egészséges” III. fázist hasonlítottak össze. Eredményeikből egyértelműen kiderül, hogy a *Trichoderma*-t tartalmazó komposzt a nőtényeknek szignifikánsan csalogatóbb volt. Petri-csészében készített szövettenyészetekkel is reprodukálták a kísérletet és a PDA-n (potato dextrose agar) nevelt *Trichoderma* minden esetben jobban csalogatta a nőtényeket.

Cloonan *et al.* (2016b) több, a komposztban megtalálható, és a *L. ingenua* testéről és bélrendszeréből kitenyésztett gombafajt hasonlították össze a korábban vizsgált *Trichoderma aggressivum* gombafajjal. A *T. aggressivum* kórokozót összehasonlították *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *A. fumigatus*, *Penicilium citrinum*, *Scatylidium thermophilum* és *Chaetomium* sp. fajokkal. A nőtények minden esetben a *Trichoderma* gombát preferálták jobban.

2.4.4. Rovarok csápja, mint kémiai érzékelésért felelős szerv

A Protura alosztályon kívül (amely képviselőinek nincsenek se szemei se csápjai), minden rovar rendelkezik egy pár csáppal. Morfológiailag két alapvető csáptípusról beszélhetünk (Imms 1938): Szegmentált csáptípusról, amely minden szegmentuma (csápíze) hasonló alakú és hasonló izomzati felépítéssel rendelkezik (kivéve a disztális szegmentumban). Ilyen csápokkal rendelkeznek az apterygota (szárnyatlan rovarok) alosztályai, mint Collembola, Diplura, vagy a Myriapoda (soklábúak) osztályba tartozó ízeltlábúak. Posztembrionális fejlődésnél a csáp szegmentálódása a csúcsi végtől kezdődik. A flagelláris csáptípusoknál két alapi ízről, csáptőízről (*scapus*) és csápcsuklóízről (*pedicellus*), valamint flagellumról beszélünk. A flagellum hasonló alakú szegmensekből (flagellomérákból) épül fel. A csápot mozgó izmok itt csak a fejben, valamint a *scapusban* találhatóak. A csápízek szegmentálódása az alapi végtől kezdődik (Haas 1955; Imms 1940). Ilyen csápokkal rendelkeznek a szárnyatlan rovarok közül a sertefarkúak (Thysanura), valamint az összes pterygota (szárnyas) rovar (Schneider 1964).

Hogy miért hosszú a rovarok csápja, arra az érzékelőfelület nagysága adhatja meg a választ, mivel a hosszabb csápon több érzékelőszőrnek jut hely, elviekben. Ugyanakkor a felület megnövelésére nemcsak az egyirányú folyamatos meghosszabbodás az egyetlen módszer. A csápok elágaztatásával hasonló eredményt lehet elérni. Egy hosszú rovarcsápon az érzékelőszőrök (szenzilla) száma az elvárakkal ellentétben sokszor nem is olyan nagy. Elképzelhető, hogy a rovarcsáp hosszúságára az a magyarázat, hogy szagláson kívül tapogatásra is használják őket a rovarok (Schneider 1964).

A lepkék és számos bogár csápján, a testhez közelebbi szegmensein sokkal kevesebb

számú és típusú érzékelőszőrök vannak, mint a távolabb eső részekben. A *Bombyx mori* lepke nagy csápfelülete a csáp elágazásainak köszönhető. Ha az elágazásokat nem számítjuk, akkor a *B. mori* csápfelülete (1db) $4,8 \text{ mm}^2$, míg elágazásokkal együtt 29 mm^2 . Elágazások nélkül majdnem nyolcszoros hosszúságúnak kéne lennie a csápnak. További $8,2 \text{ mm}^2$ felületet ad a csápon lévő szőrök összessége, amelyeknek a 92% *sensilla trichodea*. Meg kell említeni, hogy ez a felület nem egyenlő az érzékelő („szagló”) felülettel (Schneider 1964).

Az érzékelő szőrök nem egyenlően oszlanak el a csáp felületén. A *Bombyx mori* csápján például átlagosan 1 szenzillum van $1400 \mu\text{m}^2$ -en, míg a legsűrűbb részekben 1 db/ $200 \mu\text{m}^2$. Más rovaroknál ez az érték még magasabb lehet. A *Necrophorus* fajok csápján a *sensilla basiconica* sűrűsége akár 1 db/ $25 \mu\text{m}^2$ is lehet (Boeckh 1962). Persze ezek az arányok eltorzíthatják a valódi képet. A csápon lévő szörképlet csak akkor érzékelő szenzillum, ha abban érzékelő ideg is található. Tehát a csáp teljes felületét csak akkor lehet teljesen kihasználni, ha a csáp elegendő érzékelő- és kísérősejttel rendelkezik, és azokat el tudja látni oxigénnel és hemolimfával (Schneider 1964).

2.4.5. Csápon található érzékszőrök, szenzillák

A szenzillák gyakorlatilag determinált sejtekből (tormogén, thecogén és trihogén (Richards 1951), érzékelő idegsejtekből és esetenként kiegészítő sejtekből álló, specializálódott kültakaró rész (Bullock és Horridge 1963; Snodgrass 1962). Minden sejt egy anyasejtől fejlődött ki (Henke 1953). A trihogén sejt csak abban az esetben fog szörképletet képezni, ha van a környezetében legalább egy idegsejt is (Clever 1960).

A rovarok csápjá különböző féle szenzillumoknak ad otthont, amelyek egy része a kémiai ingerek, páratartalom változás, mechanikai jelek, vagy hőmérséklet érzékelésére specializálódtak. (Hansson és Stensmyr 2011; Schneider 1964) A szenzillákat tovább lehet csoportosítani a faluk felépítése és morfológiájuk alapján. A kémiai, vagy szagló szenzillák morfológiája és típusai a legváltozatosabbak. A szenzillák változatos alakja összefüggésben lehet azzal, hogy bizonyos típusú vegyületeket milyen alakú szenzillák képesek hatékonyan felfogni / kiszűrni a levegőből.

Morfológia alapján a szenzillákat: *sensilla trichodeum*, *basiconicum*, *chaeticum*, *coeloconicum*, *ascoideum*, *vesiculocladum*, *auricillicum*, *placodeum*, *styloconicum*, *ampullaceum*, *squamiformum*, *campaniformum* és Böhm sertékre csoportosítjuk (Hallberg és Hansson 2003; Keil 1999). Ezek a képletek különféleképpen oszlanak meg az egyes fajok között, valamint egyes szenzillumoknak megvan a saját determinált feladata. Például a *sensilla trichodeum*, *basiconicum*, *coeloconicum*, *vesiculocladum*, *auricillicum*, *placodeum* és *ascoideum* a szaglásért felel, a *sensilla chaeticum* az ízlelésért, a *sensilla styloconicum* és *ampullaceum*

termo- és higrореptorként működik, míg *sensilla squamiformum*, *campaniformum*, és Böhm serték mechanoreptorként funkcionálnak (Hallberg és Hansson 2003).

A rovarok szagló szenzilláin számos morfológiai képlet található meg, illetve pórusok, amelyek megkönnyítik az illatmolekulák érzékelését (Schneider 1964). A szenzillumon lévő pórusok apró csövekhez csatlakoznak, amelyek a szenzullimban lévő nyirokba, a szenzillum limfába nyúlnak bele. Valószínűleg ezen az úton jutnak el az illatmolekulák a szaglóreceptorhoz (Odorant Receptor=OR) amelyek a szaglóidegsejt (Olfactory Sensory Neurons=OSNs) dendritjén találhatóak (Carlson 1996; Larter *et al.* 2016; Steinbrecht 1996). Az OSNs-ek felelősek a különböző illatmolekulák érzékeléséért. A szagló szenzillák általában 2-3 OSNs-el rendelkeznek (Andersson *et al.* 2009; Hallberg és Hansson 1999; Ljungberg *et al.* 1993; Yuvaraj *et al.* 2013), de a számuk taxontól függően változhat (Keil 1999).

Sensilla trichodeum vagy *trichoideum*: általában hosszú (300-600 µm), vékony és hegyesen csúcsos végű szörképlet. A kutikuláris felépítéstől függően többféle *s. trichodeum*-ról beszélhetünk. A szaglásért felelős *s. trichodeum* fala pórusokkal borított, valamint a szörképlet alapja nem flexibilis és közvetlenül a kutikula nyúlványának tűnhet. Általában 2-3 idegsejt található bennük. Hosszú ideig úgy gondolták, hogy a trichoid típusú szőrök, csak a mechanikai jelek érzékelésében segítették a rovar (Kiel 1999). A korai fénymikroszkópos felvételeken is úgy tűnt, hogy a dendritek a szőr alapi végénél véget is érnek. A *s. trichodeum* szagló funkcióját – akárcsak a *sensilla basiconicum* esetében – csak 1964-ben tudták csak bebizonyítani, amikor az elektronmikroszkópos felvételeken egyértelműen látszódott, hogy a dendritek a szörképlet teljes hosszáig benyúlnak (Schneider *et al.* 1964).

Azok a *s. trichodea-k*, amelyeknek flexibilis alapjuk van, azok vagy mechanoreceptorokként, vagy ízlelő szenzillumokként funkcionálnak (Kiel 1999).

Sensilla basiconicum: Általában szaglásért felelősek, többnyire rövidek (10-80 µm) és kerek, tompa végűek. Nem flexibilis az alapjuk, és vékony, pórusokkal rendelkező faluk van (Kiel 1999). Néhányan rövid, tompa *s. trichodeum*-ként írják le (McIver 1982). *Basiconicum* típusú szenzillák találhatóak a lepkék ajaki tapogatóin, valamint a szúnyogok maxilláris tapogatóin (Bogner *et al.* 1986; Grant *et al.* 1995).

Sensilla placodeum: a Hymenoptera és Coleoptera rendnél írták le. Vékony kutikuláris lemezek, amelyeket számos pórusok törnek meg. Terjedelmük ~9x16 µm (Esslen és Kaissling 1976) és ~5x65 µm (Stepper *et al.* 1983) körül mozog. A kutikula-lemez alatt, egy terjedelmes üreg található, amely felületén elágazó dendritek találhatóak. A szaglásban való szerepüket a háziméhnél kimutatták (Lacher 1964).

Sensilla chaeticum: Tömzsi serték, körülbelül 150 µm hosszúak. Rugalmas alapjuk van. Vagy mechanoreceptorok, vagy kontakt kemoreceptorként működnek. Städler és Hanson (1975) közölték, hogy bizonyos kontakt kemoreceptorok képesek reagálni bizonyos illat stimulusokra.

2.4.6. Gombaszúnyogok csápmorfológiája

A gombaszúnyogok csápmorfológiájáról, igen kevés szakirodalom érhető el. Átfogó leíró tanulmányokat mindösszesen néhány ember készített, közülük kiemelkedő prof. Frank Menzel német dipterológus, akinek a nevéhez rendkívül sok új gombaszúnyog faj leírása fűződik, számos publikációban kulcsemberként foglal helyet, valamint a gombaszúnyogok kaotikus taxonómiájának a rendezésével is sokat foglalatoskodik. Az alábbi csápmorfológiai leírások a „Revision der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae) unter besonderer Berücksichtigung der deutschen Fauna” című taxonómiai és határozókönyve alapján születtek.

A Sciaridae családba tartozó fajok csápjai majdnem minden esetben 16 ízből állnak és hosszuk, ha a rovar hátra csapja, gyakran a tor mögé nyúlik. Két megvastagodott alapi és 14 hengeres flagellomerből állnak (15. ábra). Csak a *Parapnyxia* fajok nőstényeinek van jóval megrövidültebb és megvastagodott csápjaik. Bizonyos nemzetségeknél (pl. *Cratyna*, *Hyperiasion*, *Scatopsciara*) gyakran előfordul a csáp rendellenes fejlődése, egyes csápízek hiányosan alakulnak ki a szörképletek (*Hyperiasion wasmanni*, *Scatopsciara atomaria*). Az első alapi csáprész a csáptőíz (*scapus*) és a második, csápcsuklóíz (*pedicellus*) kerek és ovális. Néhány csoportoknál a *scapus* és *pedicellus*, valamint az első flagellumi egység sárga színűek (*Bradysia amoena* csoport, *Dolichosciara*, *Pseudolycoriella*). Néha a *pedicellus* csésze-szerűen bemélyed, vagy hosszan megnyúlt is lehet. A csápízek általában hengeres, vagy palack alakúak, amelyek két részre bonthatóak: egy alapi (csápíz 1/3-2/3 része) és egy nyaki részre. A csápízek alsó része általában szabálytalan alakúak, szörképletekkel borítottak. Ritkán helyezkednek el ezen a részen érzékszőrök (*Cratyna*, *Epidapus*, *Lycoriella*). A csápízek alsó feleinek felülete lehet sima, ráncolt, durván rücskös, mélyedésekkel borított, de méhsejt alakú képletek is jelen lehetnek rajta. A csápízek nyaki része mindig sima felületű és semmilyen képlet nem található rajta. Ezek a részek vagy élesen elválnak az alapi résztől, vagy, a palack alaktól és az alapi rész felületétől függően alig. A nyaki rész hossza fajtól függően változhat és „igazi” palack alakú csápízekről a *Sciara* és *Leptosciarella* fajoknál beszélhetünk. Határozás szempontjából a 4. csápíz hosszúság/szélesség aránya fontos (hossz-szélesség index). Az *Epidapus* és *Zygoneura* fajoknál a nyaki rész és alapi rész arányát is figyelembe szokták venni. Az ivarok tekintetében beszélhetünk ivari dimorfizmusról. A csápok nyaki részének a hossza, valamint, az alapi rész szőrözöttségében (hossz és borítottság) vannak különbségek. Az utolsó csápízek igen ritkán fehéresen pigmentálódhatnak (*Mouffetina* fajok).



15. ábra: *Lycoriella ingenua* nőstény imágó csápja. Jól láthatóak a csápot felépítő flagellomérák
(Fotó: Kecskeméti, 2019)

2.5. ROVAROK KÉMIAI ÖKOLÓGIA KUTATÁSÁBAN ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

2.5.1. Illatanyagok gyűjtése

A kémiai kommunikáció kutatásának első lépése a különböző viselkedési mintázatok megfigyelése, amelyet valamilyen kémiai inger indukál. Ilyen megfigyeléseket végezhetünk, amikor párkereséskor a két fél megtalálja egymást (feromonok), vagy amikor tömegesen gyűlnek össze az adott faj egyedei (aggregációs feromonok), valamint amikor a rovar egy bizonyos tápnövényt keres fel (allelókemikáliák). (Vuts *et al.* 2018). Ha van ilyen megfigyelésünk egy rovar viselkedési mintázatára, vagy a szemiokemikáliákra utaló megfigyelés egy küldő és fogadó fél között, akkor a következő teendő a potenciális forrásból „kinyerni” az illatanyagokat további vizsgálatok elvégzéséhez. Az illékony komponensek kinyerésére két fő módszer létezik: a minta oldószeres mosása, valamint a légtér szűrése, amelyben a minta elhelyezkedik (Vuts *et al.* 2018).

Az oldószeres mosás szerves oldószerekkel (pl. hexán, diklórmétán, pentán) végzik. Az oldószeres mosás egyik nagy hátránya, hogy az illékony vegyületek mellett, a mintából kioldódnak kevésbé illékony összetevők is, amelyekről később meg kell tisztítani az oldatot. Tisztításra alkalmas például szilikagél állófázisú oszlop (Koczor *et al.* 2018), de folyékony nitrogénnel hűtött vákumdesztilláció is alkalmas a minta megtisztítására (Al Abassi *et al.* 1998).

Előnyösebb eljárás a minta légtérének a mintavételezése. Egyik előnye az oldószeres mosással ellentétben, hogy pontosabban visszaadja a ténylegesen kibocsájtott illat-összetétel mennyiségi és minőségi mutatóit (Tóth *et al.* 2003; Vuts *et al.* 2012). A minta légtéréből is két alapvető eljárással tudjuk az illatmolekulákat összegyűjteni. A statikus módszerek során a minta álló

gőzteréből történik a kibocsátott illékony anyagok kivonása, valamint a dinamikus eljárások, ahol a minta gőzterét állandóan áramoltatjuk (Vuts *et al.* 2018).

2.5.2. Statikus mintavételi eljárások

Az álló, statikus gőztér, oldószermentes mintázásához leggyakrabban a szilárd fázisú mikroextrakción (Solid Phase Microextraction, SPME) módszert alkalmazzák (Jalili *et al.* 2020). A fecskendőre hasonlító szerkezet fontos része az olvasztott kvarc-szál, amelynek a felületére egy speciális adszorbens polimerfilmet rögzítenek. Az adszorbens réteg képes megkötni a vegyületeket, a gőztérre jellemző arányuk mértékében (Vuts *et al.* 2018; Aluakh *et al.* 2005). A megkötődött komponensek magas hőmérséklettel leválaszthatóak és kielemezhetőek GC-MS segítségével. Az SPME módszer előnye, hogy gyors mintavételezést biztosít (illóolajok esetében például 0,5-2 perc is elegendő), hátránya viszont, hogy egy mintavételezés csak egyetlen elemzésre ad lehetőséget (Vuts *et al.* 2018). Hasonló statikus mintavételezési eljárás a polidimetil-sziloxán (PDMS) darabok alkalmazása. A PDMS darabokat kell a minta gőzterében elhelyezni, amely hasonló módon köti meg a molekulákat, mint az SPME eljárás. A polimert újra fel lehet használni, ha azt oldószerrel mossák, valamint magas hőmérsékleten kezelik (Kallenbach *et al.* 2015).

2.5.3. Dinamikus mintavételezési eljárások

Dinamikus mintavételezés során a levegőt valamilyen pumparendszer áramoltatja a kibocsátott illékony vegyületekkel együtt a minta forrásától egy speciális adszorbens csapdáig, amelyen megkötődnek.

Dinamikus eljárások lehetnek nyílt és zárt rendszerűek. A zárt rendszer lényege, hogy a szükséges eszközök (mintatároló, pumpák, csőrendszer, adszorbens filter) összeszerelése után egy légmentesen zárt, saját magába visszatérő rendszert kapunk. Gyakorlatilag a rendszerben kezdetben meglévő levegőt keringtetjük folyamatosan, külső levegő beáramlása nélkül. A rendszer minden alkotóelemének kémiaiilag inertnek kell lennie, hogy a belül keringtetett levegő ne szennyeződjön. Javasolt a teflon csövek, valamint belülről teflonnal bevolt pumpák alkalmazása. Az eljárás előnye, hogy a vizsgált minta nem szárad ki és így hosszú, akár 24 órás mintavételezés is lehetséges. Előny továbbá, hogy a levegőben levő egyéb (szennyező) anyagok nem dúsulnak fel, hiszen nem kerül újabb levegő beszívásra (Boland *et al.* 1983; Schultz *et al.* 2004; Molnár *et al.* 2009).

A nyílt rendszerű illatanyag gyűjtés során a külső környezetből nyert levegőt keringtetjük keresztül, a mintát tartalmazó edényen az adszorbens felé és az illékony komponensek így kötődnek meg az illatcsapdán. A rendszer fontos eleme egy levegő előszűrő berendezés például

orvosi szén filter, amelyen keresztül a rendszerbe már tiszta levegő jut be. A mintatároló edény után helyezkedik el a szűrő/illatcsapda (filter), amelyen az illatmolekulák kötődnek meg. Az adszorbenst tartalmazó filter után helyezkedik el a pumpa, amely a levegő áramlását biztosítja. A módszer előnye, hogy nincs szükség költséges teflon borítású pumpára, olcsóbb és egyszerűbb alkalmazni ezt az eljárást. Hátránya, hogy mivel itt a rendszerben a külső környezethez képest negatívabb a nyomás így, ha a csövek illesztése nem légmentes, akkor a szénszűrő előtt is juthat be „fals” levegő, amely összeszennyezheti a mintát. Továbbá az állandó levegőkeringés miatt egyes minták kiszáradásával is számolni kell. (Agelopoulos és Pickett 1998; Vuts 2018).

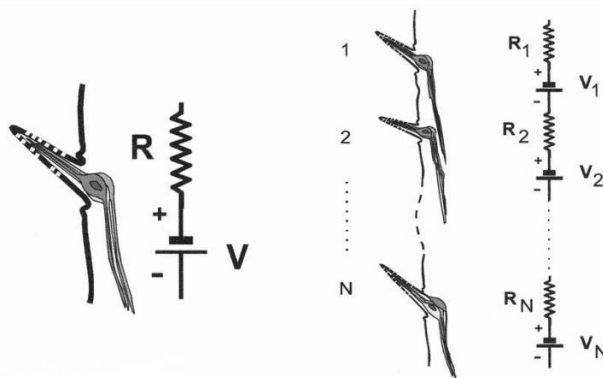
Az illatanyagok megkötésére különféle, nagy belső felülettel rendelkező, adszorbens anyagokat használnak. Gyakran alkalmazzak az aktív szén adszorbenst erős adszorpció kapacitása miatt. Azonban napjainkban egyre terjednek a nagyfelületű polimer adszorbensek eltérő karakterisztikával, kötőképességgel. Az elemzés célja fogja meghatározni, hogy melyiket alkalmazzuk a mintavételezés során. Gyakran alkalmazott adszorbens a Porapak Q elnevezésű, polidivinilbenzén egységekből felépülő adszorbens. A filter, egyforma szemcseméretű gyöngyöket tartalmaz, amelyeknek összfelülete akár 150 m² is lehet grammonként. Az anyag érzékenysége az illatmolekulák széles spektrumát képes gyűjteni. A mintavételezés után a polimerszemcséken megkötődött vegyületek szerves oldószerrel eluálhatóak. Az oldószeres mintát mélyhűtőben tárolva több méréshez (pl. GC-MS és GC-EAD), több ismételtsben is fel lehet használni. Az adszorbens filtereket mintagyűjtés után tisztítani, regenerálni szükséges.

2.5.4. Elektroantennográfia (EAG) és működési elve, mérés menete

A kémiai ingerek érzékelésének fő perifériás szerve a csáp, amely felépítését, leírását már sokan dokumentálták (Steinbrecht és Schneider 1980; Kaissling és Thorson 1980; Kaissling 1971). A rovarcsápból kiváltott ingerek mérésével az 1950-es években több francia és német kutatócsoport is foglalkozott. Kezdetben az ingerületvezetésből következő potenciálkülönbséget oszcilloszkóppal sikerült mérni. Már ekkor rájöttek, hogy bizonyos kémiai anyagokkal történő ingerlés során a „szaglószőrökből érkező” elektromos jel összegződik. A modern elektroantennográfiás (EAG) vizsgálatok kifejlesztése Schneider (1957) nevéhez fűződik, ő végezte el az első szagláson alapuló elektrofiziológiai kísérletet a selyemlepkén (*Bombyx mori*). A selyemlepkével végzett kísérletek során Schmidt rájött, hogy a szaglóreceptorok elektromos jeleit rögzíteni lehet Ringer-oldattal feltöltött üvegkapillárisok közé preparált csáp segítségével, ha azt erősítőhöz és egy detektáló eszközhöz kapcsoljuk. Schneider (1963) úgy fogalmazott, hogy „az EAG tulajdonképpen, az érzékelő hámszövetben lévő, a szaglóreceptorok potenciálváltozásának szimultán rögzítése egy elektróda segítségével”. Másképpen fogalmazva,

az illatok érzékeléséért felelős, a csápon elhelyezkedő szaglósőrök válaszait mérjük. Mivel az ingerlés következtében kialakult jelek az érzékelősejt dendritjének sejthártyáján elektromos jelekké alakulnak, így a sejthártyák által határolt terek töltéseloszlása, mint feszültség, mérhető (Vuts *et al.* 2018). A szaglősejtekben lévő dendritok negatív potenciálváltozását a receptorsejt membrán-depolarizációjával magyarázhatjuk (Schneider 1969).

Az ingerelt csápból érkező jel nagysága párhuzamosan emelkedik az ingerléshez használt kémiai stimulus koncentrációjával, egészen a telítődési szintig. A csápból érkező jel amplitúdója, az idegpályákon kialakuló elektromos impulzusok gyakoriságával függ össze (Roelofs 1984). A receptorsejt elektrotechnikai szempontból, egy ellenállás és egy feszültségforrás kombinációjának tekinthető. Mivel a rovarok csápján nagyszámban vannak receptorsejtek, így ezek összességében egy egységes ellenállásnak és feszültségforrásnak tekinthetőek. (16. ábra)



16. ábra: Szaglósőr vázlatos rajza. Minden receptorsejt egy feszültségforrás és egy ellenállás kombinációjának feleltethető meg (Syntech GC-EAD practical introduction)

A csápból érkező feszültség alacsony, ugyanakkor az ellenállása nagy, néhány mega-Ohm. Az ingerlés során keletkező elektromos jel általában a μV és mV tartományban mozog (van der Pers *et al.* 1980). A külső környezethez képest az érzékelősejtek elektronegatívak. Az érzékelősejt membrán külső és belső felszíne között egy állandó töltéskülönbség van, amelyet nyugalmi potenciálnak nevezünk (körülbelül -90 mV). A potenciálkülönbség abból ered, hogy a sejtmembrán külső felén nagy mennyiségben Na^+ , valamint kisebb mennyiségben Cl^- ionok találhatóak. Így összességében a külső rész töltése pozitív. Ugyanakkor, a sejtmembrán belő felén K^+ és nagy mennyiségben anionok vannak, tehát a belső rész össztöltése negatív lesz. Ezt a nyugalmi potenciál mindaddig megmarad, amíg valamilyen inger nem érkezik a receptorokhoz (Roelofs 1984). Ingerek lehetnek a levegőben szállított illatmolekulák, amelyek a szenzillák pórusain keresztül, diffúzió útján az szaglósőr belső terébe jutnak. A szaglósőr belsejét, szenzilla limfa egy vizes oldattal tölti ki, amelybe az érzékelő idegsejtek dendritjei nyúlnak be. Az idegsejtek hátrájában található receptorfehérjékhez az oldatban úszó illatanyagköti fehérjék (OBP/PBP) szállítják a bejutott illatmolekulákat (Vuts 2018). Ha az inger kellő erősségű, akkor a nyugalmi potenciál hirtelen megváltozik, azaz létrejön az akciós potenciál. Az ingerlés hatására a

szagló receptor neuronok (ORN) ingerületi állapotba kerülnek. A sejtmembránon bekövetkező potenciálváltozás az összes – az adott illatanyagot érzékelni képes – receptoron bekövetkezik és a csápon kialakuló szignál is a receptorválaszok összesített akcióspotenciálja lesz. EAG mérések során ezt az összesített akcióspotenciált mérjük (Szócs 2010).

Az EAG mérések során a műszer két ezüst-elektrodja közé kell a vizsgálni kívánt csápot felpreparálni. Ehhez előbb az ezüst elektrodokra, elektrolit (Ringer) oldattal feltöltött üvegapillárisokat kell illeszteni. A kapillárisokban lévő elektrolit oldat szolgál az ingerlés során bekövetkező potenciálváltozás elvezetéséért, amely a jelfeldolgozó egységhez vezet. A húzott üvegapilláris csúcsi végeit a vizsgálni kívánt rovar csápátmérőjéhez igazítjuk. Az áramkör a kapillárisok közé illesztett rovarcsápban lévő hemolimfán keresztül fog záródni. A hemolimfa iontartalma lehetővé teszi az elektromos jelek vezetését (Vuts *et al.* 2018). A keletkezett analóg jelet egy erősítő többszörözi meg, hogy a kapott válasz vizualizálható legyen, potenciál-idő koordináta rendszerben megjelenítve. Kezdetben a csápválaszt egy oszcilloszkóp segítségével képernyőn tették láthatóvá, sőt később rajzolták egy papírtekercsre, mára ezt számítógépek végzik, speciális program segítségével.

A mérésnél alapvetően fontos a rovarcsáp preparálási technikája. A csápot szikével, vagy más finom, precíz metszést lehetővé tevő eszközzel eltávolítjuk mikroszkóp alatt. Minden rovarfaj preparálásának megvan a maga technikája, melyet alapvetően a csápmorfológia határoz meg. Fonális csáp esetén a csáp alapi és (néha) csúcsi ízeit is eltávolítjuk, majd a két üvegapillárisra felpreparáljuk a csápot mikromanipulátorok segítségével. Előfordul – főként apró rovaroknál – hogy a fejet is eltávolítjuk a csápokkal együtt és a teljes fejet illesztjük a referencia kapillárishoz, míg a csáp vagy csápok csúcsi végét a felvételező kapillárisra illesztjük (Kecskeméti *et al.* 2020).

A csáp felpreparálása után, a vizsgálni kívánt illatmintát szűrőpapírra juttatjuk ki, majd Pasteur pipettába helyezzük. A pipettán levegőt juttatunk át légfúvó berendezés, vagy akár egy kézi fecskendő segítségével. A kiáramoltatott illatanyag (stimulus) egy további, előszűrt és párasított légáramba jut, amely a csáppreparátum felé áramoltatja a levegőt. Ha a légáramban a rovar csápja által érzékelhető illatmolekulák találhatók, akkor azok a receptorsejtekbe bekötődve, elektromos impulzust váltanak ki, amelyet az EAG készülék regisztrál. A csáppreparátum ismételt vagy hosszú mérések alatt veszít az érzékenységeből. Előfordulhat, hogy a kísérlet elején és végén, ugyanarra a stimulusra kisebb potenciálváltozás jön létre (Vuts 2018). Ez a jelenség feltételezések szerint a csáp érzékszőrein idővel felhalmozódó szénhidrogén vegyületek miatt történik, amelyek az illatmolekulák bejutását akadályozzák meg (Böröczky *et al.* 2013); mások egyszerűen a csáp kiszáradását teszik felelőssé. Az elektroantennográfiás

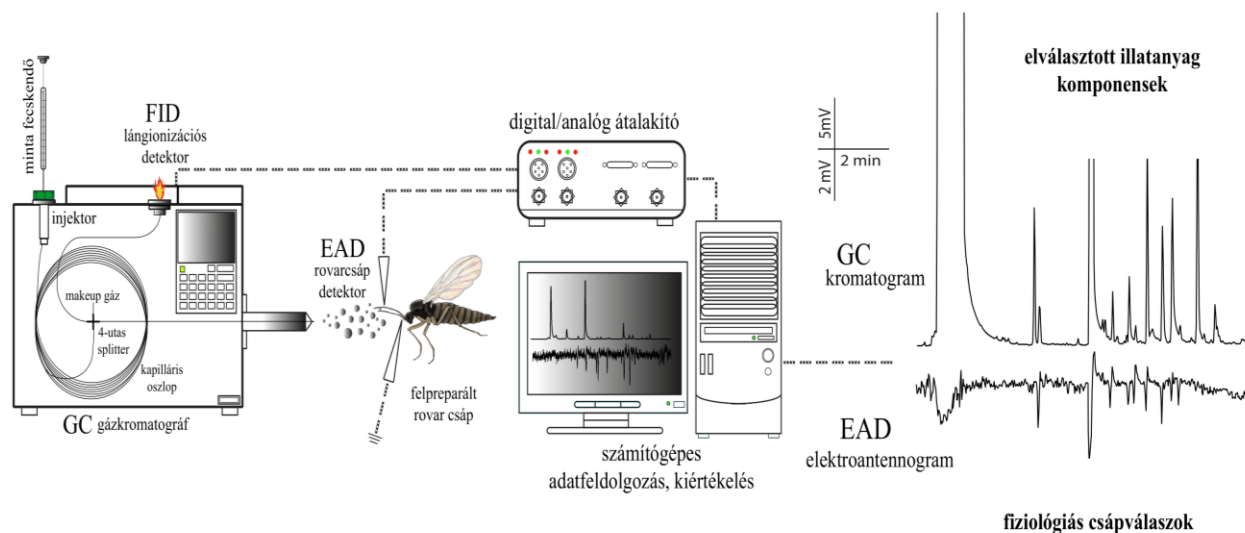
vizsgálatok a rovar perifériás érzékeléséről adnak információt. Az agyban történő folyamatokról, illetve az illatanyag viselkedésre gyakorolt hatásáról nem szolgáltat információt.

2.5.5. Gázkromatográffal kapcsolt csápelektroantennográfiás vizsgálatok (GC-EAD)

Az előzőekben ismertetett EAG mérések arra a kérdésre adják meg a választ, hogy a vizsgált stimulusra, vagy illatmintára történik-e potenciálváltozás a csápban, azaz képes-e érzékelni a rovar a minta illatkomponenseinek valamelyikét. Az elektrofiziológiás méréseknél, a kémiai ökológiában ritkán találkozunk egy komponenst tartalmazó mintákkal. Az egyes rovarokból, vagy tápnövényből készült kivonatok számos, több tucat vegyületet is tartalmaznak (Vuts 2018). Hogy a sok komponens közül pontosan melyik vált ki fiziológiás választ a rovar csápján, azt a gázkromatográffal (GC) összekapcsolt EAD készülék segít megválaszolni (Arn *et al.* 1975). A gázkromatográf képes a több komponenst tartalmazó elegyet szétválasztani komponenseire. Alapját a két fázis közötti ismételt adszorpció és deszorpció adja (McNair *et al.* 2019). A GC mozgófázisa általában egy nagy tisztaságú vivőgáz (hidrogén, nitrogén, hélium) amely az állófázissal nem lép kémiai kölcsönhatásba (Grob és Barry, 1977). Az állófázis speciális kötött folyadékfázisú polimerek, amelyek a kapilláris üvegoszlop belső falához vannak rögzítve (Vuts 2018). Általánosan a kapillárison a legkisebb tömegű molekulák jutnak végig elsőként, azaz eluálódásukat a forráspont határozza meg, közel azonos mértékben poláros vegyületek esetében. A kapillárisoszlop a GC hőszabályozó kamrájában van feltekerve, ahol légkeverés biztosítja az állandó hőeloszlást. A vivőgáz az állófázissal reverzibilis fizikai kölcsönhatásba lépett vegyületeket „végig sodorja” az oszlop teljes hosszán (McNair *et al.* 2019). Azt az időt, amely ahhoz szükséges, hogy egy adott vegyület végig haladjon a kapilláris oszlopon, retenciós időnek nevezzük (RT). A retenciós időt számos tényező befolyásolhatja (kapilláris oszlop álló fázisa, kapilláris belső átmérője/hossza, vivőgáz, gáz áramlási sebessége, kemence hőmérséklete és magának a vegyületnek az illékonysága), így ezeket mindig számításba kell venni, mérések során. Az oszlopról leváló vegyületek a mennyiségükkel arányos elektromos jelet váltanak ki a GC lángionizációs detektorjában (Flame Ionization Detector: FID). A kapott elektromos jelet egy adatfeldolgozó rendszer a jelintenzitás/idő függvényében, kromatogrammon ábrázolja (Vuts *et al.* 2018).

Tehát a GC a komplex elegyet vegyületeire képes szétválasztani, míg az EAG műszer azt jelzi, ha a szenzillák receptoraiba valamilyen, számára kompatibilis molekula kötődik be. A két műszer összekötését egy speciális fűthető egység, a transfer-line teszi lehetővé, amely elem közvetíti a GC kapillárisáról levált vegyületeket a csáphoz. Egy speciális elosztó elem a kapilláris oszlophoz illesztve a vizsgált mintát szétosztja, így a minta egyszerre jut el a GC lángionizációs detektorjához (FID) és a transfer-line-on keresztül a csáphoz. Mivel a két

folyamat (a vegyületek FID-re és csápra jutása) időben egyszerre történik, így a FID és EAD két kromatogramja megfeleltethetőek egymásnak. Biztosak lehetünk benne, hogy a vegyületek leválása és az arra adott esetleges csápválasz egyszerre történik (Vuts *et al.* 2018). A nagyműszer felépítését a 17. ábra mutatja.



17. ábra: GC/FID-EAD nagyműszer sematikus rajza (készítette: Molnár BP.)

2.5.6. Kémiai szerkezetazonosítás

Az előbb ismertetett módszerekkel lehetőségünk van detektálni, hogy egy illatminta tartalmaz-e elektrofiziológiailag aktív komponens(t)/eket a vizsgált rovar számára. Továbbá a mintát komponenseire szétválasztva (GC) rámutathatunk az aktív vegyületre, csápválaszt kiváltó kromatográfiai csúcsra. Azonban a gázkromatográfia segítségével, csak ennek a csúcsnak a retenciós idejét (RT), illetve standardok segítségével a retenciós indexét (RI) tudhatjuk meg, magát a vegyület szerkezetét nem. A vegyület azonosításához a gázkromatográfhoz kapcsolt tömegspektrométer (GC-MS) nyújt segítséget.

A tömegspektrométer rendkívül érzékeny műszer, akár pikogrammnyi mennyiségben is lehetővé teszi az összetevők érzékelését (De Hoffmann 2000), amelyek a GC kapilláris oszlopon előzetesen elválaszthatóak (Hübschmann 2000). Az MS mérés során egy vegyület széthasadásakor keletkező molekula-részek, fragmentumok tömege és azok töltése alapján az eredeti vegyület meghatározható (Hübschmann 2000). A gázkromatográf kapilláris oszlopáról leváló vegyületek az MS ionforrásában fragmentálódnak és ionizálódnak. A fragmentációt az MS ionkamrájában lévő elektronnyaláb végzi, légüres környezetben. Az MS katódjából kilépő elektronok (~70 elektronvolt) a molekulákat darabokra hasítják, valamint ionizálják azokat. A fragmentek eljutnak az MS analízátorába, majd elektromágneses térrel a fragmentumokat szétválasztják a tömeg/töltés (m/z) hányadosuk alapján. Az analízátorból kilépő ionok

intenzitását speciális átalakítók mérik, ahol a becsapódó ionok energiáját nagyfeszültséggel megnövelik, így az elenyésző ionintenzitás is mérhető lesz (Chauhan *et al.* 2014; Vuts *et al.* 2018). Egy minta mérésekor számos csúcs lesz látható a kromatogrammon; minden csúcs egy vegyületet jelent, amelyhez az MS hozzárendeli a fragmentum mintázatát (ionizálódott fragmentek relatív intenzitása tömeg/töltés függvényében) (Hübschmann 2000). Ezek a fragment „ujjlenyomatok” egyedinek számítanak, amelyeket össze lehet hasonlítani az MS könyvtárakban (pl. National Institute of Standards and Technology (NIST)) lévő bejegyzett spektrumokkal. A könyvtárakban szereplő hasonló szerkezetű vegyületekkel összehasonlítva a program megadja a lehetséges egyezéseket a minta spektrum mintázatával. A könyvtárban nem szereplő vegyületek esetében, spektrumfejtésre van szükség a meghatározásához (Vuts 2018). A könyvtár segítségével meghatározott vegyületeket autentikus standard vegyületek felhasználásával validálni, visszaellenőrizni érdemes a meghatározás megerősítése érdekében.

2.6. ROVAROK LÁTÁSA

2.6.1. Rovarok összetett szeme

Csupán a fajok száma alapján, amelyek ilyen típusú látórendszerrel rendelkeznek, az összetett szem a leggyakoribb szemtípus az állatok világában. Legelőször, ha összetett szemről hallunk, akkor általában a rovarok jutnak eszünkbe, de például a rákoknál is előfordul ez a szemtípus.

Mint ahogy a név is utal rá, az összetett szem kisebb optikai egységekből épül fel. Ezeket az egységeket ommatídiumoknak hívjuk, hengeres felépítésűek, amelyek egy, vagy több lencsét tartalmaznak. Általában egy külső, áttetsző kutikuláris eredetű lencsét (corneal lense, vagy szaruhártyalencse), valamint a belső kristálytestet (crystalline cone) tartalmaz. Ezek közvetítik a fényt az ommatídium alsó részében elhelyezkedő fotoreceptor (vagy retinula) sejtekhez. A retinula sejtek pontos száma taxonok között eltérhet, de gyakori, hogy nyolc darab található ommatídiumonként. Ezeket R1-től R8-ig jelölik. Elsődleges és másodlagos pigmenthámsejtek is jelen vannak az ommatídiumban, amelyek egy csőként veszik körbe az ommatidiális testet. A legtöbb összetett szem külső felületét hatszög alakú „facetták” alkotják.

Minden ommatídiumba a tér egy kis szegmenséből érkezik a fény, a legtöbb összetett szemnél ez 1-10°-os szöget jelent. Tehát minél nagyobb az összetett szem ommatídiumainak a száma és sűrűsége, annál részletesebben érzékeli a rovar a környezetét. Egy nagyobb szitakötő közel 30 000 ommatídiummal rendelkezik (összetett szemenként), így a számára látható tér majdnem 60 000 „pixelre” van bontva. A skála másik végén egyes hangyák találhatóak, amelyek kevesebb, mint 20 ommatídiummal rendelkeznek. Ennek extrém képviselője az *Eciton burchellii* hangyafaj katona egyedei, amelynek az „összetett szeme” mindössze egyetlen óriási

ommatídiumból áll (Werringloer, 1932).

Minden retinulasejten megtalálható egy fényérzékeny, apró hengerekből, ún. mikrovillusokból álló réteg, amelyet rhabdoméra régióknak hívunk. Az ommatídiumban található retinulasejtek rhabdoméra régiói az ommatídium optikai tengelye körül csoportosulnak és együttesüket rhabdomnak hívjuk. A rhabdomérák vagy összenőnek, így egy egységes rhabdomot alkotnak (ez a legáltalánosabb); vagy szabadon maradnak miáltal egy nyílt rhabdom alakult ki (Diptera és Hemiptera rendekre jellemző). A rhabdom (vagy a különálló rhabdoméra) tartalmazza a látópigmentként működő rhodopszin molekulákat, amik egy opszin fehérje és egy A-vitamin alapú kromofór csoport komplexéből áll. Amikor a kromofór elnyel egy fotont, olyan kaszkádreakció veszi kezdetét, aminek eredményeképpen a fotoreceptorból elektromos jel indul útjára az idegrendszer és az agy felé. A fotoreceptor érzékenységét növeli a rhabdoméra régió, vagy maga a rhabdom fényvezető természete, miáltal több foton nyelődik el, azaz hasznosítódik a látás során. A fotoreceptor spektrális érzékenységét többek között a rhodopszin elnyelési spektruma határozza meg.

2.6.2. Szemtípusok a rovaroknál

Az ausztrál fiziológus, Sigmund Exner publikált egy áttörő monográfiát az összetett szem optikájáról. Elsőként Ő realizálta, hogy két nagyobb csoportba lehet sorolni a rovarok látószervét: appozíciós és szuperpozíciós szemre. Mára tudjuk, hogy a két fő csoporton belül több alkategória is létezik.

Appozíciós szem

A legalapvetőbb különbség az appozíciós és szuperpozíciós szem között, hogy mennyi ommatídium (pontosabban a bennük lévő lencserendszer) játszik szerepet a fény vezetésében, hogy az egyetlen rhabdomhoz eljusson. Az appozíciós szem (18A. ábra) esetében a fény miután bejut az összetett szem egyik ommatídiumába a szaruhártyalencsén keresztül, ugyanazon ommatídiumhoz tartozó rhabdomhoz fókuszálódik. Szuperpozíciós szemnél több ommatídium lencserendszere (általában pár száz) fókuszálja a fényt egyetlen rhabdomhoz. A második alapvető különbség a két szemfelépítés között a rhabdomok hosszában keresendő. Az appozíciós szemnél a rhabdom az ommatídium hosszáig tart, pontosabban a rhabdom beidegződésétől a kristálytest csúcsáig húzódik. Szuperpozíciós szemnél az ommatídiumban lévő rhabdom az alsó régióba van „összenyomva” és a kristálytesttől továbbá egy optikailag homogén réteg is elválasztja, amelyet „tisztázó-zónának” nevezünk.

Appozíciós szemnél a fénysugarak nem tudnak átjutni szomszédos ommatídiumokba, mivel az ommatídiumokat egy fényelnyelő pigmenthámsejt réteg veszi körbe. Mivel a szem felületén lévő egyetlen szaruhártyalencse átmérője pár tíz mikrométer, így csak limitált fényt

képes befogadni az ommatídium. Nem meglepő ezért, hogy általában az appozíciós szemmel rendelkező állatok fényes nappal aktívak, mint a legyek, pillangók, méhek, szitakötők, vagy például az integető rákok is. De vannak természetesen kivételek. Számos éjszakai és mélytengeri ízeltlábú él, amelyeknek kivételes látó képességük van appozíciós szemmel is.

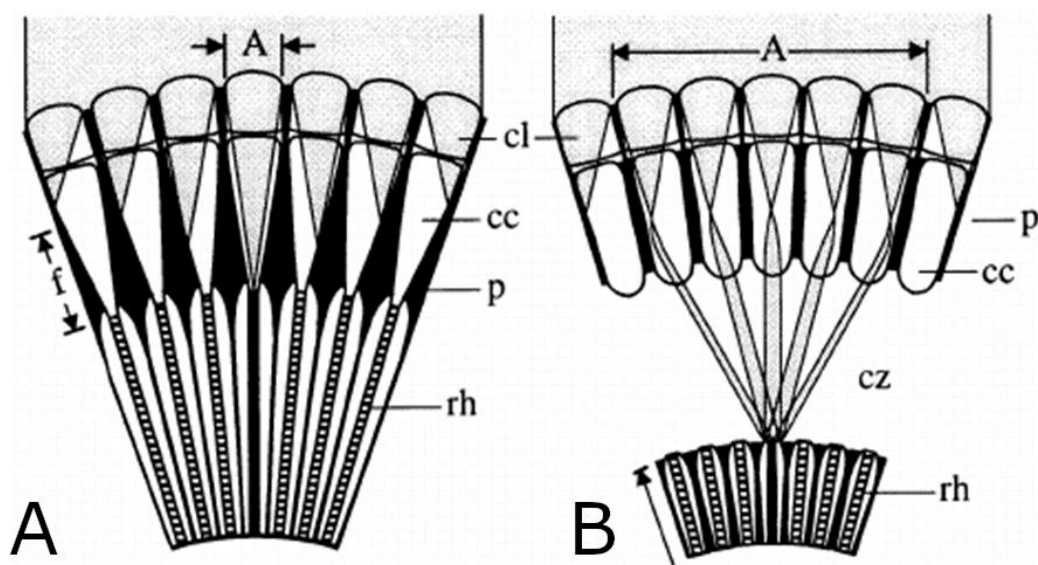
Az appozíciós szemnek (18A. ábra) három további csoportja van (de van számos egyéb ritka típus is Land és Nisson 2012). Az első a három leggyakoribb típus közül a „fokális appozíciós szem” (focal apposition eye). Legszélesebb körben ezzel találkozunk a rovaroknál és rákféléknél. Azért hívják fokális szemnek, mert az optikai apparátus fókusz távolsága a rhabdom disztális csúcsához esik. A második típus az afokális appozíciós szem (afocal apposition eye). Az afokális szem ommatídiumában megtalálható kristálytest speciális kialakítású. A kristálytest nem egyszerűen kihegyesedik ahogy a rhabdomhoz közeledik, hanem többszörösen elágazik a csúcsi vége. Az elágazások optikai törésmutatója különbözik, a kristálytest felsőbb részeitől. Az elágazásokban lévő törésmutató grádiens teszi lehetővé, hogy a fénysugarak a megfelelő ponthoz jussanak el a rhabdomon. Továbbá a rhabdom disztális vége nem esik bele a lencserendszer fókuszpontjába. Afokális szemet eddig csak a pillangóknál írtak le ugyan, de ezen a csoporton belül gyakori ez a szemtípus. Harmadik típust képez az „idegi szuperpozíciós szem” (neural superposition eye), amely a név ellenére egy appozíciós szemként működik. Az ommatídiumban lévő retinulasejtből (ebben az esetben legyen az R1-es), valamint a szomszédos további 6 ommatídium R1-es retinulasejtjeiből érkező jel ugyan arra a pontra van beidegződve a látóidegen (lamina). Ez összességében egy hétszeres érzékenység növekedést jelent, a nélkül, hogy a térbeli felbontás romlana. Ez a szemtípus a magasabb rendű legyeknél jellemző (Kirschfeld, 1967).

Szuperpozíciós szem

Az appozíciós szemmel ellentétben a szuperpozíciós szem (18B. ábra) ommatídiumai nincsenek optikailag elszigetelve egymástól (kivételt képeznek egyes fajok fényadaptált szemei). Több szaruhártyalencsén keresztül beérkező fény egyetlen rhabdomra fókuszálódik. Ezt a szemben lévő optikailag homogén zóna, a „tisztá-zóna” teszi lehetővé, amely a kristálytesteket választja el a rhabdomoktól. Ez a zseniális optikai megoldás a legszembetűnőbb különbség, amely megkülönbözteti a szuperpozíciós szemet az appozíciós szemtől.

A fokális appozíciós szem esetében, amikor a szaruhártyalencse optikai tengelyére bizonyos szögben érkeznek a fénysugarak, akkor az optikai tengelyhez képest az ellenkező oldalon fókuszálódnak a sugarak. Ezért van az, hogy a szaruhártyalencse fókusz síkján fordított képet kapunk. Szuperpozíciós szemnél teljesen más a helyzet. A kristálytestek figyelemre méltó specializálódásának köszönhetően, a szaruhártyalencsébe és kristálytestbe, bizonyos szögben érkező fénysugarak (az optikai tengelyhez képest) ugyanarra oldalra irányítódnak át, mint

ahonnan beérkeztek. A sugarak „átírányításán” kívül a fény párhuzamosítása is megtörténik: azok a fénysugarak, amelyek párhuzamosan jutottak be a lencserendszerbe, azok párhuzamosan is hagyják el azokat. A lencserendszert elhagyó vékony fénysugár-szálak áthaladnak a tisztázónán és végül a retinában lévő egyetlen rhabdomhoz érkezek. Szuperpozíciós szemnél, körülbelül pár száz ilyen vékony fénysugár-szál hagyja el a vele megegyező számú kristálytestet, amelyek egyetlen rhabdomot céloznak meg optikailag. A szem fókusz síkján (amely megegyezik a megcélzott rhabdommal) egyenes állású kép keletkezik. Mivel egyetlen fotoreceptor nem egy, hanem több száz facettától kapja a fénysugarakat, ezért végeredményben az érzékenység óriásira növekszik. Nem meglepő, hogy ilyen szemtípussal az éjjeli rovarok és mélytengeri rákok rendelkeznek. De természetesen itt is vannak kivételek, szuperpozíciós szemük van néhány nappal aktív molylepkének, a busalepkének és a Scarabeidae egyes tagjainak. A szuperpozíciós szemnek is három csoportja van, attól függően, hogy a fényt, mely módon vezeti a kristálytest. Létezik a „fénytörő appozíciós szem” (refracting apposition eye), a „fényvisszaverő appozíciós szem” és a „parabola appozíciós szem”.



18. ábra: Két alapvető szemtípus a rovaroknál: **A):** Appozíciós szem. **B):** Szuperpozíciós szem. Az összetett szemre érkező párhuzamos fénysugarak és azok útjaik szürke tónussal vannak jelölve. Minden szemtípusnál a fénysugarak által megcélzott fotoreceptor feketével van színezve. „A” jelzi az egy rhabdomhoz fókuszálódó fénynyaláb szélességét; „f” jelzi a gyújtótávolságot; „cl” jelöli a szaruhártyalencsét (facetta); „cc” a kristálytestet (crystalline cone) jelenti; „p” jelzi a szemben található pigmenthámsejteket; „rh” =rhabdom; „cz”= tiszta zóna (clear zone) (Warrant munkája alapján (1999))

2.6.3. Rovarok színérzékelése

A rovarok életében meghatározó a színek látása és ez központi szerepet tölt be a viselkedésükben. A színlátás lehetőséget ad fényintenzitástól függetlenül különbséget tenni bizonyos dolgok között, azok spektrális tulajdonságai alapján. Az embereknél a szín az árnyalat, szaturáció, és fényerő fogalmával írható le (Kelber és Osorio 2010; Lunau 2014). Azt, hogy a rovarok pontosan hogyan érzékelik a színeket nem tudhatjuk. Ugyanakkor képesek vagyunk

vizsgálni a rovarok spektrális megkülönböztető képességét viselkedési vizsgálatokkal. A mögöttes neurológiai hálózat vizsgálatával jobban megérthetjük, hogy a rovarok az „apró” agyukkal megegyező, vagy különböző fiziológiai, számítási, neuron-hálózati mechanizmusokból kapják-e az információjukat egy adott spektrális tartalomból, mint ahogy mondjuk a gerincesek (Osorio és Vorobyev 2008; Jacobs 2008).

Azt a megfigyelést, hogy az „egyszerű” organizmusok, mint például a rovarok is látnak különböző színeket, Karl von Frisch figyelte meg először (von Frisch 1914). Háziméhekkkel végzett kísérletében bebizonyította, hogy az előzőlegesen bizonyos színre „betanított” méhek, képesek voltak megtalálni ugyanazt a színt, a szürke 30 árnyalata közül. Ekkoriban a színek látása csak egyes gerinces élőlények „privilegiuma” volt. Mára tudjuk, hogy az állatok számos taxonja (beleértve az ízeltlábúak sokaságát) képesek színt érzékelni. Például a mezőkön megtalálható csormolyát (*Melampyrum*), amelyet számos rovar látogat, színek nélkül nehezen lehetne észlelni. Ugyanakkor visszaadva a növény spektrális tulajdonságát, máris kirívó lesz a zöld mező növényei közül. A szín megkönnyíti a dolgok azonosítását és jobban megítélhetővé teszi annak tulajdonságát. Az utóbbit nagyon jól jellemzik a különböző gyümölcsök elszíneződése, ahogyan haladnak az érettség felé. Vagy a virágok színei, jelezvén, hogy „érettek” és érdemes a rovaroknak (vagy más állatoknak) meglátogatniuk őket a nektárjuk miatt. Számos nyitvatermő virág színe megváltozik, és bebizonyították, hogy ezzel a megporzó szervezetek viselkedésére is kihatnak (Weiss 1991).

E mellett a funkció mellett, a színek nagy szerepet játszanak a táplálékforrás, ragadozók, fajtársak azonosításában, valamint a fajon belüli/közötti kommunikációban (Lunau 2014; Osorio és Cuthill 2015; Cuthill *et al.* 2017). Például a *Heliconius* lepkék egy figyelmeztető szárnyrajzolattal rendelkeznek, amelyek megegyeznek más (azonos területen élő) lepkefajokkal. A *Heliconius* lepkék sárga foltjaik az UV tartományban is visszaverik a fényt. Továbbá fotoreceptorok között megtalálható az UV érzékeny rhodopszin is. Így a fajhoz tartozó *Heliconius* lepkék képesek intraspecifikus kommunikációra (Bybee *et al.* 2012). Továbbá a Diptera és Hymenoptera rend fajainak szárnya bizonyos szögből irizálnak (Shevtsova *et al.* 2011). Két publikáció is született arról, hogy a *Drosophila melanogaster* és *Drosophila simulans* fajok intraspecifikus kommunikációjában és párválasztásban a szárnyak irizáló mintázata meghatározó (Katayama *et al.* 2014; Hawkes *et al.* 2019).

Az, hogy a fény hullámhossza hogyan járul hozzá a színlátáshoz és ez hogyan befolyásolja a viselkedést, erősen függ a fotoreceptorok típusától és azok spektrális érzékenységétől. Az emberi szem számára a boglárka virága egységesen sárgának tűnik. A virágszirmok UV visszaverését az emberi szem rövid- (S), közepes- (M) és hosszú- (L)

hullámhossz érzékeny csapjai nem képesek érzékelni; ez a hiány feltehetőleg az evolúciónkban keresendő, mivel az embernek virágok helyett a termést kellett meg- és felismernie a zöld lombzat között (Melin *et al.* 2013). Ugyanakkor azon rovarok számára, amelyek rendelkeznek UV érzékeny fotoreceptorokkal, a boglárka szirmai, egy céltáblát rajzolnának ki, ezzel könnyedén azonosítva azt (Menzel és Backhaus 1991; Briscoe és Chittka 2001; Chen *et al.* 2013; Lunau 2014). Ez jól példázza, hogy a szín érzékelése attól függ, hogy milyen faj a szemlélő. A fotoreceptorok spektrális tulajdonsága, valamint a receptorokból érkező szignált értelmező neurológiai mechanizmusok fogják meghatározni, hogy milyen „színt” képes látni egy szervezet. Igen apró változások a látórendszerben is eldönthetik, hogy egy rovar képes-e érzékelni egy virág (részletes) mintázatát (Shrestha *et al.* 2019).

A növények és a megporzó szervezetek közösségében, a virág színében történő éles reflektancia változás hullámhossza, egybevág azzal a hullámhosszal, ahol a legjobb a megporzó rovarok színmegkülönböztető képessége. Erre példa a különböző növények és méhek közössége (Chittka and Menzel 1992; Dyer *et al.* 2012). Ebben a jelet küldő és fogadó közjátékban nehéz eldönteni, hogy a megporzók vizuális képessége hatással van-e a virágok színdiverzitására. Erre utal egy nemrégiben megjelent publikáció, amelyben azt vizsgálták, hogy a megporzó rovarok limitált faj diverzitása kihat-e a virágszínek sokaságára. A Csendes-óceán délnyugati részén fekvő Macquarie-szigeten egyedül legyek végzik a virágok megporzását és azt állapították meg, hogy a legyek színérzékelése egy „szűrőként” hat a virágszínekre és növénytársulásokra.

Mint ahogy korábban említésre került, a színérzékelés a különböző hullámhosszok közötti különbség (intenzitástól függetlenül) felismerését jelenti. Az összetett szem építőelemei, az ommatídiumok számában és méretében nagy a változékonyság, mégis, a bennük lévő fotoreceptorok száma többek között állandó. A színérzékeléshez a fotoreceptorsejtekben található különböző fotopigmentek jelenlétére van szükség. A rovarokban, a fotopigmentek egy opszin régióból áll (egy speciális G-protein kapcsolt transzmembrán receptor), amely egy fény érzékelő kromoforral a retinállal van összekapcsolva. A fototranszdukció (a fény stimulus transzlációja elektromos jellé) alapvető lépése, hogy a kromofór elnyeli a fotont, amely a molekula konformáció változását eredményezi, ezzel aktiválva az opsint. Bármelyik vizuális pigment hullámhossz érzékenységet az opszin fehérje aminosav szekvenciája adja meg. Tehát az opszinban történő szerkezeti változás az evolúció során, új hullámhossz érzékenységet eredményezhet, amely a környezet pontosabb érzékelését teszi lehetővé (Cronin *et al.* 2014).

Az opszinról szóló tanulmányokból az derült ki, hogy a gerincesekben a c-(ciliary)-opszin konzerválódott, mint a fő vizuális pigment, míg az ízeltlábúakban az r-(rhabdomeric)-opszin a fő fotoreceptor (Porter *et al.* 2012). A rovarok r-opszin családjába három párhuzamos

csoport van, különböző hullámhossz-szenzitivitással, amelyeknek az elnyelődési maximumai az ultraibolyában (UV), rövid (SW, kék) és hosszú hullámhossz (LW, zöld) tartományban vannak (Feuda *et al.* 2016). Ezek a tanulmányok arra engednek következtetni, hogy a rovarok ősei trikromatikusan látták a világot és mindegyik opszin típussal rendelkeztek (UV, SW, LW) és nagyjából a 300 és 700nm közötti tartományt érzékelték (Briscoe 2008; Briscoe és Chittka 2001; Yuan *et al.* 2010; Peitsch 1992). Molekuláris filogenetikai vizsgálatok rávilágítottak arra, hogy az opszin gének dinamikusán evolválódtak, azok megtöbbszöröződésével, funkcionális diverzifikációval, valamint egyes opszin gének elvesztésével. Bizonyos esetekben különösen UV-érzékeny opszinok fejlődtek ki, mint a nappal repülő rovarok többségében, más esetben az LW opszin érzékenysége lett kifinomult, főleg a Lepidoptera renden belül, vagy a szitakötőknél (Feuda *et al.* 2016; Futahashi *et al.* 2015; Spaethe és Briscoe 2004). A Coleoptera és a rovarokhoz legközelebbi ízeltlábúaknál (Chelicerates) a kék-érzékeny pigmentsejtek általában hiányoznak (Lord *et al.* 2016; Sharkey *et al.* 2017), habár egyes fajok képesek a kék fényt érzékelni. A színlátásról való eddigi tudásunkat a méheken (mézelo és posz) pillangókon/molylepkéken és legyeken folytatott tanulmányokból ismerhetjük leginkább (Briscoe és Chittka 2001; Lunau 2014; de Ibarra és Menzel 2014; Arikawa 2003). A rovarok színérzékelő rendszere, életmódtól függően, lecsökkent, vagy felfokozódott, vagy specializálódott. Például a lepkék és szitakötők (amelyeknek kiemelkedő a színlátásuk) nagyon sok opszinnal, valamint változatos érzékenységgű fotoreceptorral rendelkeznek (Briscoe 2008; Futahashi *et al.* 2015; Suvorov *et al.* 2017; Frentiu *et al.* 2007). Másrészt az éjszakai rovarok gyakran veszítettek el különböző opszinokat, vagy az opszin expresszációjuk lecsökkent, amely egy egész filogenetikai ágat, vagy egyetlen fajt érinthet (Feuda 2016; Tierney *et al.* 2015).

Az egyes fényingerekre adott retinális, vagy viselkedési válaszokkal ellentétben, a rovarok agyában lezajló folyamatokról igen keveset tudunk. Az optikai lebeny alap felépítése egy konzervált tulajdonság a rovarokon belül, de igaz ez az ízeltlábúaknál is. Az optikai lebeny három neuropilből áll: a lamina, a medulla és a lobula régiókból. Mindegyik szerveződése oszlopos, amelyek igazodnak az ommatídiumok elrendezéséhez (Sinakevitch *et al.* 2003). A legtöbb rovarnál, a 8-9 fotoreceptorból 6 túlnyomórészt a mozgás érzékelésében vesz részt, ezek legelőször a laminával csatlakoznak. A maradék színérzékeny fotoreceptor közvetlenül a medullához „csatlakozik” (de Ibarra *et al.* 2014; Wernet *et al.* 2015; Meinertzhagen 1976), amely a legnagyobb és legkomplexebb optikai neuropil. A medullában, a különböző színérzékeny fotoreceptorokkal való kapcsolat segíti a rovar a különböző hullámhosszok összehasonlításában (amelyet legalább kettő, vagy ettől több fotoreceptor érzékel az ommatídiumban) (Morante és Desplan 2008). Sokáig úgy vélekedtek, hogy a színérzékelés útvonala elkülönül a mozgás érzékelésétől. Ugyanakkor, úgymond „áthallást” megfigyeltek a két

útvonal között legyek esetében (Wardill *et al.* 2012).

Hogy a valódi színlátás biztosított legyen, legalább két különböző színre érzékeny fotoreceptor választ kell összehasonlítani. A spektrális érzékenységekben csak enyhén eltérő opszinnal rendelkező két fotoreceptor már lehetőséget ad egy finomabb megkülönböztetésre, amellyel egy részletesebb színskálát képes érzékelni a rovar (bizonyos hullámhossztartományon belül) (Kelber *et al.* 2003). Ugyanakkor két, spektrális érzékenység tekintetében távol eső fotoreceptorból álló rendszer kevésbé érzékeny az enyhe különbségekre, ám a szín érzékelés spektruma nagyobb. A különböző fotoreceptor típusokat a fényelnyelési spektrumuk alapján csoportosítják, amit elsősorban a bennük expresszáldó opszin határoz meg (Lebhardt és Desplan 2017).

A látás egy igen energiaigényes folyamatnak minősül (a retina anyagcseréjét tekintve), valamint számos neurológiai folyamatot is igényel (Niven és Laughlin 2008; Niven *et al.* 2007). Ennek következtében számos föld alatt élő állat, amelyeknek nem nélkülözhetetlen a látás, gyakran elvesztették a szemüket, valamint kisebb vizuális részeket az agyukból, mint az *Astyanax mexicanus* halfaj (Moran *et al.* 2015), vagy számos földben, vagy barlangokban élő rovar (Friedrich 2013). Hasonlóképpen egyes állatok egy szűkebb spektrális régiót érzékelnek jobban, míg a számukra ökológiailag nem releváns tartományokat csökkent mértékben érzékelik. Az „átlagos” színlátáshoz három különböző típusú opszinnal kell rendelkezni. A trikromatikus látással számos rovar rendelkezik és a színek megkülönböztetése három csatornán alapul: UV, kék és zöld (Briscoe 2008; Briscoe és Chittka 2001; Peitsch *et al.* 1992). Érdekes módon az UV hullámhossz nagyon sok rovarnál beletartozik az érzékelhető tartományba, amely arra enged következtetni, hogy az UV sugárzás egy igen fontos jel a rovarökológiában, mint például a virágok azonosítása (megporzó rovaroknál), intraspecifikus kommunikáció, polarizált fény érzékelése orientációhoz (Cronin és Bok 2016).

Azt, hogy a színmegkülönböztető képesség, hogyan mutatkozik meg pontosan az optikai neuropillok szerkezetében, nehéz megválaszolni, mivel főképp a jó színlátással rendelkező rovarokat (méhek, legyek, pillangók) tanulmányozták behatóbban. Érdekes módon a színek agyi feldolgozása különbözik, attól függően, hogy milyen viselkedés társul hozzá. Például az UV-hoz való vonzódásért úgy tűnik, hogy egy közvetlenebb útvonal a felelős, míg a színek megkülönböztetése egy komplex útvonalon halad az optikai lebenyben (Longden 2016; Kebler 2016). Ez azt jelenti, hogy azok a válaszok (például egy specifikus hullámhosszra), amelyek egy útvonalon közvetítődnek, utalhatnak az „ősi” színérzékelésre. Ugyanakkor a fokozott színlátás a különböző neuropil struktúrák közötti és a közepagi régiókhoz irányuló megnövekedett kapcsolatok száma útján fejlődhetett ki (Kawasaki *et al.* 2015; Yang 1991).

2.6.4. Fototranszdukciónak

Fototranszdukciónak hívjuk a szem által befogadott fény átalakulását elektromos ingerré. A fény a szem felületét borító, áttetsző szaruhártya-lencséken jut be és a bonyolult membránszerkezetű rhabdomérára fókuszálódik, amelyben a rhodopszin található. A fototranszdukciónak izomerizációval indul; a 11-cis 3-hidroxi-retinál molekula szerkezete megváltozik egy foton elnyelésekor és all-trans 3-hidroxi-retinál molekula alakul ki belőle. Ez a fény-szenzitív A-vitamin származék az összes rhodopszinban megtalálható és az izomerizáció a rhodopszin aktiválódását (meta-rhodopszinná) eredményezi. A metarhodopszin elindítja a guanozin-difoszfát (GDP) átalakítását guanozin-trifoszfáttá (GTP) egy heterotrimerikus (több részből felépülő) G-fehérje alfa alegységén, ezzel aktiválva az alfa alegységet. Ez a G-alfa alegység aktiválja a foszfolipáz C-t (PLC) ami a foszfatidil-inozitol-4,5-biszfoszfátot inositol triszfoszfáttá és egy diacil glicerollá (DAG) hasítja. Úgy gondolják, hogy a DAG indirekt módon elzárja a kation szelektív Trp és Trpl csatornákat, ezzel beindítva a Ca^{++} és Na^{+} ionok beáramlását a fotoreceptorba. A kialakuló fotoreceptor depolarizáció a szinapszis végén hisztamin kibocsátást eredményez és az inger elvezető neuronokban hiperpolarizáció következik be (Montell 1999; Hardie és Raghu 2001).

2.6.5. Vizuális érzékelés a gombaszúnyogoknál

Összefoglaló tanulmány a gombaszúnyogok látásáról még nem készült, továbbá a rendelkezésre álló információ a gombaszúnyogok szemfelépítéséről, spektrális érzékenységről, evolúciójáról stb. igen kevés. Ebben a részben a gombaszúnyogok látásáról szóló fontosabb publikációkat gyűjtöttem össze.

A gombaszúnyogok spektrális érzékenységről szóló első tanulmányokat Stringer és Meyer-Rochow (1994) végezték el. Kutatásukban barlangokban élő rovarok (köztük különböző Sciaridok) fényhez való vonzódását vizsgálták spektrálisan. Eredményükből kiderült, hogy a legtöbb gombaszúnyogot a kék-zöld hullámhosszak csalogatták leginkább. Sajnos konkrét fajazonosítás a befogott rovarokról a családon kívül nem történt.

Később Jess és Bingham (2004a) vizsgálták a *L. ingenua* reakcióját különböző fényforrásokra. Azt állították, hogy a *L. ingenua* igen alacsony fényintenzitás mellett is mutatott fototaxist. Továbbá megállapították, hogy 300-650 nm-es sugárzás több egyedet csalogatott, mint a 700 nm és a feletti hullámhosszak. Feljegyezték, hogy több nőtényt csapdáztak, mint hímeket, amiből arra következtetnek, hogy a nőtények „fény-reakciója” érzékenyebb.

A gombaszúnyogok pozitív fototaxisát Cloyd *et al.* (2007) is megerősítették. Tanulmányukban közlik, hogy *Bradysia* sp. nr. *coprophila* gombaszúnyog a $0.08374 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ -

nál ($= 5.04 \cdot 10^{12}$ foton/cm²/s) kisebb fénystimulusokra is reagált.

A gombaszúnyogok fototaxisának hullámhosszfüggését elsőként Kim *et al.* (2014) próbálták felderíteni. Kvázi monokromatikus kék, zöld, narancs és piros LED fénycsapdának a csalogatási hatékonyságát próbálták meg vizsgálni koreai gombatermesztésben. Eredményükben azt közlik, hogy a zöld LED (528 nm) volt a legcsalogatóbb a *L. ingenua* számára.

A LED világításban rejlő potenciált Stukenberg *et al.* is vizsgálták a *Bradysia difformis* gombaszúnyog ellen. Összesen 13 LED-et, az UV-tól (371 nm) a borostyánsárgáig (619 nm) használtak fel a kísérleteikben. Az eredményeik megmutatták, hogy a legtöbb gombaszúnyogot az UV (382 nm) csalogatott, valamint a zöld-sárga hullámhosszok (632-592 nm) és kombinációik. Különböző háttereket is alkalmaztak, hogy vizsgálják a kontraszt hatását és eredményük szerint a fekete háttér volt a leghatásosabb.

A sötét kontrasztú háttér fontosságát An *et al.* (2019) is vizsgálták, a metélőhagymát károsító *Bradysia odoriphaga* fajnál.

Ismereteim szerint egyedüli tanulmány, amely a gombaszúnyogok szemfelépítésével foglalkozik, az a közelmúltban Taylor *et al.* által publikált tanulmány (2020). Kutatásukban azt vizsgálták, hogy a különböző élőhelyről származó gombaszúnyog egyedek összetett szemei között van-e fizikai különbség. A tanulmány érdekességét az adja, hogy a minták között volt egy Eocén földtörténeti korszakból származó, borostyánban megkövült minta is, amelyen mikrotomográfiás vizsgálatokat végeztek. Vizsgálatuk alapján kiderült, hogy bármennyire is apró rovarokról is legyen szó, van különbség a szemek felépítése között, attól függően, hogy milyen élőhelyről származik az egyed.

2.7. ROVAROK LÁTÁSÁN ALAPULÓ NÖVÉNYVÉDELMI ELJÁRÁSOK

Köztudott, hogy a rovarok éjjel a lámpaoszlopok vagy a kinti világítás körül repkednek. Ez a velük született fototaktikus viselkedést használják ki például az elektromos rovarcsapdák is. Az UV sugárzást kibocsájtó fluorescens csövekkel felszerelt rovarcsapdák hatékonyan csalogatják például a molylepkéket és bogarakat, így meggátolva, hogy azok berepüljenek éjszaka az üzletekbe vagy üvegházakba. Az utóbbi években egyre közkedveltebbek azok a növényvédelmi eljárások, amelyek a rovarok fényérzékelésén alapulnak, így növényvédőszermentes megoldást kínálhatnak a kártevőkkel szemben (Antignus 2000; Emura és Tazawa 2004; Tazawa 2009; Honda 2011; Johansen *et al.* 2011; Ben-Yakir 2013).

A fény különböző módon befolyásolhatja a rovarok viselkedését és fejlődését: A fényre általában a legtipikusabb válasz a fototaxis (Jander 1963). A fototaxis is több módon nyilvánulhat meg a rovaroknál. Vonzódás (pozitív fototaxis, amikor a fényforrás felé indul el egy

rovar); ezt a viselkedési választ használják ki a fénycsapdák, ugyanakkor a csapdázási hatékonyság a fajok között a hullámhossztól függhet (Coombe 1981; Hardie 1989; Menzel és Greggers 1985; Kinoshita és Arikawa 2000; Yang *et al.* 2003). Taszítás (negatív fototaxis, a fénytől való eltávolodás); ezt a jelenséget akkor alkalmazzák, amikor megfelelő hullámhossz sugárzásával akadályozzák meg, hogy a célfaj bemenjen a termesztési területre (Jander 1963; Reisenman *et al.* 1998; Kim *et al.* 2013). A fototaxison kívül más válaszreakciót is kiválthat a fény a rovarokból. A fényadaptációról beszélünk, amikor például az éjszakai rovarok, megvilágítás hatására nappali viselkedést mutatnak (felhagynak a helyváltoztatással, párkereséssel, táplálkozással, tojásrakással, elrejtőzködni). Az éjszakai rovarok repülése, vagy párkeresése erős megvilágítás mellett abbamarad (Day 1941; Post és Goldsmith 1965; Walcott 1969). A rovarok cirkadián ritmusához tartozik a repülés, mozgás, táplálkozás és a pár felkutatása (Bateman 1972; Shimoda and Kiguchi 1995). Az éjszaka folyamán az ideiglenesen bekapcsolt világítás eltolhatja a nappali/éjszakai viselkedését a rovaroknak (Okada *et al.* 1991). A rovarok, fény váltakozására (pl. nappalhossz) adott fiziológiai válaszát hívjuk fotoperiodicitásnak. A diapauzára való felkészülést gátolhatjuk meg egyes rovaroknál, ha azokat ismétlődő, több napot átfogó megvilágításnak tesszük ki. Azok a rovarok, amelyek nem kerülnek nyugalmi állapotba, elpusztulnak a tél folyamán (Saunders 2012). Fénytoxicitásról beszélünk, amikor pl. az erős UV és kék fény hatására a rovarok retinája károsodik és szerkezetük leromlik (Meyer-Rochow *et al.* 2002; Stark *et al.* 1985). Bizonyos területeket a rovarok számára „láthatatlanná” lehet tenni. Az üvegház UV elnyelő filmréteggel való bevonása azt eredményezi, hogy a benne lévő növények bizonyos rovarok számára láthatatlanok lesznek (Antignus *et al.* 1998; Legarrea *et al.* 2010). Néhány rovar, repülés során a horizontális helyzetüket a dorzális felükre érkező fény alapján korrigálják (Jander 1963). A dorzális fényérzékelés alapján történő mozgási korrekciót több repülő rovarnál, mint például a szitakötőknél és sivatagi sáskáknál, is leírták már (Goodman 1965; Neville 1960). A talaj erősen fényvisszaverő felülettel való takarása megzavarhatja a repülés irányát, az alulról visszaverődő fény által. Ezzel a technikával egyes rovarok betelepülését gátolhatjuk meg.

Számos faktortól függ, hogy milyen válaszreakciót vált ki a fény a rovarokból. A fény intenzitása, hullámhossza, hullámhosszok kombinációja, kitettség ideje, fényforrás iránya, a fény hullámhossza erősen befolyásolhatja a reakciót. Mi több a fény által kiváltott viselkedés „minősége” és „mennyisége” függ a fényforrástól (izzó, vagy dióda (LED)) és az anyagtól is (fényvisszaverő anyagok) Antignus 2000; Coombe 1981, Coombe 1982; Honda 2011; Johansen *et al.* 2011; Matteson *et al.* 1992; Nissinen *et al.* 2008; Prokopy és Owens 1983; Smith 1976).

Rovarok csalogatása fényforrással

Számos éjszakai rovar vonzódik a mesterséges fényhez. A legtöbb éjszakai rovar csalogató fényforrások általában azok, amelyek nagy mennyiségű ultraibolya sugárzást bocsájtanak ki (Cowan és Gries 2009). Már a második világháború alatt, Japánban, kék fluorescens fényt kibocsájtó lámpákat alkalmaztak a rizsföldeken a *Chilo suppressalis* és *Tryporyza incertulas* kártevők ellen (Ishikura 1950). Továbbá a kártevők előrejelzésére egy fénycsapdahálózatot is létesítettek, amelyek az ország több növényvédelmi állomásán létesültek. A fénycsapdákban megtalálható kártevő fajok mennyisége alapján tudták előre jósolni azok várható felszaporodását (Katayama *et al.* 1993; Matsumura 2001). Magyarországon hasonló fénycsapdahálózat kiépítése kezdődött el Jermy Tibor javaslatára 1952-ben. Kezdetben növényvédelmi vonalon, mára inkább az erdészeti kutatásban veszik szerepét. Európa szinten is igen jelentős, hosszú éves adatsorokkal rendelkezik a fénycsapdahálózat, például a gyapjaslepke (*Limantria dispar*) népeségváltozásáról 1962-től vannak rendelkezésre álló adatok (Hirka *et al.* 2011).

Rovarok csalogatása színcsapdákkal

Néhány nappali rovar is lehet éjszaka csalogatni mesterséges fényforrással. Ugyanakkor a napfényhez képest ezeknek az intenzitása kicsi, ezért a nappal alkalmazott fénycsapdák hatékonysága nem lesz kielégítő, vagy egyáltalán nem is működnek. A nappali rovarokat különböző színű edényekkel, ragacslapokkal lehet csapdázni/monitorozni. Például sárga színű tálcscapdákkal gyakran szokták a levéltetveket monitorozni. A levéltetveken kívül más, gazdaságilag fontos kártevőket is lehet diagnosztizálni a tálcscapdákkal, többek között a levélbolhákat, kabócákat, molytetveket, tripszeket, vagy aknázólegyeket (Esker *et al.* 2004; Mainali és Lim 2010; Vaishampayan *et al.* 1975).

Éjszakai rovarok aktivitásának megzavarása fényforrással

A gyümölcsültetvényekben az *Eudocima tyrannus* és *Oraesia emarginata* fajok éjjel károsítanak. A kártételt meg lehet akadályozni, ha az ültetvényben éjjel sárga színű fluorescens lámpát kapcsolnak fel (Nomura 1967; Nomura *et al.* 1965). Ez a módszer azon alapul, hogy bizonyos fényintenzitás felett az összetett szem fényadaptált lesz és az állat úgy érzékeli környezetét, mintha nappal lenne (Meyer-Rochow 1974; Walcott 1969). A fényadaptáció elnyomja az éjjeli viselkedési magatartást, mint a repülést, táplálkozást, vagy párkeresést. Hasonló módszert alkalmaznak egyes helyeken krizantém és szegfűtermesztésben *Helicoverpa armigera* ellen (Yase *et al.* 1997), kínai bazsalikom termesztésnél *Spodoptera litura* bagolylepkék ellen, valamint káposztatermesztésben *Hellula undalis* lepke ellen (Yase *et al.* 2004). Zöld fluorescens fényforrásokat is alkalmaznak hasonló céllal, ugyanakkor a sárga

megvilágítással ellentétben a zöld nem befolyásolja a növények fejlődési ritmusát (Yamada *et al.* 2006; Kono and Yase 1996; Yase *et al.* 1997). Hasonlóan, a fotoperiódus megzavarásával kísérletezett Dr. Sáringer Gyula is. Vizsgálataiban a repcedarázs (*Athalia rosae*) lárváit vetette alá periodikus fényingereknek, amely a lárvák telelőre vonulását befolyásolta. Az éjszaka folyamán (sötétedéstől számított 3. és 8. órában) 30 perces megvilágítás azt eredményezte, hogy a lárvák szignifikáns részénél nem történt meg diapauza állapota. Ennek következtében, a telelésre vonulás helyett, a lárvákból imágók fejlődtek ki. A késő ősszel kikelő nőtények már nem találtak tojásrakásra megfelelő repcenövényt (Sáringer 1983a; Sáringer 1983b)

Kártevők szabályozása UV elnyelő réteggel

Azokat az UV elnyelő filmrétegeket, amelyek a közeli UV sugárzást (300-400 nm) képesek elnyelni, üvegházi termesztésnél alkalmazzák sikeresen, egyes kártevők betelepülése ellen (Raviv és Antignus 2004). A legtöbb rovar szeme nagyon érzékeny a közeli UV sugarakra, valamint sok rovarnál a tájékozódásban is fontos szerepet tölt be (Prokopy és Owens 1983). Úgy vélik, hogy az UV abszorbens filmmel bevolt üvegház „sötét foltként” látszódik a rovaroknak. Kísérletekben feljegyezték, hogy az UV elnyelő réteggel felszerelt létesítményekben kevesebb volt a levéltetvek, molytetvek és tripszek száma (Costa *et al.* 2002; Nguyen *et al.* 2009). Ugyanakkor fedett termesztőlétesítményekben a beporzás segítésére sokszor alkalmaznak méheket is, amelyek sajnos ugyanúgy inaktívak voltak ilyen körülmények között.

Repülés zavarása fényvisszaverő talajtakarással

Kimura (1982) kísérletében szőjabab ültetvényben ezüstszerű, nagy reflektanciájú fóliát alkalmazott. Eredményükben közlik, hogy a talajtakart állományba kevesebb szárnyas levéltetű repült be. Simmons és mtsai. (2010) és Nagatuka (2000) is beszámolt arról, hogy fényvisszaverő lapok talajra helyezésével csökkenteni tudták a betelepülő tripszek és molytetvek számát. A mechanizmust, amely alapján a talajról visszaverődő fénysugarak megzavarják a rovarok tájékozódását, nem teljesen értik. Egyes rovarok a vízszintes tájékozódásukat a dorzális felükre érkező fénysugarak alapján korrigálják, ugyanakkor normális repülési magatartást nem képesek folytatni, ha alulról is éri őket fény (Goodman 1965; Jander 1963; Neville 1960).

2.8. ELEKTRORETINOGRÁFIA A ROVAROKNÁL

Biopotenciáloknak nevezzük azokat az jeleket, amelyeket elektromos potenciálként tudunk mérni két pont között, sejt, szöveti, vagy organizmus szintjén. Az élő szövetek, ha azok megfelelő módon vannak ingerelve, akkor azokban az ionok összetétele megváltozik, amely egy lokális, időben változó elektromos jelet eredményez. Egyes esetekben ezek a lokális változások a sejtekben depolarizációt generálnak, amely egy kellő küszöbértéket meghaladva terjed ingerként, amelyet más szóval akcióspotenciálnak nevezünk. Ezeket az elektromos varianciákat megfelelő

műszerekkel mérni tudjuk analóg jelekként (Quintana *et al.* 2016). A történelem során számos kísérlet született arra, hogy ezeket a biopotenciálokat mérni tudták és sokszor a kor limitált eszközei miatt fulladtak kudarcba a kezdeti próbálkozások. Goth (1903) és később Einthoven és Jolly (1908) voltak az elsők, akik elsőként tudták leírni a fénystimulussal ingerelt retina elektromos jelének az alakját. Később, 1933-ban, Granti ismerte fel és azonosította a házimacsán mért elektroretinográfiás (ERG) szignált felépítő egyes komponenseket, amelyért 1967-ben Nobel-Díjat érdemelt ki (Quintana *et al.* 2016).

Nehéz pontosan megmondani, hogy az első ERG méréseket mikor végezték el rovarokon, de feltehetőleg a XX. század elejére datálható (Swihart 1972). A rovarokon végzett ERG vizsgálatokkor legtöbbször egy adott hullámhosszra érzékeny receptor(ok) válaszát szokták mérni (intenzitás függvényében). Azonban a spektrális érzékenység mellett a kritikus villódzási gyakoriságot (Critical Flicker Fusion frequency) is a mérések tárgyát képezheti (Stowasser *et al.* 2015). A CFF a stimulus maximális frekvenciaértéke, amelyre a szemből érkező válasz már nem követi a stimulus váltakozását. Ez rovaroknál 40 Hz és 300 Hz (Agee 1971), míg az embernél 40 Hz és 65 Hz között mozog (Hecht és Shlaer 1936).

A rovarokon végzett ERG mérések gondos előkészületet követelnek meg. A vizsgálatokat élő állatokon végzik, így azok preparálását úgy kell kivitelezni, hogy az elszenvedett károsodások ne legyenek letálisak, továbbá a mérések eredményeire ne hassanak ki negatívan. Általában az állatokat (méretüktől függően) Petri-csészére, tárgylemezre, vagy pipettába helyezik. Az állat rögzítése legáltalánosabban viasszal, agarózzal, vagy gyurmával történik. Fontos továbbá, hogy a tesztalany jól tűrje a csökkentett oxigénfelvételi fiziológiás állapotot, ugyanis az immobilizáláskor elkerülhetetlen, hogy egyes tracheák ne záródjanak el. Legfontosabb, hogy a potrohon lévő légzőnyílások levegővel érintkezzenek. Egy jól sikerült preparátummal akár több óráig, vagy akár napig is dolgozhatunk, feltéve a kellő páratartalom biztosítva van a rovar számára, valamint annak a fiziológiás állapota is kielégítő volt a mérési procedura kezdetén. A szemből érkező jeleket egy szignál elektróda (amely lehet fém, elektrolittal töltött üveg) segítségével rögzítjük. Érdeemes odafigyelni a jel-elektroda anyagára, ugyanis a közvetlen megvilágítás fotoelektromos jelenséget idéz elő és (fémről függően) a kilökődő elektronok mennyisége akár megzavarhatja a méréseket is. A jel elektródát a rovar összetett szemébe helyezik, nagyjából szaruhártya réteg alá. Az érzékelt elektromos jeleket erősítő segítségével növelik. A másik, földelt referencia elektródát az állat egyéb testrészébe (vagy a másik összetett szembe) helyezik. Hasonló módon lehet az ocellusok ERG vizsgálatait is elvégezni (Belusic 2011).

A vizsgálatok során használt stimulusok egyszerű fényvillanások, amelyek 10 ms-tól akár

10 msp-ig tarthatnak. A stimulust biztosító fényforrás mindenképpen egyenfeszültséggel kell hogy működjön, mivel a váltakozó feszültségű fényforrások gyorsan váltakozó (50 Hz és 100 Hz között általában) villanásokból áll, amely a jel folyamatos oscillálódását okozza. A fénystimulus spektrumát tovább lehet módosítani különböző rövid-, illetve hosszú-hullámhossz filterekkel, valamint monokromátor egységekkel, hogy csak bizonyos fotoreceptorok vizsgálata is lehetséges legyen. A fénystimulus intenzitását általában szűrkeszűrőkkel tudják módosítani, de LED világítás alkalmazásánál elektromos úton is változtatható a fényerő (Belusic 2011).

III. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. OLFAKTOMETRIÁS KÍSÉRLETEK

A *Lycoriella ingenua* fajon végzett elektrofiziológiás és viselkedési vizsgálatokat az Eötvös Lóránd Kutatási Hálózat, Növényvédelmi Intézet, Állattani Osztályán végeztem, dr. Molnár Béla Péter felügyeletével, kitől a különböző műszerek használatát, kísérletek módszertanát a munkám során elsajátítottam.

3.1.1. Rovartenyészet fenntartása

A kísérletekben használt rovarok egy fajtiszta *Lycoriella ingenua* tenyészetből származtak, amelyet a volt Szent István Egyetem Zöldség és Gombatermesztési Tanszékén tartottam fent 2016 óta. A laboratóriumi tenyészet alapításához az imágókat egy ócsai gombatermesztési üzem termesztőházaiból (Bio-Fungi Kft.) gyűjtöttem be. Az eredeti kolóniák megalapításához párosodó gombaszúnyog egyedeket gyűjtöttem. Párosodás után a nőstényeket külön edényekbe helyeztem, a hím társukat pedig a tenyészbélyegeik alapján azonosítottam. A rovarok preparálásánál Steffan (1983) módszerét vettem alapul. A taxonómiai határozásoknál a hím hipopígiumát, első pár lábszár szörképleteit, illetve az ajaki tapogatók morfológiai tulajdonságait figyeltem meg. A taxonómiai határozást Menzel és Mohrig (2000), valamint Oosterbroek (2015) leírásai segítették.

A rovarok tenyésztésére 870 ml űrtartalmú műanyag edényt használtam, amelyekbe 400 g, 95%-os víztartalmú tőzeget tettem (Kekillä DSM 3 W, Kekillä Professional, Vantaa, Finnország). A lárvák számára nedves zabpelyhet, valamint élesztő granulátumot adtam élelemként, amelyet szükségyszerűen adagoltam. A tenyészet szellőzésére az edény tetejét 0,5 mm lyukbőségű fátyolfóliával takartam, melyen az imágók sem tudtak kibújni. Minden *L. ingenua* generációnak új tenyészedényt biztosítottam, amelybe friss közeget helyeztem meggátolva ezzel a kedvezőtlen szervezetek, mint például a *Mucor* fajok, valamint az atkák felszaporodását. A kísérletekhez egyidejűleg 30 tenyészedényt tartottam fent, amelyeket 23 ± 1 °C és 85%-os relatív páratartalom mellett tároltam, 16:8 fény/sötét periódus mellett. Ilyen körülmények között körülbelül 16 naponta fejlődött ki egy új *L. ingenua* generáció.

3.1.2. Felhasznált termesztési alapanyagok

Kísérleteinkben az *L. ingenua* preferenciáját vizsgáltam. A szaglászervi és a viselkedési kísérletekhez a következő gombatermesztési alapanyagokat használtam fel:

- második fázisú csiperkekomposzt (19. ábra): csiperke micéliumot nem tartalmazó, pasztörözött, speciális eljárással készült komposzt, amely gabonaszalma, csirketrágya,

gipsz keveréke, körülbelül 70-75%-os víztartalommal rendelkezik (további említése: II. fázis)

- harmadik fázisú csiperkekomposzt (20. ábra): csiperkegomba vegetatív szaporító anyagával („gombacsíra”) beoltott és a micélium által már kolonizált második fázisú komposzt (további említése: III. fázis)
- takaróföld (21. ábra): különböző tözegek speciális keveréke, amelyet a III. fázis tetejére rétegeznek a termőtest indukálása érdekében
- átszövetett takaróföld (22. ábra): a csiperkegomba micéliuma által átszőtt takaróföld. Termesztési körülmények között körülbelül 8-11 nap elteltével kolonizálódik a takaróföld a micélium által.

Mind a gombakomposztokat a fázisú komposztot a Bio-Fungi Kft. ápokai komposztelőállító üzeme biztosította számunkra. A termesztésben legáltalánosabb használt takaróföldet használtuk (TopTerra Casing, Legro Group (Helmond, Hollandia)).



19. ábra: II. fázisú csiperkekomposzt
(Fotó: Kecskeméti, 2019)



20. ábra: III. fázisú csiperkekomposzt. Jól látható a komposztot átszőtt csiperkemicélium
(Fotó: Kecskeméti, 2019)



21. ábra: Takaró föld, amely felláp és síkláptőzeg keveréke (Fotó, Kecskeméti, 2019)



22. ábra: A takaró föld felületét jól kolonizálta a csiperke micéliuma (Fotó: Kecskeméti, 2019)

3.1.3. Illatanyaggyűjtés

A gombatermesztési anyagok gőzterének illékony komponenseit 15 g friss II. és III. fázisú komposztból nyertem ki. A mintákat üveg hengerekbe (belső átmérő 80 mm, hossz 200 mm) helyeztem, amelyek végére csiszolatos üveg szűkítőt tettem (belső átmérője 6 mm) (23. ábra). A rendszerbe (24. ábra) beszívott levegőt granulált aktív szenet tartalmazó előszűrő (10 g) segítségével tisztítottam meg. A szűrőegységet és a mintatartó hengert tefloncső kötötte össze (belső átmérő 5 mm). A rendszeren áthaladó folyamatos légáramot (1 l/min) egy vákuumpumpa biztosította (Thomas G 12/02 EB, Garder Denver Thomas GmbH, Fürstenfeldbruck, Németország). Az illékony komponenseket aktív szén (5 mg) adszorbensen kötöttük meg (Brechtbühler AG, Schlieren, Svájc) (Molnár *et al.* 2015). Az illatanyaggyűjtést 4 órán keresztül és három ismétlésben végeztem el. Az aktív szén filteren megkötött vegyületeket 100 µl diklórmétánnal (99,9%-os tisztaság, VWR Chemicals) eluáltam, az így kapott extraktumokat mélyfagyasztóban –40 °C-on tároltam. Az extraktumokat az elektrofiziológiás (GC-FID/EAD) és kémiai szerkezetazonosításhoz (GC-MS) használtam fel. A III. fázisú komposzt gőzterében lévő csápaktív komponensek arányát és illatanyag profilját DVB/PDMS/CAR (StableFlex, 50/30 µm, Supelco, Sigma-Aldrich, Bellefonte, PA, USA) bevonatú szilárd fázisú mikroextrakciós (SPME) módszerrel is vizsgáltam. Az SPME szálat 200 g gombatermesztési közeget tartalmazó mintatároló edény gőzterébe helyeztem szobahőmérsékleten 5 percig 30 perces előzetes légtértelítés után. A mintavételt ötször ismételt meg.



23. ábra: Az illatanyag gyűjtésre használt üveghengerek komposztmintákkal (Fotó: Kecskeméti, 2019)



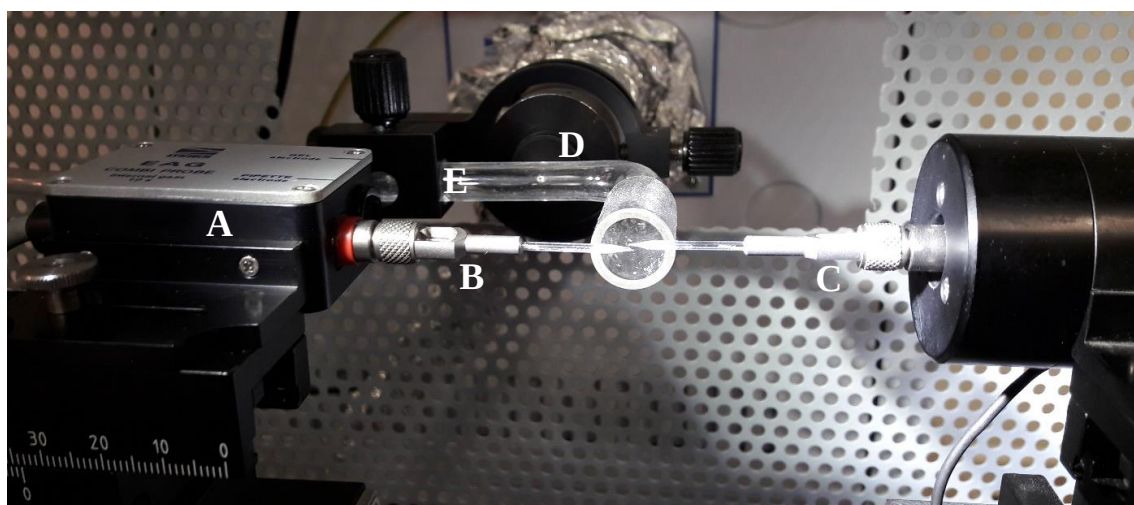
24. ábra: Illatanyaggyűjtéshez használt műszerek beállítása (Fotó: Kecskeméti, 2019)

3.1.4. Elektrofiziológias vizsgálatok (GC-FID/EAD)

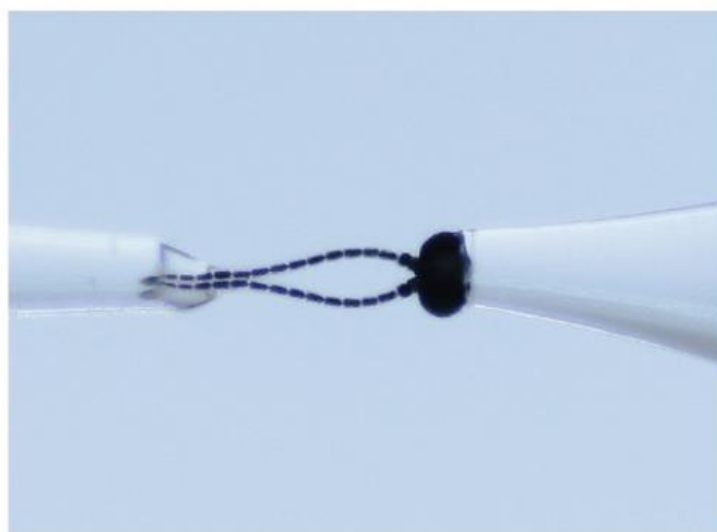
Az elektrofiziológiásan aktív komponensek azonosításához gázkromatográf (GC-FID) kapcsolt elektroantennográfiás (EAD) vizsgálatokat végeztem (25. ábra). A vegyületek elválasztásához Agilent 6890N típusú gázkromatográf készüléket, HP-5 típusú kapilláris oszlopot ($30\text{ m} \times 0.32\text{ mm} \times 0.25\text{ }\mu\text{m}$, J&W Scientific, Folsom, CA, USA) és egy lángionizációs detektort (FID) alkalmaztam. Az extraktumokból $2\text{ }\mu\text{l}$ -t injektáltam a $220\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os split/splitless injektor portba, splitless módban, így a minta teljes egésze maradéktalanul a kapilláris oszlopra került. Az injektáláshoz Agilent Gold Standard, $10\text{ }\mu\text{l}$ -es fecskendőt használtam. A gázkromatográf kemencéjét $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tartottam 1 percig, majd $10\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{perc}$ hőlépcsővel felfűtöttem $230\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ig. A kapilláris oszlopon vivőgázként nagy tisztaságú hélium gázt használtam, állandó térfogatárammal ($2,9\text{ ml}/\text{perc}$). A kapilláris oszlopon szétválasztott minta egy speciális, inert elosztóegységen, ún. splitteren keresztül két felé áramlott. Egyik fele a lángionizációs detektorhoz (FID) ($280\text{ }^{\circ}\text{C}$), míg a másik fele a fűtött transfer line-on (Syntech,

Kirchzarten, Germany) keresztül a csápdetektor felé. A transfer line-on keresztül az elválasztott anyagok előszűrt párásított levegőáram (1 l/min) segítségével szimultán, a kromatográfiás eluálódás sorrendjében egyesével jutnak el a felpreparált rovar csápjához.

A mérésekhez 1-3 napos *L. ingenua* nőtények fejét leválasztottam a tornál. A fejet a metszlapnál a Ringer oldattal (Beadle és Ephrussi 1936) töltött referencia kapillárisához illesztettem, míg a csápok csúcsi részét a felvételező (recording) elektród kapillárisához illesztettem a mikromanipulátorok segítségével (MP-15) (26. ábra). A csáp szaglószőrein keletkezett akciós potenciált az előerősítő tízszeresére erősítette, majd digitális jelekké konvertáltam (IDAC-2, Syntech). A csápdetektor és a gázkromatográf szignáljait szimultán rögzítette a GC-EAD szoftver (GC-EAD 2014, vers. 1.2.5, Syntech)



25. ábra: Az elektroantennográf készülék részei: **A**): EAD jelfeldolgozó-előerősítő egysége; **B**): felvételező kapilláris; **C**): referencia kapilláris; **D**): transfer-line kimeneti része; **E**): előszűrt párásított levegőt és az illatanyagokat a csáphoz közvetítő üvegső (Fotó: Kecskeméti, 2019)



26. ábra: A Ringer oldattal töltött üvegkapillárisra felpreparált nőtény *Lycoriella ingenua* fej és csápok (Fotó: Molnár, 2019)

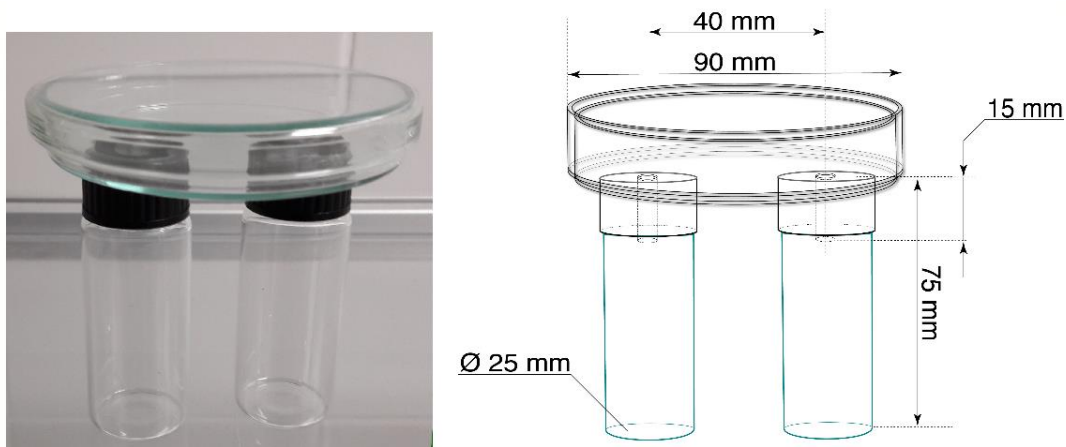
3.1.5. Tömegspektrometria

Az összegyűjtött illatanyagokat gázkromatográffal kapcsolt tömegspektrométerrel (GC-MS) elemeztem (HP Agilent 5890 GC és 5975 MS, Agilent Technologies). A gázkromatográfot HP-5 UI kapilláris oszloppal használtam (30 m × 0.25 mm × 0.25 µm, J&W). Az injektor 250 °C-ra fűtöttem és 30 másodpercig splitless módban üzemeltettem, ha oldószeres mintát injektáltam, illetve 1 percig, ha SPME mintát elemeztem. Az oldószeres mintákból 1 µl-t injektáltam. A GC kályháját 50 °C-on tartottam 1 percig, majd 10 °C/perc hőlépcsővel fűtöttem fel 280 °C-ig. A hélium vivőgáz áramlási sebessége 1,0 ml/perc volt. A pozitív elektron ionizáció (EI+) erőssége 70 eV volt és 2 pásztázás történt másodpercenként a 29-300 m/z tartományban.

A vegyületeket az MS könyvtárában (NIST 11 és Wiley) megtalálható tömegspektrumok egyezősége alapján azonosítottam a ChemStation program segítségével (D.01.02.16, Agilent USA). A vegyületek további azonosításában segített a szakirodalomban publikált Kováts index (KI) illetve az általam – a C8-C40 alkán kalibrációs standard sor injektálása alapján is – számolt retenciós index. Az elektrofiziológiásan aktív komponensek azonosítását később szintetikus vegyületekkel is igazoltam. A vizsgálatokban felhasznált 1-octen-3-ol (98%, CAS 3391-86-4), 3-octanone (≥98%, CAS 106-68-3) és 1-hepten-3-ol (≥98%, CAS 4938-52-7) a Sigma-Aldrich cégtől vásároltam, amelyeket HPLC minőségű n-hexánban hígítottam.

3.1.6. Viselkedési vizsgálatok

A különböző termesztési alapanyagok és csápaktív vegyületek, viselkedésre gyakorolt hatását saját készítésű, statikus elven működő kísérleti arénákban vizsgáltam, melyek Pfeil és Mumma (1993), Tibbles *et al.* (2005) és Cloonan *et al.* (2016) munkái alapján készültek. A választási arénák két anyag összehasonlítására alkalmasak (27. ábra). Az üvegfialák fogóedényként működtek, amelyekbe az összehasonlítani kívánt anyagok kerültek, míg a Petri-csésze szolgált központi kamraként, ahova a rovarokat helyeztem. Minden egyes arénába 10 darab 2-3 napos nőtényt helyeztem kísérleti beállításonként. Minden kísérletet ötször ismételtam, így minden kísérleti kombináció vizsgálatánál 500 darab *L. ingenua* nőtény választását jegyeztem fel. Összesen 11 kombinációt vizsgáltam, így kutatásunk során körülbelül 5500 nőtény választását vizsgáltam. Minden kísérlethez új, naiv egyedeket használtam. A kísérleteket egy ablaktalan szobában állítottam be, vörös LED megvilágítás mellett. Minden választási kísérlet 45 percig tartott. A kísérleti kombinációkat és a további paramétereket az 1. Táblázat tartalmazza.



27. ábra: Viselkedési kísérletekben alkalmazott üveg arénák. A Petri-csésze tartalmazta a kísérleti állatokat, míg az üvegfiolák a tesztelni kívánt mintapárt. (Fotó: Kecskeméti, 2018)

A szintetikus illékony vegyületeket (1-octen-3-ol, 3-octanone és 1-hepten-3-ol) hexánban külön-külön hígítottam, amelyekből 10 μl -t pipettáztam szűrőpapírokra, 10 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ hígításban. Készítettem egy III. fázisú komposzthoz hasonló szintetikus elegyet is, amely a csápaktív vegyületek, 1-octen-3-ol, 3-octanone és 1-hepten-3-ol keveréke volt, II. fázisú komposzthoz mérve. Ezzel utánoztuk a III. fázis illatprofilját. A szintetikus vegyületek arányát a III. fázisú gombakomposzt gőzfázisából vett SPME mintákat alapján állítottam be és GC-MS mérések kvantitatív elemzése alapján számítottam ki. A három szintetikus vegyületből készült oldat összesen 10 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ anyagot tartalmazott. Ebből a keverékből 10 μl -t mértem szűrőpapírra. Minden oldószert tartalmazó kísérletnél 2 percet vártam, hogy a hexán elpárologhasson a szűrőpapírról mielőtt felhasználtam a kísérletekben. A választási idő elteltével feljegyeztem a két fiolában található nőstények számát, valamint a nem választó egyedek számát is. Az egyes alapanyagok csalogatási hatékonyságát a tesztelt állatok választási aránya alapján döntöttem el. Minden kísérlet után az arénákat és az üvegfiolákat 75%-os acetonban mostam el, majd 150 °C-on 4 órán át kemencében hevítettem ki.

1. Táblázat: A választásos viselkedési vizsgálatok paraméterei

1-es fiola (kezelés 1)	mennyiség (g)	2-es fiola (kezelés 2)	mennyiség (g)	Diszpenzer dózisa (µg)
II. fázis (ph II)	4	III. fázis (ph III)	4	-
II. fázis (ph II)	4	II. fázis + 1-octen-3-ol (ph II + 1octol)	4	100
II. fázis (ph II)	4	II. fázis + 3-octanone (ph II + 3octone)	4	100
II. fázis (ph II)	4	II. fázis + 1-hepten-3-ol (ph II + 1heptol)	4	100
II. fázis (ph II)	4	II. fázis + 1-hepten-3-ol + 1- octen-3-ol + 3-octanone (ph II + syntmix)	4	3+1+96
II. fázis (ph II)	4	Üres fiola (blank)	0	-
III. fázis (ph III)	4	Üres fiola (blank)	0	-
III. fázis (ph III)	4	Steril desztillált víz (dw)	4	-
Üres fiola (blank)	0	Üres fiola (blank)	0	-
Takaróföld (cas)	4	Üres fiola (blank)	0	-
Takaróföld (cas)	4	csiperke micéliuma által kolonizált takaróföld (casmc)	4	-

3.1.7. Adatelemzés

A kísérletekből kapott adatokat az IBM SPSS statisztikai program segítségével elemeztem ki (22-es verzió). A reziduumok normális eloszlása bizonyítva volt, mivel a ferdeség és a csúcsosság abszolút értéke egyik esetben sem haladta meg az 1-et (Tabachnick és Fidell, 2006). Ahhoz, hogy megvizsgáljam, hogy az összehasonlított anyagok közül valamelyiket az állatok szignifikánsan többen választják-e, egytényezős varianciaanalízist végeztem (ANOVA). A Levene teszt alapján csak bizonyos esetekben teljesült a szóráshomogenitás (Blank1 vs. Blank2: $F(2;147)=2,199$ $p=0,115$; Casmc vs. Cas: $F(2;147)=2,662$ $p=0,073$; ph2 vs. ph2+1octol: $F(2;147)=1,514$ $p=0,233$; ph2 vs. ph2+1heptol: $F(2;147)=1,023$ $P=0,362$; ph2 vs. ph2+3octone: $F(2;147)=1,675$ $p=0,191$; ph2 vs. ph3: $F(2;147)=2,236$ $p=0,111$; ph3 vs. blank: $F(2;147)=1,206$ $p=0,302$). Ezekben az esetekben Tukey post hoc teszt alapján különítettem el az elváló csoportokat ($p<0,05$). A többi esetben a páronkénti összehasonlítás Games-Howell post hoc teszt alapján történt ($p<0,05$).

Az egyes kezelések közötti hatékonyságot is megvizsgáltam. Ezt a kísérletekben feljegyzett nem választó egyedek száma alapján határoztam meg, egytényezős varianciaanalízis segítségével (ANOVA). A szóráshomogenitás a Levene teszt alapján teljesült ($F(10;539)=1,510$; $p=0,132$). Az egyes csoportok elválasztása Tukey post hoc teszt segítségével végeztem el

($p < 0,05$). A Statisztikai számításokat az IBM SPSS program (ver. 22) használatával végeztem el.

3.2. VIZUÁLIS KÍSÉRLETEK

A vizsgált gombaszúnyog faj látórendszerén elvégzett elektrofiziológiás vizsgálatok és a viselkedési kísérletek egy része az Eötvös Lóránd Kutatási Hálózat, Vízi Ökológiai Intézet, Restaurációs Vízi Ökológiai Osztályán lettek elvégezve, Dr. Egri Ádám közreműködésével. Munkám során a legfontosabb műszereket a rendelkezésemre bocsájtotta, a kísérletek legalapvetőbb módszertanát elsajátíthattam tőle.

3.2.1. Rovaranyag és tenyésztésük

Laboratóriumi kísérletekhez szükséges *Lycoriella ingenua* gombaszúnyogfajt az „Olfaktometriás” kísérleteknél leírtak alapján tenyésztettem.

A fotoorientációs-mérőállomás teszteléséhez szükséges rovaranyagot a kísérletek helyszínén, Ócsán gyűjtöttem be egy termesztőblokkban, ahol *Cyclocybe cylindracea* (déli-tőkegomba) fajt termesztettek. Mindig ugyanabban a termesztőblokkban állítottam be a választási kísérleteket és mindig ugyanabban a blokkban gyűjtöttem be a szükséges rovaranyagot is. Ahhoz, hogy pontosabb képet kapjak a termesztőblokkban megtalálható gombaszúnyog fajokról, minden kísérleti napon véletlenszerűen 100 imágót gyűjtöttem be a termesztőblokkon belül, fajmeghatározás céljából. Összesen 500 állatot határoztam meg, ezzel reprezentálva a termesztőblokk fajdiverzitását. A taxonómiai határozás Menzel és Mohrig (2000), valamint Oosterbroek (2015) leírásai alapján történtek.

3.2.2. Elektroretinográfiás vizsgálatok

Az elektroretinográfiás (ERG) vizsgálatokat dr. Egri Ádám által készített eszközön végeztem (28. ábra). Az elektroretinográfiás vizsgálatok elve, hogy a rovar szemében elhelyezkedő fotoreceptorok fényinger hatására elektromos válaszreakciókat adnak, amelyek nagyságát mérni tudjuk. A méréseket fajtiszta *L. ingenua* tenyészetből végeztem. Virágtripszekkel Matteson *et al.* (1991) végeztek hasonló vizsgálatokat, amelyek kutatásunk alapjául szolgáltak.

A *L. ingenua* egyedeket méretre vágott pipettahegybe helyeztem, oly módon, hogy csak az állatok feji vége lógott ki a pipettahegyből (29. ábra). A tor, csápok és a szájszerv részeit a pipettához rögzítettem paraffin viasszal, valamint, hogy az állat feje teljesen mozdulatlan maradjon a vizsgálatok alatt, a tor és a fej ízesülését is egy csepp viasszal immobilizáltam. Az előkészület körülményes, ugyanakkor fontos, mivel, ha a viaszcssepp az egész fejet befedi, akkor a mérések lehetetlenné válnak, továbbá, ha a toron található légzőnyílásokat is elfedjük, akkor a preparátum életben maradása sem biztosított.

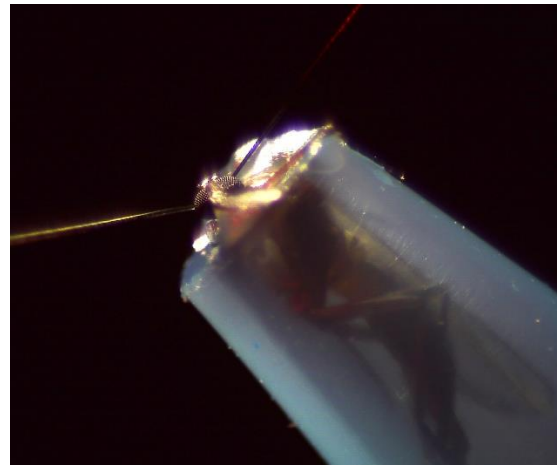
A mérésekhez telített KNO_2 oldatban hegyezett wolfram elektródát (átmérő = 0,08 mm) használtam. A mérőelektródát az állat fényforráshoz közelebbi, a baloldali összetett szemébe szúrtam. A referenciaelektródát a másik összetett szembe helyeztem, hegyével nagyjából a fej közepéig hatolva (29. ábra).

A fényingerek létrehozásához egy saját készítésű, dr. Egri Ádám által készített fényforrást használtam, amely 14 kvázi monokromatikus LED-et tartalmazott. A LED-ek karakterisztikus hullámhossza ($\pm$ félértékszélesség) 346 nm ($\pm$ 5,0 nm), 376 nm ($\pm$ 4,8 nm), 402 nm ($\pm$ 5,5 nm), 421 nm ($\pm$ 6,4 nm), 442 nm ($\pm$ 8,5 nm), 467 nm ($\pm$ 10,4 nm), 496 nm ($\pm$ 13,5 nm), 516 nm ($\pm$ 14,5 nm), 552 nm ($\pm$ 17,7 nm), 598 nm ($\pm$ 6,9 nm), 623 nm ($\pm$ 7,7 nm), 641 nm ($\pm$ 8,6 nm), 660 nm ($\pm$ 8,2 nm) és 744 nm ($\pm$ 10,3 nm) volt. A stimulusok intenzitása több nagyságrendet átívelően változtatható volt. A fényingereket a preparátum szeméig egy Moritex SOHC4S3.5-1500S típusú kvarc fényvezető közvetítette. A fényforrás pontos paramétereit Egri és Kriska (2019) tanulmányukban közölték.

A fotoreceptorok válaszeleinek megfelelő szintre történő növelését egy saját készítésű erősítővel végeztem, amit Land *et al.* (2001) munkája ihletett. Az adatok rögzítése egy C-Media CM6206 USB Audio I/O vezérlő chip-en alapuló külső USB hangkártya segítségével történt (C-Media Electronics Inc., Taipei, Taiwan) az Audacity 2.2.1 hangfelvevő szoftver használatával. A hangkártyát a „Data Acquisition And Real-Time Analysis” honlapján (<http://www.daqarta.com>) leírtak alapján módosította dr. Egri Ádám, hogy akár egyenfeszültséget is tudjak rögzíteni az idő függvényében. A hangkártya jobb és bal csatornáját egyaránt használtam az adatok rögzítésére. A receptorválaszok időbeli lefolyását a bal csatornán, míg egy a fényinger felvillanásakor megjelenő 450 mV-os referenciajelet pedig a jobb csatornán rögzítettem. Az adatokat egy 16-bites WAV hangfájlba mentettem 8000 Hz mintavételi frekvenciával. A referenciajelet egyrészt a különféle fényingerekre adott receptorválaszok időbeli beazonosítására használtam, másrészt pedig a receptorválaszok jelszintjét is kalibráltam vele. Előzetes mérések alapján a hangkártya bemeneti feszültsége és a rögzített adatok között lineáris összefüggés állt fenn, amíg a bemeneti jel a ± 1 V tartományban mozgott. Ennek megfelelően méréskor az erősítés úgy lett beállítva, hogy a hangkártya bemeneti jelének abszolútértéke semmiképpen se haladja meg az 1 V-ot.



28. ábra: Elektroretinográfiás műszerkomplex (Fotó: Egri, 2019)



29. ábra: ERG vizsgálatokban alkalmazott *Lycoriella ingenua* preparátum összetett szemébe hegyezett elektródákat helyeztünk (Fotó: Egri, 2019)

Negyven perc sötétadaptáció után az elektródákat 660 nm-es megvilágítás mellett a preparátum szemébe helyeztem. További 10 perc hosszú sötét periódus után egy előre programozott, 14 különböző hullámhosszú és különböző fényintenzitású, 500 ms hosszú fényingerekkel álló stimulus sorozat érte a rovar szemét. A hullámhosszokat növekvő sorrendben alkalmaztam és minden hullámhossz esetén összesen 6-8, logaritmikusan növekvő fényintenzitású stimulus érte az állat szemét. Egy hullámhosszon belül 3 másodperces sötét szünet választotta el a stimulusokat, míg hullámhossz váltáskor 12 másodperces sötét szakasz következett. A teljes stimulus szekvenciát addig ismételtam, ameddig láthatóan el nem kezdett csökkenni a receptorválaszok nagysága. Az egész fény szekvencia sorozatot 6-8-szor ismételtam meg, az ismétlések között 1 perces szünetekkel. A mérések 23-26 °C-on, 50-55% RH mellett zajlottak, a stimulusok foton fluxusa $2,4 \times 10^{11}$ és $2,4 \times 10^{15}$ foton/cm²/s között változott.

Egy preparátum spektrális érzékenysége meghatározása a következőképpen zajlott. A referencia jel és az előre programozott stimulus sorozatot alapul véve a preparátumhoz tartozó receptor válaszokat, a WAV hangfájlból kinyertem. A kiértékelés során a receptorválaszok nagyságának a stimulus első 100 milliszekundumában történő negatív potenciálugrás nagyságát vettem. Egy adott stimulus szekvencia esetén minden hullámhosszra külön-külön ábrázoltam a mért receptorválaszok nagyságát a stimulus logaritmusos skálán vett intenzitásának függvényében, majd egy szigmoid dózis-válasz görbét illesztettem a pontokra. A szóban forgó stimulus szekvencia esetében az érzékenységet úgy számítottam ki, hogy az illesztett szigmoid görbék alapján minden hullámhossz esetére vettem azt a kritikus fényintenzitás értéket, ami egy adott nagyságú (kritikus) receptorválasz kiváltásához szükséges, majd ezeknek a fényintenzitás értékének vettem a reciprokát (DeVoe *et al.* 1997). Végül az összes stimulus szekvencia-ismétléshez (N=6-8) tartozó spektrális érzékenységi görbét átlagoltam és a maximális értékkel

normáltam. Összesen 12 nőstényen és 4 hímen végeztem spektrális érzékenység mérést.

3.2.3. *Gombaszúnyogok fototaxisa különböző hullámhosszú megvilágítás esetén*

A L. ingenua fototaxisát két különböző viselkedési kísérletben is teszteltem:

1. *Viselkedési kísérlet*

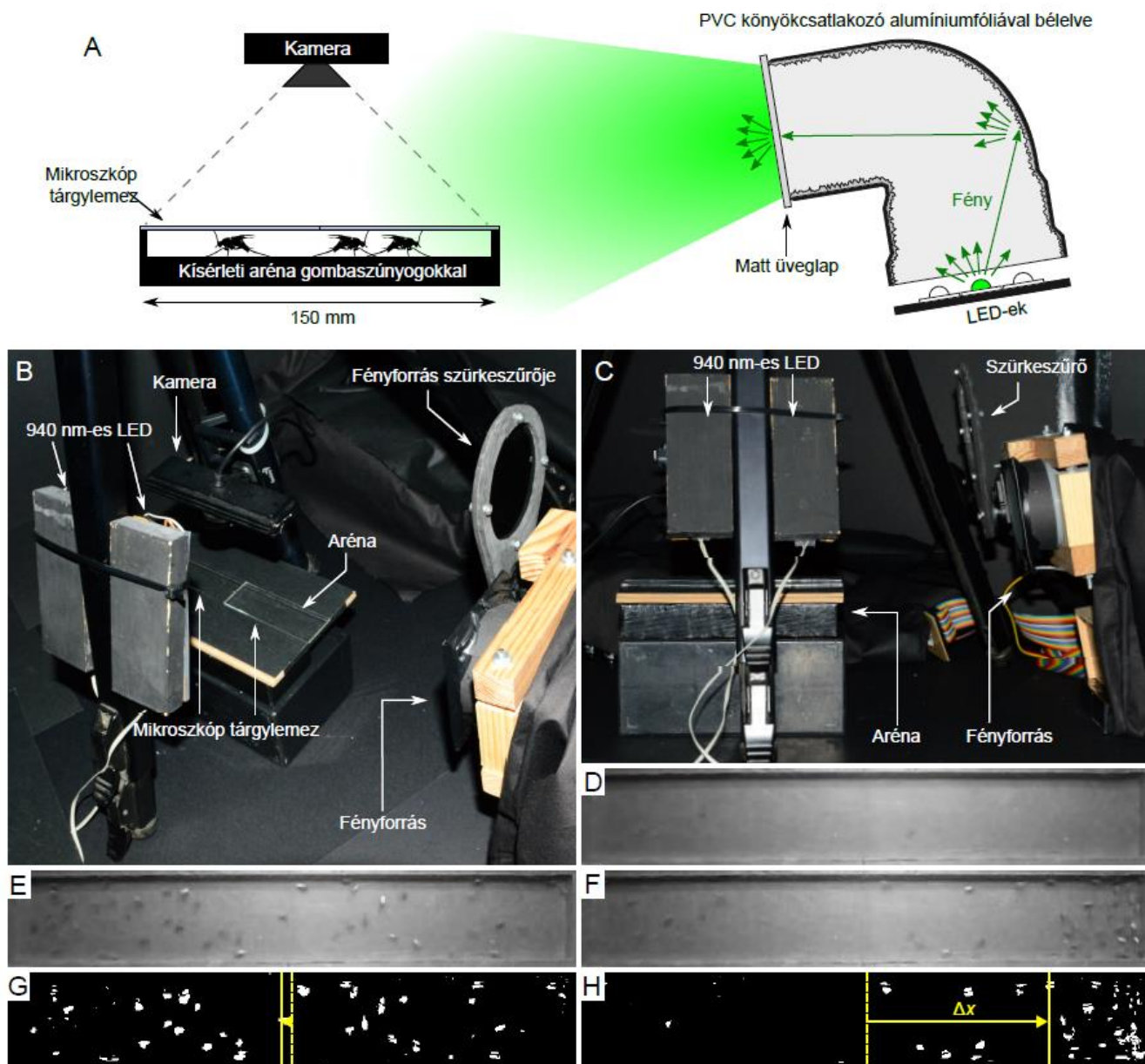
Az 1. viselkedési kísérletben gombaszúnyogok fototaxisának hullámhossz függését egy jól meghatározott mértékű vonzódást kiváltó fényintenzitás mérésével vizsgáltam a 368-637 nm hullámhossz tartományban. A kísérletet egy sötét kamrában végeztem. Fényforrásként dr. Egri Ádám által készített szerkezetet használtam, amely programozott, kvázi monokromatikus fénystimulusokat volt képes előállítani 11 különböző hullámhossz tartományban. A stimulusok intenzitása 3,9 és 4,7 nagyságrenden belül mozgott a hullámhossztól függően. Egy 6 cm átmérőjű kör alakú, homogén módon világító felületről érkeztek a stimulusok. A stimulusok karakterisztikus hullámhossza ($\pm$ félértékszélesség) 368 nm ($\pm$ 8,2 nm), 402 nm ($\pm$ 6,1 nm), 423 nm ($\pm$ 5,8 nm), 446 nm ($\pm$ 8,5 nm), 462 nm ($\pm$ 10,8 nm), 506 nm ($\pm$ 12,5 nm), 520 nm ($\pm$ 13,5 nm), 557 nm ($\pm$ 16,0 nm), 596 nm ($\pm$ 7,2 nm), 621 nm ($\pm$ 6,9 nm) és 637 nm ($\pm$ 8,1 nm) volt. A fényforrás pontos leírását Egri *et al.* (2020) munkája közli.

Az állatok fototaxisának vizsgálatát egy farostlemezbe vájt 3 mm mély, 150 mm $\times$ 22 mm alapterületű téglalap alakú mélyedésben végeztem el (továbbiakban aréna). Az aréna belső felületét fekete kartonnal vontam be. A mélyedést két mikroszkóp tárgylemezzel fedtem, így az arénába helyezett rovarok nem tudtak elszökni, azonban megfigyelhetőek voltak. A fényforrás világító felülete az arénától 19 cm-re volt, annak közepére irányult és az optikai tengelye a vízszintessel 14°-os szöget zárt be. Az arénát egy 940 nm-es SMD5050 típusú infravörös LED szalag világította meg és ahhoz, hogy az állatokról felvételeket tudjak készíteni, egy Genius WideCam F100 webkamerát helyeztem az aréna fölé. A webkamerából eltávolítottam az infravörös szűrőt és helyébe illesztettem egy a látható tartományban elnyelő, azonban infravörösben áteresztő szűrőt. Így a rovarok számára láthatatlan infravörös háttérvilágítás mellett készíthettem felvételeket a gombaszúnyogokról (30. ábra).

Minden kísérlet előtt 30-44 rovar helyeztem az arénába, majd a mikroszkóp tárgylemezekkel bezártam őket az arénába, ahol véletlenszerű mozgást végeztek. A kísérlet lényege az volt, hogy különböző hullámhosszú és fényintenzitású ingerek jelenléte esetén a rovarok az aréna fényesebb oldala felé mozdulnak el. Az állatokat 30 perc sötétadaptáció után 30 másodperces stimulusok érték. A stimulusok között 180 másodperces szünetek voltak. Mind a 11 alkalmazott hullámhossz esetén 4-5 különböző, logaritmikusan növekvő intenzitású stimulust alkalmaztam. Egy adott stimulus kezdetétől 6 másodpercenként, összesen 10 fotót

(szürkeárnyalatos, 8-bit színmélység, JPG formátum) készítettem a webkamerával. Így az első fotó a stimulus elejével, míg a hatodik fotó a stimulus végével egyezett meg. Ahogyan azt korábban tapasztaltuk, a *L. ingenua* nagy fényérzékenységgel rendelkezik, így a fényforrás korábban említett 3,9-4,7 nagyságrendű dinamikai tartományát növelnünk kellett a kísérletek során. Ezért a fényforrás elé 2 vagy 4 db Lee 299 szűrkeszűrőt (LEE Filters, Andover, Egyesült Királyság) helyeztem, így a stimulusok intenzitását jelentősen tovább tudtam csökkenteni (a szűrők áteresztési spektrumát Egri *et al.* (2020) publikációja közli). Összesen 50 kísérletet végeztem el 1834 darab *L. ingenua* gombaszúnyogon. A stimulusok foton fluxusa $7,51 \times 10^2$ és $1,53 \times 10^{13}$ foton/cm²/s között változott, hullámhossztól függően. A kísérleteket 23-26 °C-on, 55% RH mellett végeztem el.

A *L. ingenua* egyes stimulusokra adott válaszára az állatok elhelyezkedésének súlypontja alapján következtettem. Megfigyeltem, hogy a stimulus elején (30D. ábra) és a végén (30E. ábra) a kísérleti aréna közepéhez képest az állatok elrendeződésében mekkora súlypont eltolódás következett be. A fotókat egy saját fejlesztésű, C++-ban és Qt 5.10.1 környezetben írt programmal értékeltem ki. Első lépésként egy adott stimulusról készült 10 képből egy medián képet számítottam, ami a statikus háttérrel ábrázolja rovarok nélkül (30C. ábra). Ezt a képet kivontam az értékelni kívánt képből és a negatív pixel értékeket -1-gyel megszoroztam. Az így kapott képen egy küszöb algoritmust alkalmaztam 16-os intenzitás értékkel: Ha egy pixelérték nagyobb volt, mint 16, akkor a program fehér színnel, ha kisebb mint 16, akkor feketével töltötte ki (30F. ábra). Végül a fehér pixelek súlypontjának a kísérleti aréna középső felezőmerőlegesétől mért távolságot (Δx) számítottam ki milliméterben (30G. ábra). E súlyponteltolódást minden stimulus esetében az első és hatodik kép alapján kaptam meg.



30. ábra: **A):** Kísérleti elrendezés sematikus rajza. **B):** Fototaxis mérések kísérleti elrendezése (félprofil). **C):** Kísérleti elrendezés (oldalsó szemszög). **D):** Rovarok nélküli statikus háttér (a stimulushoz tartozó 10 kép mediánja). **E-F):** Gombaszúnyogok elrendeződése egy mérés elején, illetve végén. **G-H):** Az E-F ábrák a képfeldolgozás után. A fehér foltok a detektált rovarokat jelölik, a Δx pedig a súlypontjuk eltolódása az aréna felezőmerőlegeséhez képest. (Fotó: Egri, 2020)

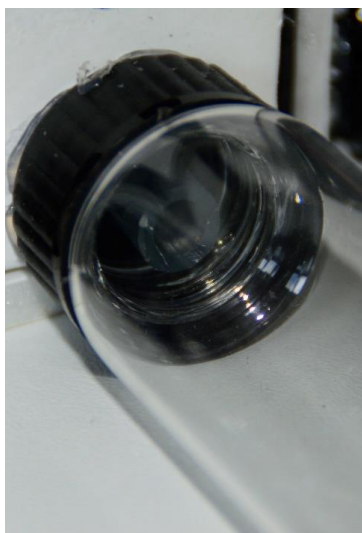
A fototaxis erőssége hullámhossz függésének számítása megegyezett Egri *et al.* 2020-as publikációjában közöltekkel. Minden egyes hullámhossz esetében (11 hullámhossz összesen) ábrázoltam a stimulusoknál mért Δx súlyponteltolódást (mm-ben) a foton fluxus (foton/cm²/s) függvényében, majd a pontokra egy szigmoid dózis-válasz görbét illesztettem. Az így kapott 11 különböző szigmoid görbe inflexiós pontjához tartozó függvényértékek átlagértékével definiáltam egy kritikus Δx_c (= 17,0 mm) súlyponteltolódást. Ez az érték egy közepes vonzódásnak felel meg, ami a zérus (a rovarok véletlenszerűen helyezkednek el) és a maximális (a rovarok az aréna világos felének végében tömörülnek) reakció közötti átmenetet jelenti. A fototaxis erősségének hullámhossz függését, azaz a fototaxis akcióspektrumát a Δx_c kritikus

súlyponteltolódás kiváltásához szükséges foton fluxus értékek reciproka adta. A fototaxis így kapott akcióspektruma robusztusságának számszerűsítése céljából a számításokat elvégeztem 20 további kritikus súlyponteltolódás érték mellett is az $\Delta x_c \pm 7$ mm tartományban. Az így kapott 21 görbét átlagoltam, majd a maximális értékkel normáltam. Végül minden adatponthoz kiszámítottam a 95%-os konfidencia intervallumot.

2. Viselkedési kísérlet

Ebben a kísérletben a gombaszúnyogok különböző hullámhosszú, de megegyező intenzitású sugárzásra adott válaszát vizsgáltam egy két részből álló, 5 mm vastag habkartonból készült, hatszögletű, hat-utas mérőállomáson. A kísérlet alapját Cloyd *et al.* (2007) és Yang *et al.* (2003) munkái adták.

A mérőállomás belső része egy hatszög alapú hasáb volt (31. ábra) (oldal szélesség: 40mm, magasság: 40 mm), amelynek falaiból üveg fiolák álltak ki (átmérő: 27 mm, hosszúság: 70mm). A hasáb egy központi kamraként szolgált, amelybe a választási kísérletek elején helyeztem az állatokat, míg a fiolák fogóedényként szolgáltak a gombaszúnyogoknak. Az üveg fiolákat a központi hasábbal, egy 20 mm hosszú és 5 mm átmérőjű szilikon cső kötötte össze, amely megnehezítette az állatok visszajutását a központi kamrába (32. ábra). A központi kamra belső felülete fekete kartonnal volt borítva, hogy az esetlegesen beszivárgó fény visszaverődését csökkentse (31. ábra).



31. ábra: A szilikon cső meggátolta, a rovarok visszajutását a fogóedényből központi kamrába (Fotó: Egri, 2020)



32. ábra: A központi egységbe helyeztük a tesztelt állatokat, amelyek a fényforrással megegyező helyen lévő fiolák közül választhattak (Fotó: Egri, 2020).

Azért, hogy kontroláltabb környezetben végezhessem a választási kísérleteket, egy második, nagyobb egységet is készítettem (33. ábra). A második egység is egy hatszög alapú

hasáb volt (oldalszélesség: 185 mm, magasság: 100 mm), amelybe az első egységet helyeztem. A második, külső egységet 6 azonos méretű kamrára osztottam válaszfalak segítségével. Minden kamrába egy matt felületű üveglapot helyeztem, hogy egységesen oszlassa el a fényt. Az egység belső felülete matt alufóliával volt beborítva hasonló célból. Az egységet fedő hatszögletű habkarton lap minden oldal élétől számítva 25 mm-re, 150 × 10 mm-es lyukakat vágtam. Így a tetőt ráhelyezve a lyukak egy-egy kamra fölé kerültek (34. ábra).



33. ábra: A külső (perifériális) egységbe hat darab matt üveglapot is helyezettünk, hogy azon minél homogénebb módon szűrődjön át a fény a rovarok számára (Fotó: Egri, 2020)



34. ábra: A mérőállomás tetejébe (alsó nézet) helyeztük a ledszalagokat, amelyeket ismétlésenként újra randomizáltuk (Fotó: Egri, 2020)

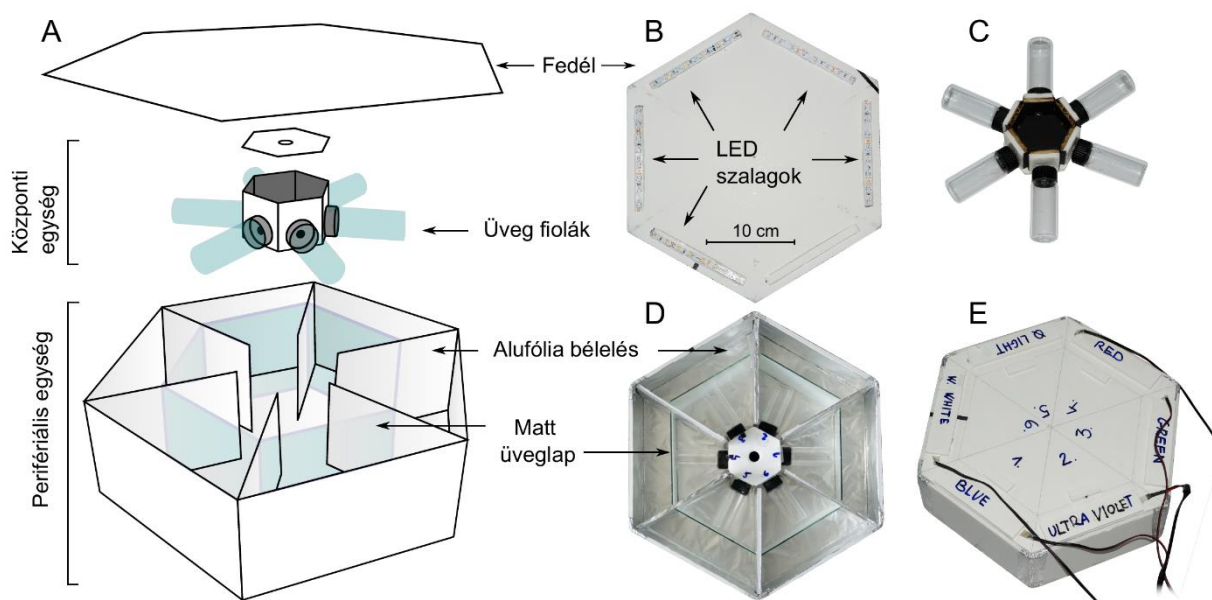
A tetőbe vágott lyukakba kerültek a kísérletben alkalmazott fényforrások, amelyek 8 × 140 mm-es LED szalagok voltak (34-35. ábra) (RHINOLED, USA) és az egyes kamrákat felülről világították meg. A közeli ultraibolya, kék, zöld és vörös LED fényforrások karakterisztikus hullámhosszai ($\pm$ félértékszélesség): 398 nm ($\pm$ 6.4 nm), 447 nm ($\pm$ 11.3 nm), 512 nm ($\pm$ 16.7 nm) és 631 nm ($\pm$ 8.6 nm) voltak. A fehér fényt kibocsájtó LED 3000K színhőmérsékletű volt. Minden LED szalagot külön, egy DC12-24V (8A) manuális potenciométer működtetett. Kísérleti beállítástól függően a LED szalagok elrendezését szabadon tudtam cserélni.



35. ábra: A kísérletben alkalmazott LED szalagok (Fotó: Kecskeméti, 2019)

A két egység együttes alkalmazása adta a fotoorientációs mérőállomást, amelynek kamráit a LED fényforrások homogénen világították meg. A központi kamra szemszögéből figyelve, a kamra oldalán lévő lyukakon (szilikoncsövön) átszűrődő fény jelentette a fénystimulust a rovarok számára. Minden LED stimulus intenzitásértékét a fiolák bejáratánál $2,7 \times 10^{13}$ foton/cm²/s ($\pm$ 6,9%) (erősen borús égboltnak megfelelő intenzitás) értékre kalibráltam

egy Ocean Optics STS-VIS spektrométer segítségével. A gombaszúnyogok preferenciáját ezen a szerkezeten vizsgáltam különböző hullámhosszú, de azonos intenzitású fényre. A fotoorientációs mérőállomás sematikus ábrázolását az 36. ábra tartalmazza.



36. ábra: A fotoorientációs mérőállomás egyes egységeiről készült sematikus ábra (A) és fotók. B): A külső egység fedele (alsó nézet), amelybe a LED szalagokat helyeztük. C): Központi egység. D): Külső és belső egység összeállítva. E): Üzemkész mérőállomás.

A kísérleteket Ócsán, egy gombatermesztő üzem felszíni termesztőblokkjában végeztem, amelyben *Cyclocybe cylindracea* gombafajt (déli tőkegombát) termesztettek. A termesztőblokk gombaszúnyog fertőzöttsége igen magas volt. A kísérlethez szükséges állatokat ebben a termesztőhelyiségben gyűjtöttem, amelyeket rövid időn belül fel is használtam. Miután beállítottam a kívánt hullámhossz-kombinációt, 50 sötétadaptált gombaszúnyogot helyeztem a mérőállomás központi kamrájába, majd 45 perc után feljegyeztem az egyes kamrákhoz tartozó fiolákban található gombaszúnyogok számát. Az ERG mérések alapján a vörös tartományban volt legkevésbé érzékeny a gombaszúnyog szeme, így a vörös LED intenzitását állítottam be a maximumra a LED-szalagot szabályzó potencióméterrel. A többi fényforrás intenzitását így úgy kalibráltam, hogy az általuk kibocsátott inger erőssége megjellegessen a vörös fényével.

Ahhoz, hogy meg tudjam becsülni a termesztőblokkban lévő gombaszúnyogok faji összetételét, minden kísérleti napon véletlenszerűen 100 imágót gyűjtöttem be és azonosítottam őket Menzel kézirata alapján (Menzel 2000). A kísérletek véletlenszerű hullámhossz-kombinációkkal történtek, amelyeket 5 napon keresztül végeztem. A 2. viselkedési kísérletben alkalmazott kísérleti beállítások a következők voltak:

1-es típusú kísérletek:

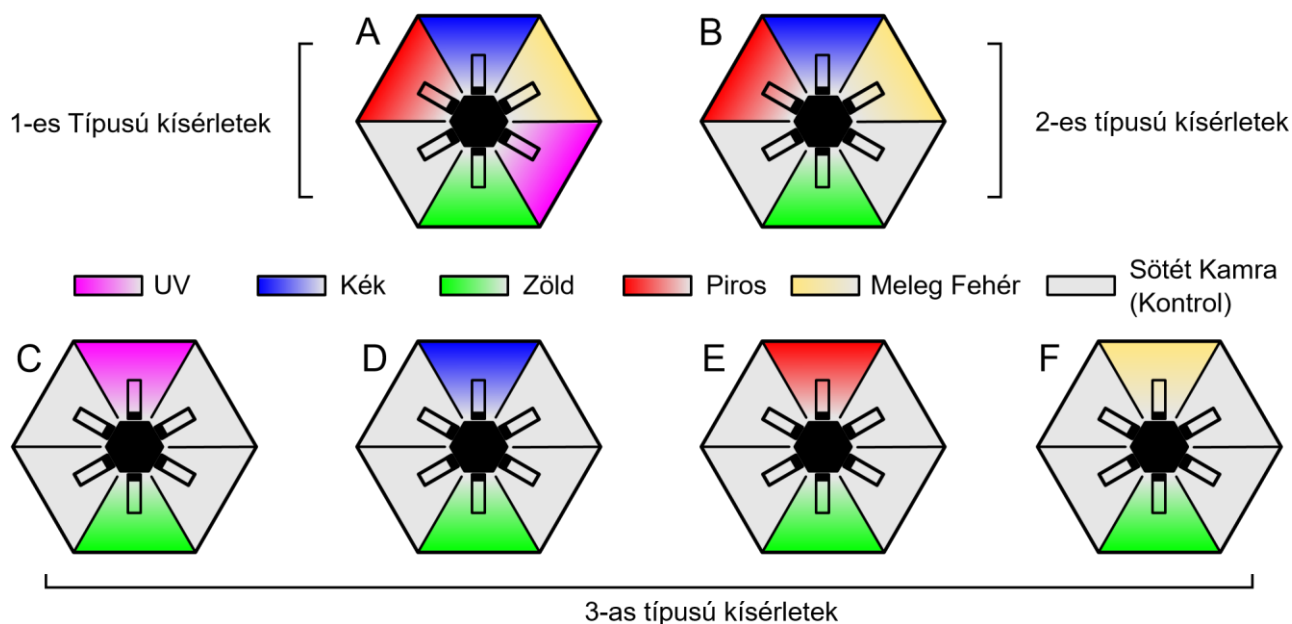
Az 1-es típusú kísérletekben a rendelkezésünkre álló összes (közeli ultraibolya, kék, zöld, vörös, fehér) LED fényforrás hatását hasonlítottam össze, annak érdekében, hogy találjak-e olyan hullámhosszt, amelyet a gombaszúnyogok preferálnak. A hat kamrából egy sohasem tartalmazott fényt, amely kontrol kamraként szolgált a kísérletek alatt. A kísérleti aréna központi kamrájába 50 gombaszúnyog egyedet helyeztem és 15 percet vártam, hogy sötétadaptálódjanak az állatok. Ezután 45 percet adtam a rovaroknak, hogy választhassanak az egyes kamrák között. A LED szalagok elhelyezkedése (és a kontrol kamráé) minden ismétlésnél véletlenszerű volt. Összesen 20 alkalommal ismételt meg ezt a kísérletet és megközelítőleg 1000 gombaszúnyog választását jegyeztem fel. Az egyes fényforrások csalogató hatását a hozzájuk tartozó fiolákban feljegyzett imágók száma alapján határoztam meg. Az adatok kiértékelésénél csak a válaszoló egyedeket vettem figyelembe.

2-es típusú kísérletek:

E kísérletsorozat részletei teljesen megegyeznek az 1-es típusú kísérletnél leírtakkal, azzal a különbséggel, hogy nem használtam a közeli UV sugárzást kibocsájtó LED szalagot. Így ebben a kísérletben 2 kontrol kamra volt.

3-as típusú kísérletek:

Ebben a kísérletsorozatban csak kettő fényinger közül választhattak a gombaszúnyogok. Az 1. viselkedési kísérletek eredményeire alapozva a zöld szín mindig választható volt a rovaroknak, mivel ebben a zöld hullámhossztartományban mértem a legnagyobb vonzódást az 1. viselkedési kísérletekben. A két LED szalagot tartalmazó kamra fix pozícióban volt, amelyek minden esetben szembe néztek egymással. Mivel a gombaszúnyogok számára az összes kamra elérhető volt, így ebben a kísérletsorozatban 4 kontrol kamra volt jelen. Minden hullámhosszpár összehasonlítását tízszer ismételt meg (minden stimuluspárhoz 500 egyedet, így összesen 2000 rovar használtam fel). A fototaxis vizsgálat kísérleti elrendezéseit a 37. ábra foglalja össze.



37. ábra: A fototaxis vizsgálatok kísérleti elrendezései: **A)**: Általunk használt teljes spektrum. **B)**: Közeli ultraibolya sugárzás elhagyása. **C-D-E-F)**: Spektrumok összehasonlítása Zöld megvilágítással.

3.2.4. Adatelemzés

A szempreparátum vizsgálatoknál (ERG) a hím és nőstény gombaszúnyogok spektrális érzékenységbeli különbségét Mann-Whitney U teszt alapján hasonlítottam össze. Az 1. viselkedési kísérletsorozatban a Δx értékeket (a rovarok elhelyezkedése a stimulusok elején és végén) Mann-Whitney U teszt alapján hasonlítottam össze.

A 2. viselkedési kísérletben ahhoz, hogy megállapítsam a különböző hullámhosszok csalogató hatását, egytényezős varianciaanalízist (ANOVA) végeztem, ahol a „szín” (colour) volt a fix faktor (vörös=R, zöld=G, kék=B, fehér=WW, közeli ultraibolya=UV). A reziduumok normalitása teljesült a Shapiro-Wilk teszt alapján:

- 1-es típusú kísérletek: $D(120)=0,979$; $p=0,061$
- 2-es típusú kísérletek: $D(120)=0,987$; $p=0,308$
- 3-as típusú kísérletek:
 - Zöld kontra Kék: $D(60)=0,974$; $p=0,223$
 - Zöld kontra Vörös: $D(60)=0,963$; $p=0,070$
 - Zöld kontra Ultraibolya: $D(60)=0,990$; $p=0,889$
 - Zöld kontra Fehér: $D(60)=0,968$; $p=0,123$

A Levene teszt alapján a Zöld kontra Kék: $F(5;54)=1,412$; $p=0,235$; Zöld kontra Vörös: $F(5;54)=1,436$; $p=0,226$ és Zöld kontra Fehér: $F(5;54)=2,130$; $p=0,076$ kísérletek esetében teljesült a szóráshomogenitás. A csoportokat Tukey post hoc teszt ($p<0,05$) alapján különítettem el. Mivel a többi esetben nem teljesült a szóráshomogenitási teszt, ezért Games-Howell post hoc tesztet alkalmaztam. A nyers adatok statisztikai elemzéséhez az IBM SPSS program 22. verzióját

használtam.

A statisztikai elemzéseknél csak a válaszoló egyedeket vettem figyelembe. Az ábrán szereplő adatok százalékban vannak megadva, amelyeket az egyes kísérleteknél a fiolákban feljegyzett választó egyedek arányaiból számoltam ki.

IV. EREDMÉNYEK

4.1. OLFAKTOMETRIÁS KÍSÉRLETEK

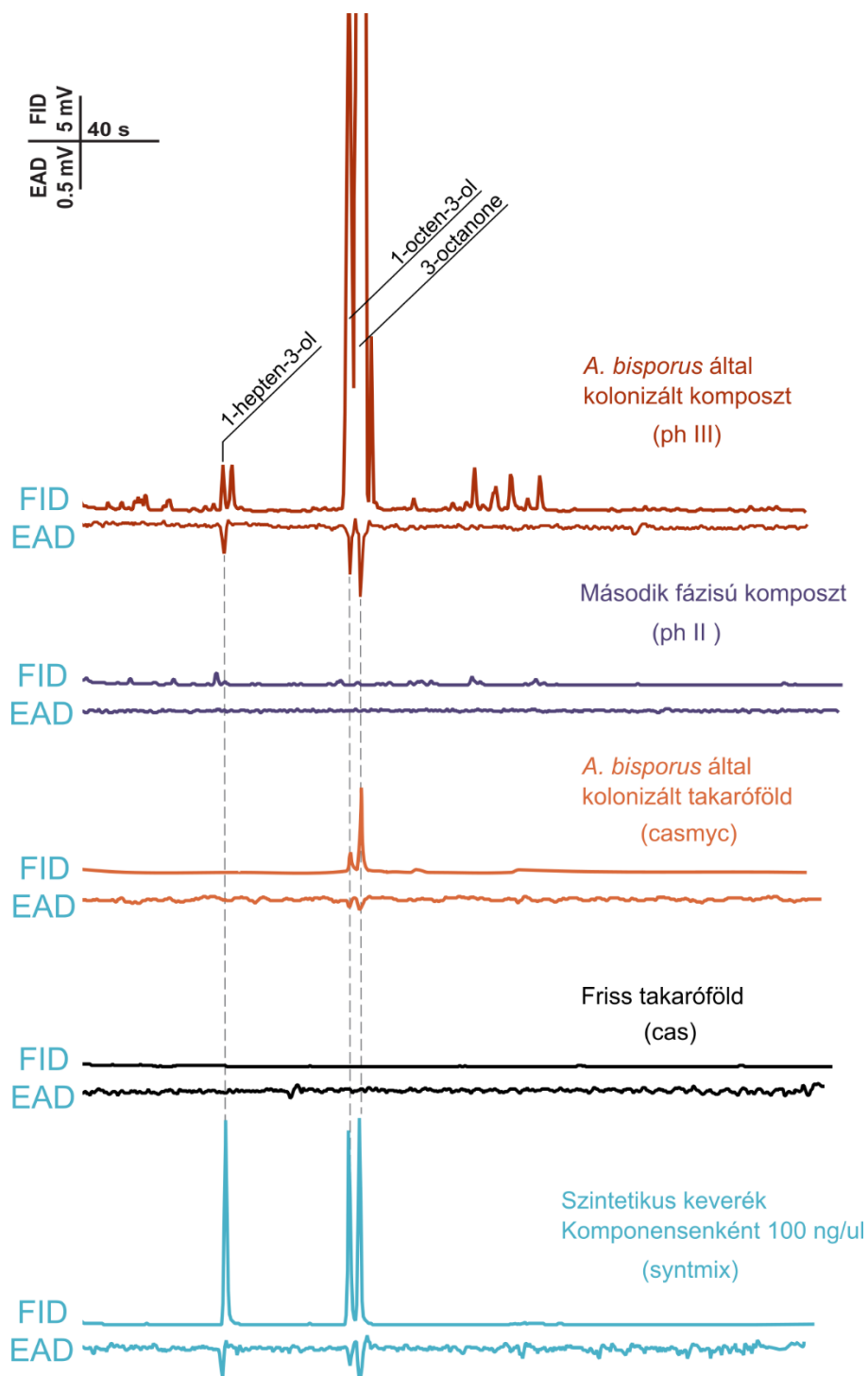
4.1.1. Elektrofiziológia és kémiai azonosítás (GC-FID/EAD és GC-MS)

A III. fázisú csiperkekomposzt gőzteréből gyűjtött komponensek közül 3 vegyület váltott ki konzekvens és erőteljes válaszokat a nőstény *L. ingenua* csápjaiból (0.091 ± 0.005 mV, 0.362 ± 0.003 mV és 0.381 ± 0.004 mV; N=5). A hozzá tartozó FID csúcsok 3,30; 4,52 és 4,65 percnél jelentkeztek. GC-MS alapján előzetesen 1-hepten-3-ol (CAS 4938-52-7), 1-octen-3-ol (CAS 3391-86-4) és 3-octanone (CAS 106-68-3) vegyületeként lettek azonosítva, amelyeket szintetikus standardokkal is igazoltam. A II. és III. komposztfázis, takaró föld és kolonizált takaró föld illatanyag profilját a 2. Táblázat foglalja össze.

2. Táblázat: Illékony komponensek a III. komposztfázis (ph III), II. komposztfázis (ph II), átszövetett takaró föld (casmyc) és takaró föld (cas) mintákban

#	Retenció			Ph III	Ph II	Casmyc	Cas
	Idő	Vegyületek	CAS - szám	Area %	Area %	Area %	Area %
1	875	m-xylene	108-38-3	0.38	17.06	0.20	0.00
2	890	2,6-dimethylpyridine	108-48-5	0.38	0.00	0.72	0.00
3	892	1-hepten-3-ol	106-35-4	0.65	0.00	0.00	0.00
4	987	1-octen-3-ol	3391-86-4	18.94	8.49	20.93	0.00
5	993	3-octanone	106-68-3	66.84	0.00	64.40	0.00
6	1000	3-octanol	589-98-0	3.25	0.00	2.34	0.00
7	1034	2-ethylhexanol	104-76-7	0.63	20.80	4.72	100.00
8	1037	limonene	138-86-3	0.44	7.92	0.13	0.00
9	1082	(Z)-linalool oxide	5989-33-3	1.57	1.68	0.00	0.00
10	1092	3-nonanone	925-78-0	0.52	0.00	0.06	0.00
11	1097	(E)-linalool oxide	34995-77-2	0.48	0.00	0.00	0.00
12	1106	linalool	78-70-6	1.22	4.65	5.80	0.00
13	1127	unknown 1	-	0.27	0.00	0.00	0.00
14	1286	unknown 2	-	0.23	7.27	0.00	0.00
15	1332	unknown 3	-	0.22	7.96	0.00	0.00
16	1469	β -barbatene	53060-59-6	1.99	5.50	0.71	0.00
17	1482	2,6-di-tert-butylquinone	719-22-2	1.46	10.79	0.00	0.00
18	1487	α -cedrene	469-61-4	0.35	1.47	0.00	0.00
19	1579	unknown 4	-	0.00	6.42	0.00	0.00
20	1745	unknown 5	-	0.18	0.00	0.00	0.00
Sum				100.00	100.00	100.00	100.00

Összesen 12 csúcsot detektáltam a II. komposztfázis és 19 a III. fázis illatanyagprofiljából. Sok megegyező vegyületet tartalmaz a II. és a III. fázis, ugyanakkor bizonyos vegyületek között mennyiségi különbségek voltak (2. Táblázat, 38. ábra). A III. fázis megemelkedett mennyiségű 1-hepten-3-ol, 3-heptanone, 1-octen-3-ol, 3-octanone, és linalool vegyületet tartalmazott. A csiperke micéliumával kolonizált takaró föld illatprofilja hasonló volt a III. fáziséhoz, de az összetevők abundanciája jóval alacsonyabb volt (38. ábra).



38. ábra: A vizsgált termesztési alapanyagok (és a szintetikus keverék) illatprofilja (FID alapján) és az egyes komponensekre adott csápválasz (EAD kromatogram)

4.1.2. Viselkedés vizsgálatok

Az első összehasonlított mintapár a II. és III. fázisú komposztmintát volt. A kísérletben választó nőtény egyedek száma 500 példányból 397 egyed (79,4%) volt. A választó egyedek mintegy 68%-a II. fázist, míg 32%-a III. fázisú, azaz micéliummal átszövetett komposztot választották ($F(2,147)=39,965$ ($p<0,001$)). Ugyanakkor a nőtények nem tettek szignifikáns különbséget a takaró föld és a csiperke micéliumával átszövetett takaró föld között ($F(2,147)=9,023$ ($p=0,297$)) (39. ábra „a” rész).

Második kísérletsorozatban a három csápaktív vegyületet adtam hozzá a II. komposztfázishoz külön-külön és egyesítve, majd ezeket kezeletlen II. fázissal hasonlítottam össze. A kezeletlen II. fázis szignifikánsan több nőtényt csalt oda, mint az II. fázis, amelyhez 1-hepten-3-ol komponenst is adtunk. A választó egyedek száma 318 volt és 73%-uk preferálta a II. fázist és a nőtények 27%-a ment abba a fiolába, amely a II. fázis + 1-hepten-3-ol mintát tartalmazta ($F(2,147)=66,823$ ($p<0,001$)). Az 1-octen-3-ol vegyület hozzáadásával, a válaszoló nőtények (290) mindössze 23%-a választotta ezt a keveréket a tiszta II. fázissal szemben ($F(2,147)=66,823$ ($p<0,001$)). Úgyszintén, a 3-octanon vegyülettel kevert II. fázist a választó nőtények csupán 29%-a preferálta ($F(2,147)=52,211$ ($p<0,001$)). Amikor mindhárom csápaktív vegyületekből készült keveréket is hozzáadtam a II. fázishoz, a *L. ingenua* nőtények a kezeletlen II. fázist szignifikánsan többen választották és 21% ment abba a fiolába, amely a szintetikus keveréket is tartalmazta ($F(2,147)=80,804$ ($p<0,001$)).

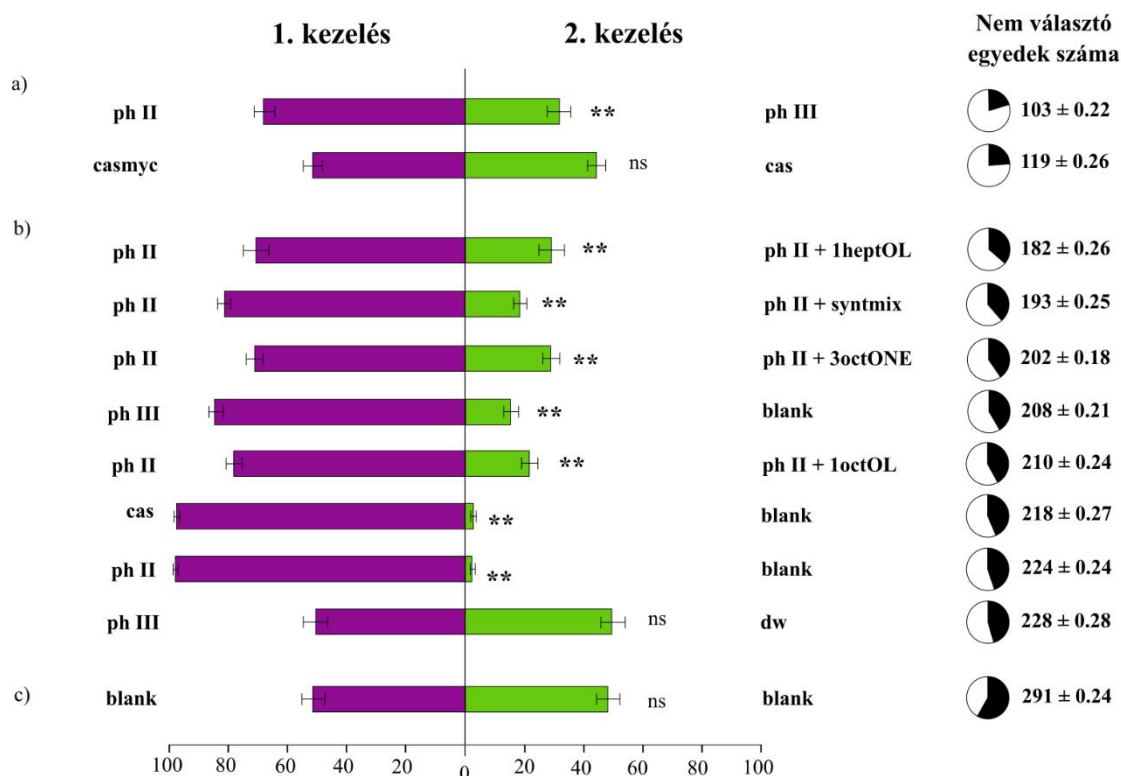
Utolsó kísérletsorozatban az egyik fiola nem tartalmazott tesztanyagot, míg a másikban vagy II. komposztfázist, III. komposztfázist, vagy takaró földet tartalmazott. Mindhárom esetben a nőtények az üres fiolát választották legkevésbé: II. fázis $F(2,147)=219,077$ ($p<0,001$), III. fázis $F(2,147)=117,552$ ($p<0,001$), takaró föld $F(2,147)=155,837$ ($p<0,001$). Ugyanakkor, ha steril desztillált vizet tartalmazott az egyik fiola a III. fázissal szemben, akkor egyik fiola között sem volt szignifikáns különbség $F(2,147)=16,265$ ($p=0,230$). Hasonlóképpen nem volt különbség, amikor a két fiola üres volt $F(2,147)=16,265$ ($p=0,230$).

A *L. ingenua* nőtények preferencia rátáját a 39. ábra tartalmazza. Tukey post hoc teszt alapján három csoportot tudtam elkülöníteni a kezelések hatékonysága között, amelyet a nem választó egyedek száma alapján határoztunk meg:

a) ph II és ph III kezelés, casmyc és cas kezelés esetében volt a legtöbb választó nőtény.

b) ph II és 1heptOL kezelés, ph II és syntmix kezelés, ph II és 3octONE kezelés, ph III és blank kezelés, ph II és 1octOL kezelés, cas és blank kezelés, ph II és blank kezelés, ph III és desztillált víz (dw) kezelés esetében közepes volt a válaszolási ráta.

c) a legkevesebb választó nőtény a blank és blank kezelésnél volt.

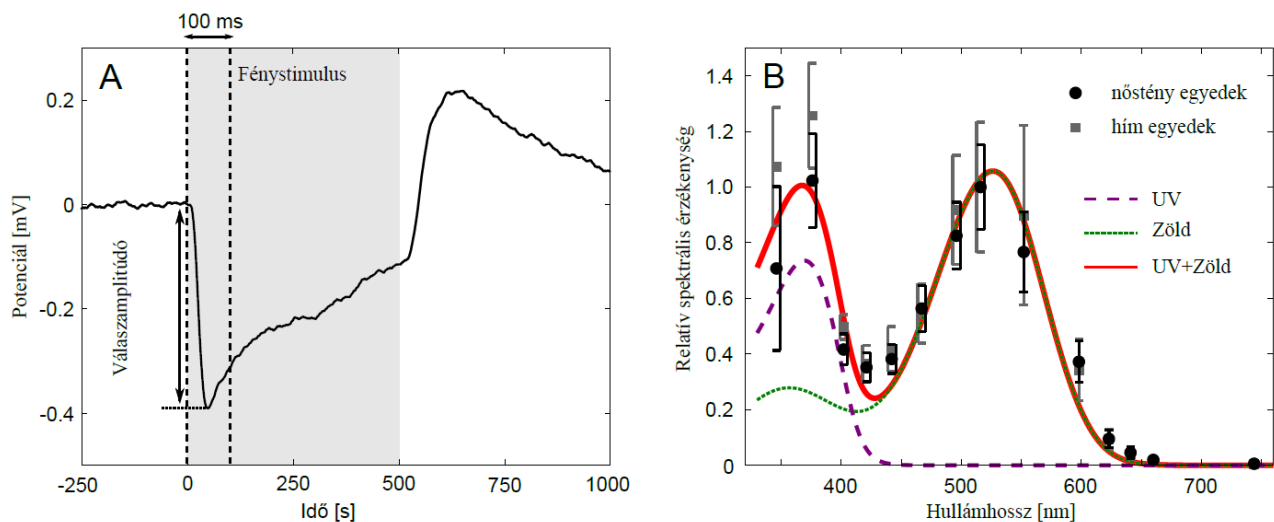


39. ábra: Az egyes kezelések csalogató hatása *Lycoriella ingenua* nőtényekre, két választásos statikus olfaktométerben (százalék ±SEM). Minden vízszintes oszlop a válaszoló rovarok arányát mutatja, míg a kördiagrammok a nem választó egyedek számát (±SEM), valamint a válaszoló egyedekhez (fehér körcekk) képesti arányát mutatja (fekete körcekk). A csillagok a kezeléspárok közötti szignifikáns különbséget mutatja (Games-Howell; * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$); a kiskapitális betűk pedig a válaszolási ráta csoportokat mutatja a nem választó egyedek alapján (Tukey, $p < 0,05$).

4.2. VIZUÁLIS KÍSÉRLETEK

4.2.1. Elektroretinográfiás vizsgálatok

A 40. ábra mutatja egy tipikus, mért receptorválasznak az időbeli lefolyását. Nyilvánvaló, hogy a válaszok feltűnően kisebb amplitúdójúak voltak, mint más rovaroknál mért tipikus ERG szignálnál, amely körülbelül 10-20 mV erősségű szokott lenni. Ugyanakkor az elektródák típusa és az erősítő bemeneti ellenállása erősen befolyásolhatja a mért válasz nagyságát és alakját (Kugel 1977). Mann-Whitney U teszt alapján egyik mért hullámhossznál se volt szignifikáns különbség a hím és nőtény *L. ingenua* egyedek érzékenysége között, így az adatokat összevontam. Mint ahogy a 40B. ábra mutatja, a spektrális érzékenység bimodiális, a két csúcs maximuma nagyjából megegyezik, amelyek az UV és zöld hullámhossztartományokba esnek. Feltételezve, hogy két típusú vizuális pigment dominál a szemben, két A1-vitamin alapú látópigment elnyelési spektrumának (Govardovskii *et al.* 2000) az összegét illesztettem az adatokra. A hullámhossz csúcsok elnyelődési maximuma az UV és zöld esetében $\lambda_{\max,UV} = 370,1$ nm és $\lambda_{\max,G} = 526,3$ nm voltak (40B. ábra)

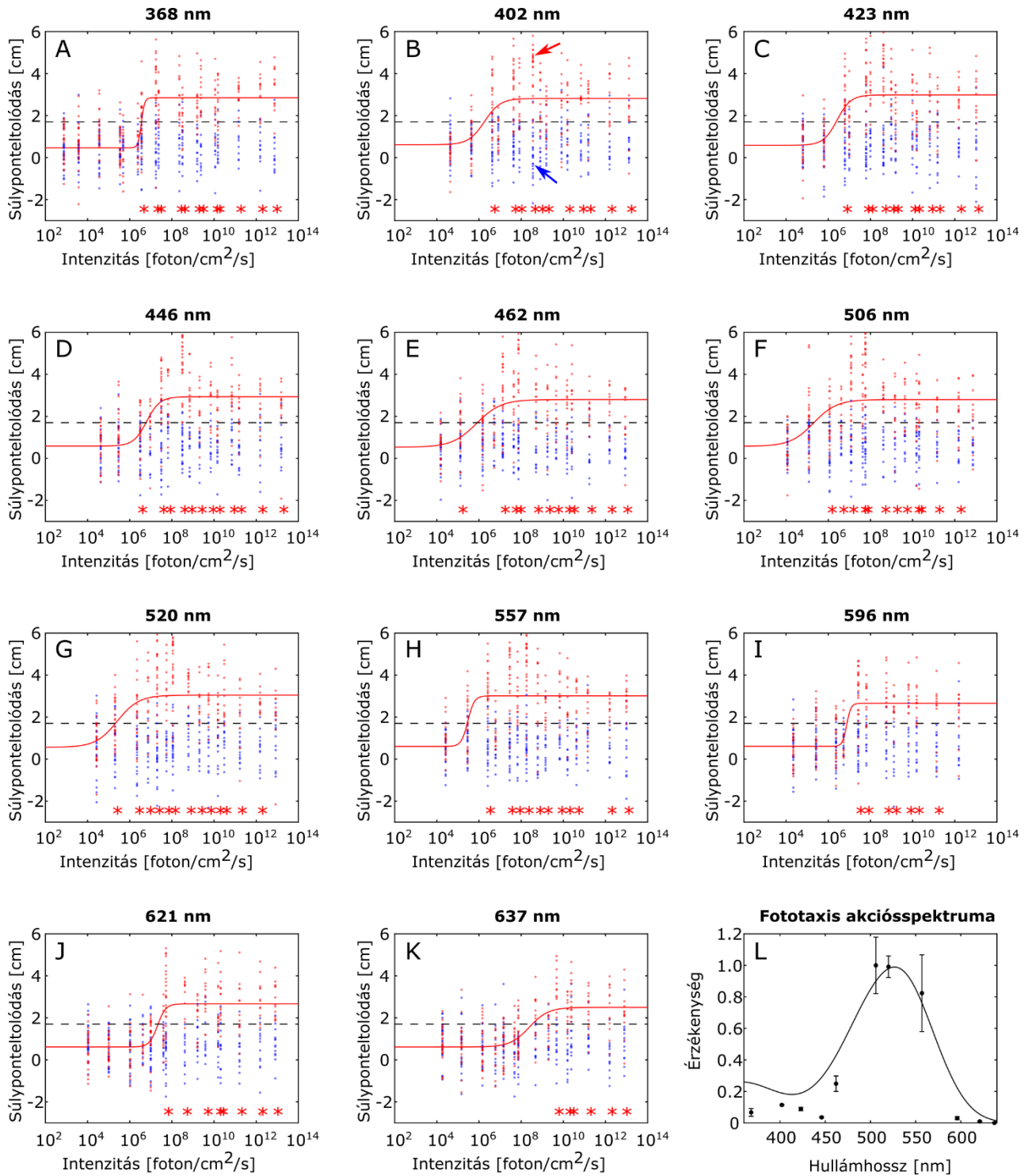


40. ábra: *Lycoriella ingenua* elektroretinogrammj. **A)**: Egy nőstény összetett szemén mért tipikus receptorpotenciál időbeli lefutása. A szürke terület jelzi az 500 ms hosszúságú fénystimulust. **B)**: 12 nőstény és 4 hím *L. ingenua* szempreparátumon mért átlagos relatív spektrális érzékenység; függőleges vonalak a mért adatok szórását (SD) jelzik nemenként. A piros folytonos görbe az illesztett, két A1-vitamin alapú látópigment elnyelési spektrumának az összegét ábrázolja, amelynek csúcsai az $\lambda_{\max,UV} = 370.1$ nm (szaggatott lila görbe), valamint $\lambda_{\max,G} = 526.3$ nm tartományban vannak.

4.2.2. Gombaszúnyogok fototaxisa különböző hullámhosszúságú megvilágítás esetén

1. Viselkedési kísérletek

Az eredményeket az 41. ábra tartalmazza. 41A.-tól 41K.-ig a súlyponteltolódások (Δx) a rájuk illesztett szigmoid görbével ábrázoltam a fénystimulusok fotonfluxusának függvényében, mind a 11 vizsgált hullámhossz esetére. A kék és piros pontok a Δx értékek, amelyeket a fénystimulusok elején és végén mértünk. Így minden egyes stimulus egy kék és piros pontpárként van feltüntetve. A Mann-Whitney U teszt által jelzett szignifikanciákat ($\alpha=0,005$), egy bizonyos hullámhosszhoz és foton fluxushoz tartozó stimulusok eleje és vége között mért Δx értékek egymáshoz képesti eltolódását, csillagok jelölik. Tisztán látható, hogy az alacsony fényintenzitás nem váltott ki szignifikáns reakciót, de ahogy a stimulus intenzitása nőtt, a gombaszúnyogok fény felé történő elmozdulása szignifikáns lett a kontrolhoz képest. Az 40L. ábra a *L. ingenua* számított fototaxis akcióspektrumát ábrázolja. A függőleges vonalak a 95%-os konfidencia intervallumokat jelölik. Az akcióspektrumnak van egy kimagasló csúcsa a zöld hullámhossz tartományban és egy tízszer kisebb az UV tartományban. Egy A1-vitamin alapú pigment elnyelődési görbét (Govardovskii *et al.* 2000) illesztettem az adatokra és kapott hullámhossz csúcs $\lambda_{\max} = 526.6$ nm -nek adódott.



41. ábra: A *Lycoriella ingenua* fajjal végzett 1. viselkedési kísérlet eredményei. **(A-K)**: A mért viselkedési válaszok (súlyponteltolódás) és a rájuk illesztett szigmoid görbék a 11 hullámhossz esetében. A kék és piros pontok jelzik a súlypont eltolódás értékeit (Δx), amelyeket egy adott fénystimulus elején és végén mértünk. A szaggatott vonal jelzi a kritikus súlypont eltolódás nagyságát ($\Delta x_c = 17.0$ mm). A csillagok jelzik, hogy a rovarok fénystimulus végén mért Δx eloszlása (piros pontok egy adott intenzitásánál) szignifikánsan különbözik-e a fénystimulus elején mért kezdeti Δx eloszlástól (kék pontok ugyanannál a stimulusról); $\alpha = 0.005$. A „B” részábrán látható kék és piros nyilak a 29. ábrán látható 29.E-F és 29.G-H részábrából származó adatpontokat jelölik. **L)**: A fototaxis számított akciósspektruma (95%-os konfidencia intervallumokkal jelölve). A görbe egy illesztett, A1-vitamin alapú látópigment elnyelési spektrumát mutatja ($\lambda_{\max} = 526.6$ nm).

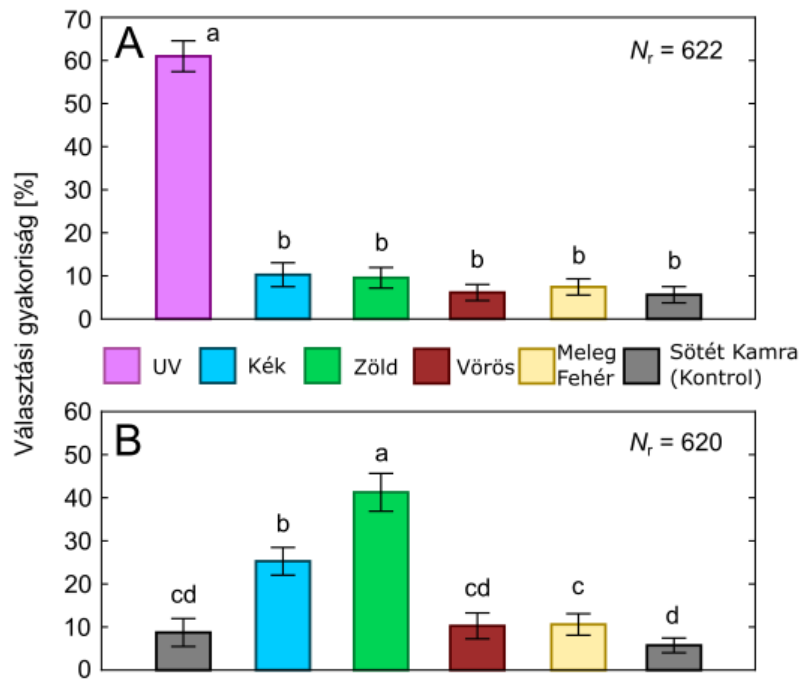
2. Viselkedési kísérletek

1-es típusú kísérletek:

A kísérletünkben felhasznált hullámhosszokra adott reakciók összehasonlításakor szignifikáns különbséget állapítottam meg az imágók preferenciájánál ($F(5;114)=308,99$ ($p<0,001$)). A legtöbb egyed azt a kamrát választotta, amelybe közeli ultraibolya sugárzást kibocsájtó LED szalagok voltak elhelyezve. A választó egyedek (622 db) közel 60,98%-a ment az ultraibolya sugárzáshoz tartozó fiolába. A második leginkább preferált hullámhossz a kék színű sugárzás volt, a választó rovarok 10,27%-a ment e kamrához tartozó fiolába. A választható színek közül a rovarok a vöröset választották legkisebb arányban (6,14%). A legkevesebb gombaszúnyogot a kontrol kamra fogta, átlagosan 2 állatot tartalmazott a fiola (5,62%). A hullámhossz vizsgálat teljes eredményeit az 42. ábra tartalmazza.

2-es típusú kísérletek:

A közeli ultraibolyasugárzást kibocsájtó LED szalag elhagyásával is szignifikáns preferencia különbséget figyeltem meg ($F(5;114)=77,27$ ($p<0,001$)). Az a hullámhossz, amelyet a gombaszúnyogok leginkább választottak a zöld színtartományba esett, a választó imágók (620) közel 41,26%-a ment a zöld LED-et tartalmazó kamrába. Az előző kísérlethez hasonlóan a második legkedveltebb szín itt is a kék volt (25,26%) és a vörös színt preferálták a legkevesebben (10,26%). Mivel nem használtunk ultraibolya sugárzású LED szalagot, így két kontrol kamra volt, amelyekben a legkevesebb számú imágót jegyeztem fel (Kontrol 0: 5,73%; Kontrol 1: 8,72%).



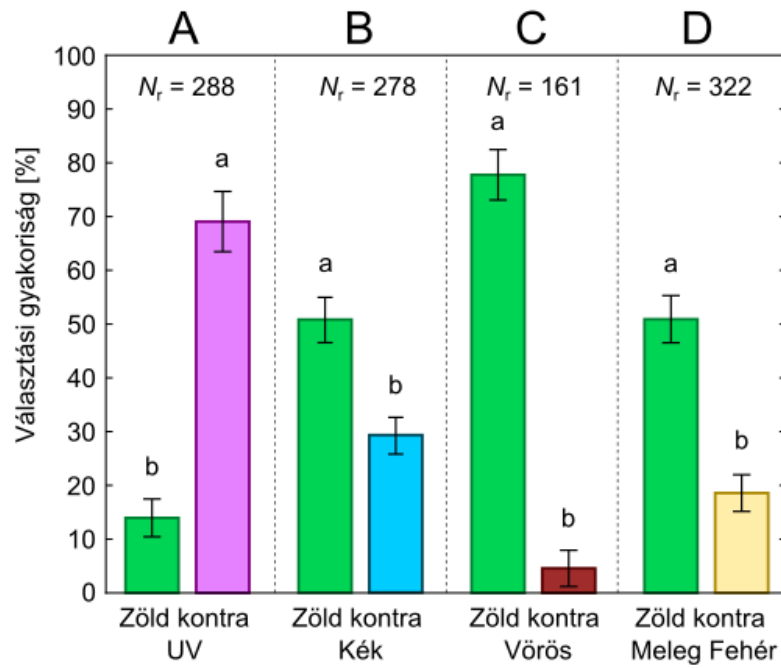
42. ábra: A megvizsgált gombaszúnyogok választási gyakorisága az egyes kamrák között 1-es és 2-es típusú viselkedési kísérletekben. A): Az 1-es típusú viselkedési kísérlet eredményei (41.A) és szórásaik. A kiskapitális betűk a Tukey post hoc teszt alapján elválo csoportokat jelölik ($p < 0,05$). N_r jelöli az összesen 1000 egyedből válaszoló rovarok számát. B): az „A” részpanelnél közöltekkel megegyező módszer. Az 1-es és 2-es típusú kísérletek is 20-szor voltak megismételve

3-as típusú kísérletek:

Különböző hullámhossztartományokat (közeli ultraibolya, kék, vörös, fehér) hasonlítottam össze egyesével, a zöld hullámhossztartománnyal. Minden esetben szignifikáns különbséget figyeltem meg. Minden esetben $p < 0,001$ volt. (Zöld kontra Kék: $F(5;54)=181,58$; kontra vörös: $F(5;54)=295,78$; kontra ultraibolya: $F(5;54)=249,90$; kontra fehér: $F(5;54)=131,01$; kontra sötét kamra: $F(5;54)=163,21$).

A zöld sugárzást szignifikánsan több rovar választotta, mint a kéket ($p < 0,001$). Átlagosan a zöld szín a választó egyedek 52,22%-át csalogatta, amíg a kék szín a 30,1%-át. A maradék 17,68%-a rovaroknak a négy kontrolkamrában voltak szétszóródva. A kontrol kamrák között nem volt szignifikáns különbség. Megegyező preferenciát mutattak a gombaszúnyogok a zöld és vörös (78,71% – 4,62%; $p < 0,001$) zöld és fehér (51,52% – 18,78%; $p < 0,001$) és zöld és sötét kamra (70% zöld – maradék 30% véletlenszerűen elszóródva a megvilágítás nélküli kamrákban; $p < 0,001$). Minden esetben a négy kontrolkamrában volt a legkevesebb állat. Ugyanakkor, amikor a zöld hullámhossz a közeli ultraibolyával volt párosítva, akkor az állatok 69,91% az ultraibolyát választották, míg 14,12%, pedig a zöldet ($p < 0,001$). (43. ábra).

Az 500 meghatározott gombaszúnyog 76%-a *L. ingenua*, 19% *L. agraria* és 5% *Lycoriella sp.* volt.



43. ábra: A gombaszűnyogok eloszlása a négy stimuluspár összehasonlításánál a 3-as típusú kísérletek esetében. **A)**: Az UV kontra Zöld stimuluspár eredményei szórással ábrázolva. A kiskapitális betűk a Games-Howell post hoc teszt alapján elválo csoportokat jelölik ($p < 0,05$). Az ábrán nem tüntettük fel a négy kontrol kamrában feljegyzett egyedek számát. N_r jelöli a választó gombaszűnyogok számát (az ismétlésenkénti 500 egyedből). Összesen 10 ismétlést végeztünk stimuluspáronként. **B)**: Megegyezik az „A”-val közöltekkel, Tukey post hoc tesztel. **C)**: Megegyezik „B”-nél közöltekkel. **D)**: Megegyezik „C”-nél közöltekkel.

V. KÖVETKEZTETÉSEK

5.1. Olfaktometriás kísérletek

A gombaszúnyogok tekinthetők az egyik legfontosabb kártevőknek a gombatermesztésben (White, 1985; Andreadis *et al.* 2015). Nedves élőhelyeket kedvelnek, mint például bomló avar, trágya kupacok, vagy kidőlt korhadó fák kérgei alatt (Binns 1981; Mead és Fasulo 2001; Jakovlev 2011) és előszeretettel raknak tojásokat olyan közegekbe, ahol magas a mikrobiális aktivitás (Braun *et al.* 2012). A rovaroknál általánosan, a következő generáció számára legalkalmasabb élőhely felkutatásában az illatanyagok döntő jelzésként szolgálnak (Cury *et al.* 2019). A megfelelő tojásrakási hely azonosításához számos környezeti faktort kell számításba venni. Különböző gomba és bakteriális illatanyagokról megállapították, hogy a *Bradysia impatiens* nőtények tojásrakási viselkedését befolyásolták (Braun *et al.* 2012). A gombakomposztban általánosan megtalálható *Scytalidium thermophilum* és *Chaetomium* spp. sugárgombafajok tojásrakási szempontból előnyösnek bizonyultak a *L. ingenua* nőtények számára, továbbá a lárvák fejlődésére is kedvező hatással voltak (Cloonan *et al.* 2016b). Habár számos gombafajról állapították meg, hogy növeli a tojásrakási preferenciát (Braun *et al.* 2012) és jobb lárvafejlődést biztosít (Chang and Miles 2004), a kétspórás csiperkegomba (*Agaricus bisporus*) magas micéliumkoncentrációja azonban csökkentette ezeket (Kielbasa and Snetsinger 1981). A *Bradysia impatiens* fajjal ellentétben a *Lycoriella castanescens* nem mutatott preferenciakülönbséget a nem kolonizált és átszövetett komposzt között olfaktométeres vizsgálatokban (Tibbles *et al.* 2005). Cloonan és mtsai. sem véltek felfedezni preferencia különbség a komposzt átszövetettsége között *Lycoriella ingenua* esetében (2016).

Előző kísérleteimben megfigyeltem, hogy a *L. ingenua* fajnak lárvafejlődésre nem alkalmas a III. fázisú csiperkekomposzt, mivel egy egyed sem fejlődött ki, amikor csak átszövetett komposztot kínáltam fel, mint tápközeg (Kecskeméti *et al.* 2018). Előző eredményeimre alapozva azt feltételezem, hogy a csiperke micéliumával jól átszövetett komposzt (III. fázis) nem alkalmas a *L. ingenua* lárvák fejlődésének biztosítására, továbbá feltételezem, hogy a nőtények elkerülik a III. fázist, ha lehetőségük van rá.

A viselkedési vizsgálatok eredményei is ezt a feltételezést erősítik tovább (39a. ábra), mivel a nőtények jelentős mértékben kerültek a III. fázisú komposztot, amikor az II. fázissal volt párosítva. A jelenség kémiai hátterét is megvizsgáltam kifejlett nőtényeken GC-EAD készülékkel és az 1-hepten-3-ol, 3-octanone és 1-octen-3-ol vegyületek voltak csápakaktívak a III. komposztfázis illékony vegyületei közül (38. ábra). A 3-octanone és 1-octen-3-ol a gombák oxilipin szintéziséből származnak (Costa *et al.* 2013), amely vegyületeket Grove és Blight (1983) leírták az *Agaricus bisporus* által kolonizált komposzt gőzteréből, Combet *et al.* (2009)

pedig a termőtestekből. Érdekes módon 1-hepten-3-ol vegyületet nem írtak még le *A. bisporus* gombával foglalkozó tanulmányokban ugyanakkor jelenvolt a *Lactarius camphoratus* és *Boletus edulis* termőtestek gőzterében (Zhang *et al.* 2018; Aisala *et al.* 2019). A csápaktív vegyületek fiziológiás megnyilvánulását a viselkedési kísérletek támasztották alá (39b. ábra).

A II. fázisú komposzt preferálása minden összehasonlítási párnál nyilvánvaló volt. A fiziológiásan aktív vegyületek hozzáadásával külön és kombinációban (hogymimikázzuk a III. fázis illatprofilját) egyértelmű elkerülést eredményezett a *L. ingenua* nőstényeknél (39b. ábra). A gombaalkohol (1-octen-3-ol) számos gombát fogyasztó rovarnál riasztó hatást váltott ki egyes kísérletekben (Cloyd *et al.* 2011), de később Holighaus és Rohlf (2016) úgy vélekedtek, hogy ezek a megállapítások a kísérletekben használt túl magas koncentráció miatt születhettek. Továbbá a gombafogyasztó *Megaselia halterata* púposhátú légyfaj koncentrációtól függően érdeklődött, vagy elkerülte az 1-octen-3ol és 3-octanone vegyületeket (Tibbles *et al.* 2005). Arra következtettek, hogy ezen vegyületek alacsony abundanciája, aktívan növekvő micélium jelenlétére utalnak. Ugyanakkor, a magas koncentrációjuk a súlyosan károsított micéliumból erednek, ami a túlzott számban elszaporodott mikofág lárvák jelenlétét jelzi a komposztban, ezzel akadályozva a gombaszúnyoglárva fejlődését (Binns 1975).

A III. fázissal ellentétben, amikor takaró föld és *A. bisporus* által kolonizált takaró föld mintákat hasonlítottam össze, akkor a kolonizált takaró földet nem kerülték el a *L. ingenua* nőstények szignifikáns mértékben (39b. Ábra). Ez a különbség a kolonizált takaró földben jelenlevő fiziológiásan aktív vegyületek – a III. fázishoz képest – alacsony előfordulása miatt alakulhatott ki (38. ábra). Ez Frouz és Nováková (2001) megállapításait is magyarázhatja, ahol a *L. ingenua* nőstények tojásrakási szempontból indifferensek voltak *A. bisporus* és más gombafajok mesterséges táptalajon fenntartott szövettenyészetek között. Továbbá Cantelo (1988) a takarási fázist követően, magasabb számú *Lycoriella auripila* lárvát talált a takaró földben mint a komposztban. Eredményeim alapján elmondható, hogy a kísérletekben használt gomba illatkomponensek magas abundanciája jó indikátora az *A. bisporus* által kolonizált komposztnak, azaz, egy lárvafejlődésre alkalmatlan közegnek.

Az komposztban lévő *A. bisporus* micélium denzitás, és az alacsony gombaszúnyog lárvamennyiség közötti negatív összefüggésre (Chang és Miles 2004; Tibbles *et al.* 2005) további magyarázatot adhat a micélium kalcium-oxalát tartalma. Whitney és Arnott (1987) munkájában kijelentik, hogy sejtfalból kiinduló rafid szerű kristályok vannak az *A. bisporus* micéliumának felületén. Mind Binns (1980) és White (1997) megállapították, hogy a kalcium-oxalát adagolása a gombakomposzthoz késleltette a kifejlődést és csökkentette kikelt imágók számát. A fiziológiailag aktív illatvegyületek erőteljes micéliumfejlődést jelezhetnek (ezzel közvetve a

magas kalcium-oxalát tartalmat) egy közegben a nőstényeknek, ami a közeg elkerülését eredményezi tojásrakás szempontjából.

A kolonizált komposzt és takaró föld viszonylag magas víztartalommal rendelkeznek. A friss II. fázisú komposzt víztartalma 45-65% (Fidanza *et al.* 2010), míg a takaró földé 75-86% (Szukács és Geösel 2018). A gombaszúnyog lárvák egyik legfontosabb környezeti igénye a víz, így olyan környezetben tudnak felszaporodni, ahol a nedvességtartalom magas (Olson *et al.* 2002; Meers és Cloyd 2005). Ez magyarázhatja, hogy a blank (üres) kezeléseket minden esetben szignifikánsan elkerülték. Megjegyzendő, hogy a csiperke micéliumával kolonizált komposztot mindig elkerülték a nőstények, kivéve, amikor semmilyen más közeg között nem tudtak választani. Ez a preferencia csökkent, amikor az állatok a kolonizált komposzt mellett steril desztillált vizet is választhattak (3b. ábra). Következtetésként, a *L. ingenua* számára a nedvesség megléte fontosabb biológiai jelzés lehet, mint a micélium jelenléte egy közegben. Említésre méltó, hogy nagyobb számú nőstény választotta a steril desztillált vizet (152 db), mint a kolonizált komposztot (120 db), ugyanakkor szignifikáns különbség nem volt megállapítható.

A nem választó egyedek vizsgálata visszajelzést adhat egy anyag (vagy kísérleti beállítás) csalogatási hatékonyságáról. Az átszövetett kontra átszövetetlen takaró föld és komposzt kísérleti beállításoknál volt a legalacsonyabb a nem választó egyedek száma. Ebből arra következtetnek, hogy a leghatékonyabb csalogató anyagok a természetes alapanyagok voltak (szintetikus vegyületek nélkül). A legmagasabb nem választó egyedszám egyértelműen a két üres fiola összehasonlításánál jelentkezett (39c. ábra). Úgy gondolom, hogy a nem választó kísérleti állatok adatainak kihagyása a választási kísérletek értékelésél jelentős információvesztést eredményezhet.

Úgy feltételezem, hogy a *L. ingenua* nőstény nem feltétlen a micélium által kibocsájtott illékony komponens iránt érdeklődik, sőt, bizonyos komponensek nagy koncentrációja a közeg elkerülését eredményezi. A jövőben meg szeretném állapítani a dózisfüggés mértékét 1-hepten-3-ol, 1-octen-3-ol és 3-octanone vegyületekre *Lycoriella ingenua* esetében.

5.2. Vizuális kísérletek

Egészen máig az egyetlen gombaszúnyog, amelyen ERG-s vizsgálatokat végeztek, az az Új-Zélandon honos biolumineszcens *Arachnocampa luminosa* (Skuse, 1891) (Sciarioidea, Keroplatidae) volt, amelynek a spektrális érzékenysége a fajtársak által kibocsájtott fényre volt specializálódva (Meyer-Rochow és Eguchi, 1984). Az általam vizsgált *Lycoriella ingenua* talán nem olyan különleges, mint az *A. luminosa*, de a gombatermesztésben való károkozása miatt, így is kiemelkedő jelentőségű a faj (White, 1981; White, 1986; Shamshad, 2010; Andreadis, 2015).

Az ERG-s vizsgálataink alapján a *L. ingenua* fajnak két érzékenységi maximuma van, egy az UV-A és egy a zöld spektrális tartományban. Csak elektroretinográfiás vizsgálatokkal, azaz a fotoreceptorok összességének vizsgálatával nem lehet egyértelműen elkülöníteni különböző fotoreceptor típusokat, de a jól elkülönülő érzékenységi csúcsok az egytől több fotoreceptor típusok meglétét indikálják (Meyer-Rochow és Eguchi, 1984). A tény, hogy az 1. és 2. viselkedési kísérletekben mért legerősebb válaszok az UV-A és zöld tartományban voltak, azt sugallja, hogy a *L. ingenua* összetett szeme érzékenységi-görbéjének csúcsait, a különböző fotoreceptor-típusok okozzák. A két viselkedési kísérletben mért spektrális vonzódás különbségét (1. viselkedési kísérlet: zöld maximum, 2. viselkedési kísérlet: UV-A maximum) a kísérleti beállításokban kell keresni.

Három alapvető különbség volt a 1. és 2. viselkedési kísérlet között. Elsőként, az 1. viselkedési kísérletben egyszerre csak egy stimulus volt jelen, míg a 2. kísérletben szimultán több fényinger volt jelen. Másodjára, az 1. viselkedési kísérletben (41. ábra) és a 2. viselkedési kísérletekben (42-43. ábra) különböző fényintenzitásokat alkalmaztam. A 1. kísérletben a szignifikáns vonzódáshoz szükséges foton fluxus (hullámhosszanként) még a legkevésbé vonzó vörös fényénél is a 10^6 és 10^9 foton/cm²/s tartomány között mozgott. Ezek a foton fluxusok jóval kisebbek, mint a 2. kísérletnél alkalmazott érték (10^{13} foton/cm²/s). Ez nem teljesen meglepő, mivel az 1. viselkedési kísérlet metodikája azon alapult, hogy hullámhosszanként megállapítsam azt a legkisebb fényintenzitást, amely már mérhető fototaktikus reakciót vált ki, míg a 2. viselkedési kísérletnél egy a rendelkezésre álló eszközök által megszabott fényintenzitás értéket alkalmaztam. A harmadik különbség a viselkedési kísérletek között a felhasznált rovaranyagból adódott. Az 1. kísérletben kizárólag *L. ingenua* egyedekkel dolgoztam, míg a 2. kísérletben a természetközeli körülményben lévő gombaszúnyogok 76%-a volt *L. ingenua* (a maradék 24% nem magyarázná az UV-A preferenciát), amely jelentős hányad, ugyanakkor nem teljesen megfeleltethető körülmény az 1. kísérlethez.

Úgy tűnik, hogy a *L. ingenua* fototaxisának a spektrális érzékenysége a fény intenzitásától függ. Az eredményeimre a magyarázatot az ocellus adhatja, egy egyszerű látószerv, amellyel a kifejlett repülő rovarok általában rendelkeznek (Land és Nilsson 2012). Az ocellusok rendkívül alul-fókuszált látószervek és elsősorban a repülés stabilizálását segítik, a sötétebb talaj és világos égbolt elmosódott mintázatainak a gyors érzékelésével. Habár korábban úgy gondolták, hogy az ocellus önmagában nem képes szerepet játszani fototaktikus reakció kiváltásában (Cornwell 1955), mégis, kizárólag az ocellust érő fényingerekkel lehetséges kiváltani pozitív fototaxist (Lazzari *et al.* 1998; Wehrhahn 1984). Mivel a főként zöld érzékeny ocellusok nem ritkák a rovarok körében (Berry *et al.*, 2011; Goldsmith és Ruck 1958; Lall és

Ovid Trough 1989) és az ocellusok fényérzékenysége több nagyságrenddel is nagyobb lehet az összetett szeménél (Wilson 1978), ezért az 1. viselkedési kísérlet eredményeit az ocellusok erősen befolyásolhatták, ami az 41L. ábrán látható akcióspektrumot eredményezhette. A zöld-érzékeny ocellusokkal általában az éjszakai rovarok rendelkeznek, mivel az éjszakai fénynek kicsi az UV tartalma, főleg az erdők lomboszata alatt (Cronin *et al.* 2014). A gombaszúnyogok között mind a nappali és éjszakai habitust megállapították (Duque-Buitrago *et al.* 2014; Li *et al.* 2007; Mochizuki és Kawakita 2018), de jelenlegi tudásom szerint a *L. ingenua* cirkadián ritmusát még nem tanulmányozták. A gombaszúnyogok kozmopolitának tekinthetőek élettér szempontjából, egyes fajok kizárólag barlangokban élnek, míg mások előfordulnak mocsaras helyeken, réteken, vagy akár lombhullató, vagy tűlevelű erdőkben is (Menzel és Mohrig 2000). A *L. ingenua* természetes élőhelyéről kevés irodalmi forrás van, ugyanakkor a gombatermesztésben való megjelenése (és a termesztési körülmény tökéletes kihasználása) arra enged következtetni, hogy az állat jól alkalmazkodott a fényszegény körülményekhez, ugyanis a csiperketermesztés általában teljesen fénytől elzártan történik. Az erősebb stimulusok magyarázhatják az UV-hoz való vonzódást a 2. viselkedési kísérletben (42A.; 43A. ábra). Eredményeim egybevágnak Stukenberg *et al.* (2018) adataival, akik gyakorlatilag megegyező fényintenzitású kvázi monokromatikus stimulusokat alkalmazott választásos kísérleteiben a *Bradysia difformis* fajjal, amely ugyancsak kártevő lehet gombatermesztésben. Amikor az UV nem volt használva a 2. viselkedési kísérletben, akkor a zöld fényforrás volt a leginkább csalogató, ami előző tanulmányok eredményével ugyancsak egybevág (Kim *et al.* 2014).

Másrészről az általam kapott fototaxis akcióspektrumának maximumához tartozó hullámhossz ($\lambda_{\max}=526,6$ nm) (41L. ábra) rendkívül jól egybevág az összetett szem spektrális érzékenység csúcsával ($\lambda_{\max,G} = 526.3$ nm) (40B. ábra), amely azt sugallja, hogy az összetett szem akár jelentős szerepet is játszhatott az 1. viselkedési kísérletekben. A fényintenzitástól függő eltérő reakciókat kiváltó mögöttes mechanizmusoktól függetlenül, a kísérleteink kiemelik az UV-A (~370 nm) és zöld (526 nm) spektrális tartományok fontosságát, külön-külön, vagy kombinációkban, egy vizuálisan csalogató, monitorozó, vagy egy csapdarendszer megalkotásában.

VI. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Doktori disszertációm során megállapítottam, hogy:

1. Az olfaktometriás viselkedési kísérletek alapján, a *Lycoriella ingenua* gombaszúnyog nőstényei a hazai termesztésben használt III. fázisú komposztot elkerülik a II. fázissal szemben. Ezt a jelenséget korábban nem közölték, vagy helytelenül, miszerint a *L. ingenua* választási preferenciája között nincs különbség a komposztfázisok között.

(Kecskeméti S., Szelényi MO., Erdei AL. Geösel A., Fail J., Molnár BP. (2020): Fungal Volatiles as Olfactory Cues for Female Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua* in the Avoidance of Mycelia Colonized Compost. *J Chem Ecol* 46, 917–926 <https://doi.org/10.1007/s10886-020-01210-5>).

2. Elektrofiziológiai vizsgálatok alapján megállapítottam, hogy a különböző illatprofilokban megtalálható 1-hepten-3-ol, 1-octen-3-ol és 3-octanone vegyületeket csápaktívak, amelyeket tudományos publikációban közöltem.

(Kecskeméti S., Szelényi MO., Erdei AL. Geösel A., Fail J., Molnár BP. (2020): Fungal Volatiles as Olfactory Cues for Female Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua* in the Avoidance of Mycelia Colonized Compost. *J Chem Ecol* 46, 917–926 <https://doi.org/10.1007/s10886-020-01210-5>).

3. Viselkedési vizsgálatokban bizonyítottam, hogy az előzőekben ismertetett csápaktív vegyületek az áltunk alkalmazott dózisban elkerülő magatartást váltottak ki a *L. ingenua* nőstényekből és tudomásunk szerint ezt elsőként publikáltam.

(Kecskeméti S., Szelényi MO., Erdei AL. Geösel A., Fail J., Molnár BP. (2020): Fungal Volatiles as Olfactory Cues for Female Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua* in the Avoidance of Mycelia Colonized Compost. *J Chem Ecol* 46, 917–926 <https://doi.org/10.1007/s10886-020-01210-5>).

4. Jelenlegi tudásom szerint elsőként publikáltuk a *L. ingenua* összetett szemének spektrális érzékenységét elektroretinográfiás vizsgálatok alapján. Megállapítottam, hogy az érzékenység bimodiális és az érzékenységi maximumok az UV ($\lambda_{\max,UV} = 370.1 \text{ nm}$) és zöld ($\lambda_{\max,G} = 526.3 \text{ nm}$) hullámhossztartományokban vannak.

(Kecskeméti S., Geösel A., Fail J., Egri Á. (2021): In search of the spectral composition of an effective light trap for the mushroom pest *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae). *Sci Rep* 11, 12770 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92230-y>)

5. Különböző viselkedési kísérletek alapján elsőként közöltem, hogy leginkább az UV (~370 nm) és zöld (~526 nm) hullámhossztartomány csalogatja a *Lycoriella ingenua* egyedeket.

(Kecskeméti S., Geösel A., Fail J., Egri Á. (2021): In search of the spectral composition of an effective light trap for the mushroom pest *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae). *Sci Rep* 11, 12770 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92230-y>)

VII. EREDMÉNYEK GYAKORLATI ALKALMAZHATÓSÁGA

A tézis elsősorban a témában felmerülő alapkutatási kérdésekre adott választ, ugyanakkor mindenképpen fontos az eredmények gyakorlati alkalmazhatósági is.

Kémiai vizsgálatok

Véleményem szerint az általunk detektált vegyületek alkalmazása nem célszerű csiperketermesztésben, mint *riasztó*, vagy *csalogató* komponens. A csiperkegomba előállításához alkalmazott Holland-típusú termesztőberendezésekbe több tonna komposztot tárolnak be. Technológia szerint, a modern csiperketermesztésben a betárolt komposztban már jelen van az *A. bisporus* micéliuma (III. komposztfázis). A kvázi zárt környezet légterében így megtalálhatóak lesznek a csiperkegomba illékony komponensei, többek között az általunk detektált csápaktív vegyületek is. Csapdában alkalmazva a vegyületek nem, vagy nem kellően térnének el a termesztőlétesítmény „háttér-illatától”. Munkám során arra a megállapításra jutottam, hogy az általunk alkalmazott dózisban a *L. ingenua* nőstények elkerülték a vizsgált vegyületeket (1-hepten-3-ol, 1-octen-3-ol, 3-octanone), ha volt más választási opciójuk. Elképzelhető, hogy magas dózisban a vegyületeket riasztó anyagként potenciálisan lehetne alkalmazni a csiperketermesztésben. Kritikus pontok közelébe kihelyezve (termesztőblokkok ajtaja, szellőzőnyílások) potenciálisan elriaszthatná a termesztőházba bejutni kívánó nőstény *L. ingenua* egyedeket. Ugyanakkor a vegyületeket extrém magas dózisban kellene alkalmazni, hogy a létesítményben jelenlévő gomba „háttér-illattól” markánsan elkülönüljenek a vegyületek és pontszerű forrásként legyenek detektálhatóak a gombaszúnyogok számára. Csiperketermesztésben, csiperkegombából származó vegyületeket tartalmazó csapdák alkalmazását kétségesnek tartom. Azonban léteznek olyan termesztett gombafajok, mint például a shiitake (*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler), amely az „általános” gomba illatú vegyületeken kívül (1-octen-3-ol, 3-octanone, 1-octen 3-one, stb) tartalmaz egyéb, karakterisztikus komponenseket is: *dimethyl disulfide*, *dimethyl trisulfide* vegyületeket, amelyek jellemzően a „fokhagyma illatért” felelősek (Wu és Wang 2000). Hasonlóan, a mandulaszagú csiperke (*Agaricus blazei* Murill) gőztere tartalmaz *benzaldehyde* és *benzyl alcohol* összetevőket, amely a keserűmandula illatához hasonlítanak (Xing *et al.* 2003). Az ilyen, gomba illattól eltérő vegyületek felhasználását (mint riasztó, vagy csalogató anyag) célszerű tovább vizsgálni. Továbbá a gombaszúnyogok között számon tartanak olyan fajokat, amelyek virágok megporzásában játszanak szerepet (Mochizuki és Kawakita 2018), így elképzelhető, hogy a különböző virágok illékony komponensei között azonosíthatóak olyanok, amelyek iránt a *L. ingenua* faj nőstényei érdeklődhetnek.

A tézisek kémiai-ökológiai eredményeit a gombatermesztésen kívül, más kertészeti

ágazatokban is potenciálisan lehetne hasznosítani. A gombaszúnyogok nem kizárólag a gombatermesztés kártevői. Más kertészeti kultúrákban, főleg dísz- és zöldségnövények palántaelőállításánál okozhatnak károkat a különböző gyászsúnyog fajok. A fiatal növények gyökereit károsítják a lárvák (a talajlakó gombás betegségek átvitele mellett), ezzel a magoncok/palánták pusztulását eredményezhetik. Palántanevelésben az általunk detektált csápaktív vegyületek (amelyek eredendően jellegzetes „gombaillatú” vegyületek) alkalmazása megfelelő dózisban megalapozottabb, mivel a növényi „háttér-illat”-tól az általunk detektált vegyületek jobban elkülönülnek, így a gyászsúnyogok számára könnyebben azonosítható a csalétek.

Vizuális kísérletek

Gombatermesztésben jelenleg többnyire ultraibolya megvilágítást kibocsájtó elektromos fénycsapdákat használnak, amelyekkel a gombaszúnyogok számát kívánják gyéríteni a termesztőberendezésben. Ezeket a szerkezeteket rendszerint a termesztőház egyik végébe helyezik el, ezzel próbálják a kártevőket egy helyre csalogatni, majd elpusztítani. Azonban ezeknek a csapdáknak a hatékonysága nem kellően kielégítő ahhoz, hogy a kártevők számát megfelelően csökkentse. Vizuális kísérleteimből megállapítottam, hogy a két hullámhossztartomány, amely iránt leginkább vonzódtak a *L. ingenua* egyedek az az ultraibolya, illetve zöld hullámhossztartományban voltak. Elképzelhető, hogy a rendelkezésre álló eredmények alapján egy olyan fénycsapda fejlesztése szorgalmazható, amely az UV sugárzás helyett, zöld, vagy ennek a kettő kombinációját bocsájtja ki. Továbbá érdemes a megvilágítási idő periodicitásának a hatását is tovább vizsgálni, miszerint, az milyen mértékben befolyásolja a csapdázás hatékonyságát. További érv szól a fénycsapdák gombatermesztésben való alkalmazhatósága mellett, hogy a gombatermesztésben rendkívül alacsony a külső fényszennyezés, amely befolyásolhatná a csapdák hatékonyságát. A csiperkegomba termesztésénél kizárólag akkor kapcsolnak világítást, ha a személyzet dolgozik, ettől eltekintve a termesztés teljes sötétségben zajlik. Más fajok esetében, mint például shiitake, laska-, déli tőkegomba termesztésénél az egészséges termőtestképzéshez szükséges némi időszakos megvilágítás, de ez igen alacsony, mindössze pár száz lux és a tervezett fénycsapdák működését érdemben nem befolyásolná.

VIII. ÖSSZEFOGLALÁS MAGYAR ÉS ANGOL NYELVEN

A gombatermesztés mind világszerte és hazánkban is egy dinamikusan fejlődő mezőgazdasági ágazat. Más mezőgazdasági termelésből származó hulladékanyagok felhasználásával állít elő minőségi élelmiszert. Mint minden termesztési kultúrában, a gombatermesztésben is előfordulnak kórokozók és kártevők. A kártevők közül a legveszélyesebb a Sciaridae családba tartozó gombaszúnyogok, amelyek akár teljes termőhullámokat tehetnek tönkre. Világszerte súlyos károkat okoznak, ugyanakkor Magyarországon különösen nehéz ellenük a védekezés, mivel az engedélyezett növényvédőszer szára rendkívül. Továbbá az Európai Unió szorgalmazza a növényvédőszer csökkentését, így alternatív növényvédelmi technikák kidolgozása időszerűbb, mint valaha. A gombatermesztés ideális körülményt biztosít a különböző csapdák kifejlesztésének, mivel a zárt termesztésben nem, vagy csak igen ritkán fordulnak elő más (hasznos) szervezetek a cél organizmuson kívül.

Disszertációmban részletes kémiai és vizuális ökológiai vizsgálatokat végeztem *Lycoriella ingenua* gombaszúnyog fajjal, amely az egyik leggyakrabban előforduló kártevő a gombatermesztésben.

Gázkromatográffal kapcsolt csápelektro-antennográfiás (GC-EAD) vizsgálatokban detektáltam (és később tömegspektrométerrel (GC-MS) a kémiai összetételét is azonosítottam) az egyes termesztési alapanyagokban (II. és III. fázisú csiperke komposzt, friss és átszövetett takaróföld) megtalálható csápaktív komponenseket. Az elektrofiziológiai vizsgálatok alapján viselkedési kísérletekben megvizsgáltam a *L. ingenua* nőstények preferenciáját az ismertett alapanyagok között. Eredményeim bizonyították, hogy ha lehetséges, akkor a nőstények minden esetben elkerülik a micéliummal átszövetett komposztot (III. fázis). Következtetésként arra jutottam, hogy a jellemzően gombákban megtalálható vegyületek (1-hepten-3-ol, 1-octen-3-ol, 3-octanone) az általam alkalmazott dózisban averziót vált ki a nőstényekből, amely valószínűleg más faktorokra vezethető vissza.

A *L. ingenua* vizuális rendszerének a vizsgálatára elektroretinográfiás (ERG) fiziológiai méréseket, valamint kétféle viselkedési kísérletet állítottam be. Az elektrofiziológiai mérések során a *L. ingenua* összetett szemének spektrális érzékenységét vizsgáltam meg. Kimutattam, hogy a spektrális érzékenység bimodális (két csúcsú), egy-egy érzékenységi maximummal az UV és zöld hullámhossz tartományban (370,1 nm és 526,3 nm).

Az egyes hullámhosszokhoz való vonzódást két különböző viselkedési kísérletben vizsgáltam. Az első viselkedési kísérletben növekvő intenzitás mellett vizsgáltam az egyes váltakozó hullámhosszokra adott válaszát a *L. ingenua* egyedeknek. A második viselkedési

kísérletben többválasztásos kísérleti arénában teszteltem a rovarok reakcióját szimultán jelenlévő és azonos intenzitású hullámhossz-stimulusokra. Eredményim alapján megállapítottam, hogy nagyobb fényintenzitások esetén ($\sim 10^{13}$ foton/cm²/s) az UV tartományt igen nagy számban keresik fel a gombaszúnyogok, valamint a zöld hullámhossztartományhoz igen erős vonzódást mutatnak az egyedek, amennyiben a fényintenzitás jóval kisebb ($10^6 - 10^9$ foton/cm²/s). Eredményeim arra engedek következtetni, hogy a különböző spektrális tartományok preferenciája erősen függ a fény intenzitásától, valamint, hogy az összetett szemeken kívül elképzelhető, hogy az ocellusok (pontszemek) is a fototaktikus reakcióban megmutatkozó információt közvetítenek az állatnak.

Eredményeimre alapozva a téma tovább kutatásával - amely terveim között szerepel - egy hatékonyan működő fény- és/vagy illatcsapda fejlesztésében is segíthet kutatásom.

Summary

Mushroom production is a rapidly improving industry worldwide. It provides quality food-products with the reutilization of wastes from other agricultural sectors. Like in every other cultivation, there are certain diseases and pests, which hinders production. The most dangerous pests are the members from the family Sciaride, which can devastate entire flushes in mushroom cultivation. These insects are a serious problem worldwide, but in Hungary, the case is much dire as the number of approved chemicals are extremely low. Furthermore, the European Union promotes the reduction of pesticide usage, thus the importance of creating alternative pest management methods is more appropriate than ever. Mushroom cultivation provides an ideal territory for the development of a mass-trapping device, as the closed cultivation area excludes the possibility of catching non-target organisms.

In my dissertation, I have conducted chemical and visual experiments on the fungus gnat species *Lycoriella ingenua*, which is the most common dipteran pest in mushroom production.

I have detected (and later identified by mass spectrometry (GC-MS)) antennally active volatiles from the headspace of mushroom cultivation materials (phase I and phase II *Agaricus* compost, fresh and colonized casing material) with the aid of gas-chromatography coupled electroantennography measurements. With the base data gained from electrophysiology, I have conducted two-choice bioassay experiments, to examine the choice preference of female *L. ingenua* gnats between certain cultivation materials. From the experiment, I have deduced that the typical mushroom volatiles (1-hepten-3-ol, 1-octen-3-ol, 3-octanone) avert the females in the applied dosage. This aversion (or repulsion) is more likely to be the cause of other ecological factors.

To better understand the visual system of *L. ingenua*, I have conducted electroretinography (ERG) measurements and two behavioural assays, which were phototaxis experiments. With the electrophysiological experiments, I have determined the spectral sensitivity of the compound eye of *L. ingenua*. From the results, I have found that the spectral sensitivity is a bimodal curve with maxima in the UV and green spectral ranges (370,1 nm and 526,3 nm).

To observe the physical attraction to certain wavelengths, I have conducted two phototaxis experiments. In the first set of experimental trials, I have studied the responses of *L. ingenua* individuals to various wavelengths with various light intensities. In the second set of behavioural experiments, specific wavelength ranges were compared with each other simultaneously in a multi-choice arena at a fixed light intensity. According to our data, I suggest, that the preference for certain wavelengths strongly depend on intensity, furthermore, that the innate behaviour phototaxis could also be mediated by the information transmitted by the ocelli.

Based on our results, I utmost suggest that with the further evaluation of these topics, the results may aid in the development of a light and/or volatile based trap.

IX. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Szeretném megköszönni konzulenseimnek dr. Geösel Andrásnak és dr. Fail Józsefnek a PhD tanulmányaim és disszertációm írása során nyújtott segítséget, valamint, hogy egyetemi éveim alatt segítettek a szakmai előrehaladásomat.

Hálával tartozom dr. Molnár Béla Péternek és dr. Egri Ádámnak a rendkívül sok segítségért, amit tőlük kaptam, hogy saját idejüket, munkájukat szorították néha háttérbe, hogy ez a dolgozat elkészülhessen. Továbbá szeretném megköszönni, hogy bepillantást nyerhettem a szakterületükbe, tanulhattam tőlük, hozzáállásukkal példát mutattak nekem, és ha bármi kérdésem volt, készségesen álltak a rendelkezésemre.

Köszönet illeti dr. Erdei Anna Laurát és Szelényi Magdolna Olíviát a kísérletekben való segítségnyújtásért, és hogy saját magukénak érezték a témámat, szakmai rálátásukkal és véleményeikkel jobbra tették dolgozatomat.

Minden barátomnak szeretném megköszönni, kifejezetten Bíró Barbarának, Fekete Katalinnak, Jávor Anitának, Kerek Máténak, Németh Dzszenifernek és Szabácsik Gábornak, hogy gondoltak rám, nem felejtettek el és átsegítettek életem egyik legnehezebb időszakán.

Szeretném megköszönni a BioFungi Kft.-nek, hogy rendelkezésre bocsájtották nekünk a termesztési és rovar alapanyagot, valamint, hogy helyszínt biztosítottak a kísérleteimnek.

Köszönetet mondok oktatóimnak, hogy átadták tudásukat, amellyel idáig eljuthattam, hogy megszerettették velem a növényvédelem és a kertészet szépségét.

Hálával tartozom családomnak, hogy már oly sok éve támogatnak az élet minden területén és hogy sok tehertől szabadítottak meg az életem során.

Végül mindenkinek szeretnék köszönetet mondani, akik valamilyen módon elősegítették ennek a dolgozatnak a megszületését, remélem viszonzni tudom mindezt a sok jót, amit kaptam tőletek.

MELLÉKLETEK

1. SZ. IRODALOMJEGYZÉK

1. Agee HR. (1971): Flicker fusion frequency of the compound eye of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) Ann Entomol Soc Am. 64:942–945.
2. Agelopoulos NG., Pickett JA. (1998): Headspace analysis in chemical ecology: effects of different sampling methods on ratios of volatile compounds present in headspace samples. J Chem Ecol. 24: 1161–1172.
3. Aisala H., Sola J., Hopia A., Linderborg KM., Sandell M. (2019): Odor-contributing volatile compounds of wild edible Nordic mushrooms analyzed with HS–SPME–GC–MS and HS–SPME–GC–O/FID. Food Chem. 283, 566–578. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.01.053>
4. Al Abassi S., Birkett MA., Pettersson J., Pickett JA., Woodcock CM. (1998): Ladybird beetle odour identified and found to be responsible for attraction between adults. Cell Mol Life Sci. 54: 876–879.
5. Alberts SA., Kennedy MK., Carde RT. (1981): Pheromone-mediated anemotactic flight and mating behavior of the sciarid fly *Bradysia impatiens*. Environ Entomol. 10: 10–15.
6. Andersson MN., Larsson MC., Schlytern F. (2009): Specificity and redundancy in the olfactory system of the bark beetle *Ips typographus*: single-cell responses to ecologically relevant odors. J Insect Physiol. 55: 556–567
7. Andreadis SS., Cloonan KR., Myrick AJ., Chen H., Baker TC. (2015): Isolation of a Female-Emitted Sex Pheromone Component of the Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua*, Attractive to Males. J Chem Ecol. 41:1127–1136. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0650-2>. Epub 2015 Nov 19.
8. Antignus Y. (2000): Manipulation of wavelength-dependent behavior of insects: an IPM tool to impede insects and restrict epidemic of insect-borne viruses. Virus Res. 71:213–220.
9. Antignus Y., Lapidot M., Hadar D., Messika Y., Cohen S. (1998): Ultraviolet-absorbing screens serve as optical barriers to protect crops from virus and insect pests. J Econ Entomol. 91:1401–1405.
10. Arikawa K. (2003): Spectral organization of the eye of a butterfly, *Papilio*. A Sens Neural Behav Physiol. 189, pp. 791–800.
11. Arn H., Städler E., Rauscher S. (1975): The electroantennographic detector - a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones. Zeitschrift für Naturforschung. 30: 722–725.
12. Aronson AI., Beckman W., Dunn P. (1986): *Bacillus thuringiensis* and related insect pathogens. Microbiol Rev. 50(1): 1–24.
13. Aulakh JS., Malik AK., Kaur V., Schmitt-Kopplin P. (2005): A Review on Solid Phase Micro Extraction—High Performance Liquid Chromatography (SPME-HPLC) Analysis of Pesticides, Critical Rev Anal Chem. 35:1, 71–85. DOI: 10.1080/10408340590947952
14. Barro RJ., Ursua JF., Weng J. (2020): The Coronavirus and the Great Influenza Epidemic - Lessons from the "Spanish Flu" for the Coronavirus's Potential Effects on Mortality and Economic Activity. CESifo Working Paper Series 8166, CESifo.
15. Bateman MA. (1972): The ecology of fruit flies. Ann Rev Entomol. 17:493–518.
16. Bathon H., Schumann R. (1989): Vergleich verschiedener Methoden zur Zucht von Trauermücken (Diptera: Sciaridae). Mitt Dt Ges Allg Angew Ent Giessen [Gießen]. 7(1-3): 175–179.
17. Baum JA., Johnson BT., Carlton CB. (1999): *Bacillus thuringiensis*. Biopesticides: Use and Delivery. 5:189–209.
18. Beadle GW., Ephrussi B. (1936): Transplantation in *Drosophila*. Proc Natl Acad Sci U S A. 21(12):642–646. <https://doi.org/10.1073/pnas.21.12.642>
19. Becker N., Margalit J. (1993): Use of *Bacillus thuringiensis israelensis* against mosquitoes and black flies. In: Entwistle, P.F., Cory, J.S., Bailey, M.J. and Higgs S. (eds) *Bacillus thuringiensis*, An Environmental Biopesticide: Theory and Practice. John Wiley & Sons Inc., New York, USA, pp. 255–267.
20. Beling E. (1868): Der Heerwurm (Fortsetzung). Zool Garten. Frankfurt am Main, 9(10): 328–332.
21. Belusic G. (2011): ERG in *Drosophila*. In: Belusic G. (ed.) *Electroretinograms*. DOI: 10.5772/884. ISBN: 978-953-307-383-5. eBook (PDF) ISBN: 978-953-51-6445-6.
22. Ben-Yakir D., Antignus Y., Offir Y., Shahak Y. (2013): Optical manipulations: an advance approach for reducing sucking insect pests. Adv Technol Manag Insect Pests. 1:249–267.

23. Berry RP., Weislo WT., Warrant EJ. (2011): Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. *J Exp Biol.* 214, 1283–1293. <https://doi.org/10.1242/jeb.050427>
24. Binns ES. (1975) Mushroom mycelium and compost substrates in relation to the survival of the larva of the sciarid *Lycoriella auripila*. *Ann Appl Biol.* 80: 1–15. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1975.tb01595.x>
25. Binns ES. (1980): Field and laboratory observations on the substrates of the mushroom fungus gnat *Lycoriella auripila* (Diptera: Sciaridae). *Ann Appl Biol.* 96:143–152. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1980.tb02973.x>
26. Binns ES. (1981): Fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae/Sciaridae) and the role of mycophagy in soil: a review. *Ann Appl Biol.* 131(1): 29-42.
27. Birch MC. (1971): Intrinsic Limitations in the use of electroantennograms to bioassay male pheromones in Lepidoptera. *Nature.* 233: 57-58.
28. Blaschke U. (1986): Systematik und Biologie von *Lycoriella solani* WINNERTZ, *Bradysia amoena* WINNERTZ und *Bradysia paupera* TUOMIKOSKI (Diptera, Sciaridae). - Diplomarbeit, Freie Universität Berlin, Institut für Allgemeine Zoologie, AG Evolutionsbiologie. - Berlin, 1986: 1-98.
29. Boeckh, J. (1962): Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf der Antenne des Totengrabers (Necrophorus). *Z Vergleich Physiol.* 46, 212-48.
30. Bogner F., Boppre M., Ernst KD., Boeckh J. (1986): CO₂ sensitive receptors on labial palps of *Rhodogastria* moths (Lepidoptera: Arctiidae): Physiology, fine structure and central projection. *J Comp Physiol A.* 158:741-749.
31. Boland W., Ney P., Jaenicke L., Gassmann G. (1983): A "closed-loop-stripping" technique as a versatile tool for metabolic studies of volatiles. In: *Analysis of Volatiles: Methods. Applications. Proceedings, International Workshop Würzburg, Federal Republic of Germany, September 28-30., 1983.*
32. Böröczky K., Wada-Katsumata A., Batchelor D., Zhukovskaya M., Schal C. (2013): Insects groom their antennae to enhance olfactory acuity. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 110: 3615–3620.
33. Braun SE., Castrillo LA., Sanderson JP., Daughtrey ML., Wraight SP (2010): Transstadial transmission of *Pythium* in *Bradysia impatiens* and lack of adult vectoring capacity. *Phytopathol.* 100: 1307–1314.
34. Braun SE., Sanderson JP., Daughtrey ML., Wraight SP. (2012): Attraction and oviposition responses of the fungus gnat *Bradysia impatiens* to microbes and microbe-inoculated seedlings in laboratory bioassays. *Entomol Exp Appl.* 145(2): 89-101. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01315.x>
35. Briscoe AD. (2008): Reconstructing the ancestral butterfly eye: focus on the opsins. *J Exp Biol.* 211: 1805-1813.
36. Briscoe AD., Chittka L. (2001) The evolution of color vision in insects. *Annu Rev Entomol* 46:471–510. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
37. Bulla LA., Bechtel DB., Kramer KJ., Shethna YI., Aronson AI., Fitz-James PC. (1980): Ultrastructure, physiology and biochemistry of *Bacillus thuringiensis*. *Crit RevMicrobiol.* 8:147–204.
38. Bullock TH., Horridge GA. (1963): *The Structure and functions of the nervous system of invertebrates* (Freemann, San Francisco and London, 2 vols)
39. Buth, J. (2007): Influences and parameters in composting. *Mush Bus.* 25: 12-13.
40. Bybee SM., Yuan F., Ramstetter MD., Llorente-Bousquets J., Reed RD., Osorio D., Briscoe AD. (2012): UV photoreceptors and UV-yellow wing pigments in *Heliconius* butterflies allow a color signal to serve both mimicry and intraspecific communication. *Am Nat.* 179:38–51. <https://doi.org/10.1086/663192>
41. Cantelo WW. (1981): Advances in chemical control of the sciarid fly, *Lycoriella mali*. *Mush Sci. Proc 11th Internat Cong Sci and Cultivation of Edible Fungi, Sydney, Australia.* 11: 255–264.
42. Cantelo WW. (1988) Movement of *Lycoriella mali* (Diptera: Sciaridae) through mushroom-growing medium. *J Econ Entomol.* 81: 195–200. <https://doi.org/10.1093/jee/81.1.195>
43. Cantelo WW., Henderson D., Argauer RJ. (1982): Variation in sensitivity of mushroom strains to diazinon compost treatment. *J Econ Entomol.* 75:123–125.
44. Carlson JR. (1996): Olfaction in *Drosophila*: from odor to behavior. *Trends Genet.*12: 175-180
45. Casartelli C., Schreiber LR., Toledo LA., de Magalhaes LE., Basilio VL. (1971): Sex-pheromones in *Bradysia tritici*. *Experientia.* 27: 1096–1097.

46. Castilho RC., de Moraes GJ., Silva ES., Freier RAP., Da Eira FC. (2009): The predatory mite *Stratiolaelaps scimitus* as a control agent of the fungus gnat *Bradysia matogrossensis* in commercial production of the mushroom *Agaricus bisporus*. *Internat J Pest Manag.* 55:181–185.
47. Chang S.-T, Miles PG. (2004): Insect Diseases. In: *Mushrooms Cultivation, Nutritional Value, Medicinal Effect, and Environmental Impact* second edition. CRC Press, New York, USA, pp. 179–185.
48. Charles PM. (1971): Insect-Pest Management and Control (Principles of Plant and Animal Pest Control, Volume 3). National Academy of Sciences, Washington, USA, pp. 165–195.
49. Chauhan A., Goyal MK., Chauhan P. (2014): GC-MS technique and its analytical applications in science and technology. *J Anal Bioanal Tech.* 5(6): 222.
50. Chen PJ., Arikawa K., Yang E.-C. (2013): Diversity of the photoreceptors and spectral opponency in the compound eye of the golden birdwing: *Troides aeacus formosanus*. *PLoS One* 8(4): e62240. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062240>
51. Cheshire FR., Cheyne W. (1885): The pathogenic history and history under cultivation of a new bacillus (*B. alvei*), the cause of a disease of bee hives hitherto known as foul brood. *J R Microscop Soc.* 5:581–601.
52. Cheung P. (2008): Nutritional value and health benefits of mushrooms. *Mushrooms As Functional Foods.* 71–110. 10.1002/9780470367285.
53. Chittka L., Menzel R. (1992): The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J Comp Physiol A.* 171:171–181. <https://doi.org/10.1007/BF00188925>
54. Clever U. (1960): Der Einfluss der Sinneszellen auf die Borstenentwicklung bei *Galleria melonella* L., *Arch Entwicklungsmech Organ.* 152: 137–59.
55. Clift AD., Terras MA. (1992): Evaluation of two insect growth regulators for insect pest control in the Australian mushroom industry. *Plant Prot Quart.* 7:59–61.
56. Cloonan KR., Andreadis SS., Baker TC. (2016): Attraction of female fungus gnats, *Lycoriella ingenua*, to mushroom-growing substrates and the green mold *Trichoderma aggressivum*. *Entomol Exp Appl.* 159(3): 298–304. <https://doi.org/10.1111/eea.12439>
57. Cloonan KR., Andreadis SS., Chen H., Jenkins NE., Baker TC. (2016b) Attraction, Oviposition and Larval Survival of the Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua*, on Fungal Species Isolated from Adults, Larvae, and Mushroom Compost. *Plos One.* 11(12): e0167074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167074>
58. Cloyd RA. (2015): Ecology of Fungus Gnats (*Bradysia* spp.) in Greenhouse Production Systems Associated with Disease-Interactions and Alternative Management Strategies. *Insects.* 6(2): 325–332.
59. Cloyd RA., Dickinson A. (2006): Effect of *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* and neonicotinoid insecticides on the fungus gnat, *Bradysia* sp. nr. *coprophila* (Lintner) (Diptera: Sciaridae). *Pest Manag Sci.* 62(2): 171–177.
60. Cloyd RA., Dickinson A., Larson RA., Marley KA. (2007): Phototaxis of fungus gnat, *Bradysia* sp. nr. *coprophila* (Lintner) (Diptera: Sciaridae), adults to different light intensities. *HortScience.* 42, 1217–1220. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.42.5.1217>
61. Cloyd RA., Marley KA., Larson RA., Dickinson A., Arieli B. (2011): Repellency of naturally occurring volatile alcohols to fungus gnat *Bradysia* sp. nr. *coprophila* (Diptera: Sciaridae) adults under laboratory conditions. *J Econ Entomol.* 104(5): 1633–1639. <https://doi.org/10.1603/ec11066>
62. Combet E., Henderson J., Eastwood DC., Burton KS. (2009): Influence of sporophore development, damage, storage, and tissue specificity on the enzymic formation of volatiles in mushrooms (*Agaricus bisporus*). *J Agr Food Chem.* 57:3709–3717. <https://doi.org/10.1021/jf8036209>
63. Coombe PE. (1981): Wavelength specific behaviour of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *J Comp Physiol.* 144:83–90.
64. Coombe PE. (1982): Visual behaviour of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum*. *Physiol Entomol.* 7:243–251.
65. Cornwell PB. (1955): The Functions of the Ocelli of Calliphora (Diptera) and Locusta (Orthoptera). *J Exp Biol.* 32, 217–237.
66. Costa HS., Robb KL., Wilen CA. (2002): Field trials measuring the effects of ultraviolet-absorbing greenhouse plastic films on insect populations. *J Econ Entomol.* 95:113–120.

67. Costa R., Tedone L., De Grazia S., Dugo P., Mondello L. (2013): Multiple headspace-solid-phase microextraction: An application to quantification of mushroom volatiles. *Anal Chim Acta.* 770: 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2013.01.041>
68. Cowan T., Gries G. (2009): Ultraviolet and violet light: attractive orientation cues for the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. *Entomol Exp Appl.* 131:148–158.
69. Cronin TW., Bok MJ. (2016): Photoreception and vision in the ultraviolet. *J Exp Biol.* 219: 2790-2801.
70. Cronin TW., Johnsen S., Marshall NJ., Warrant EJ. (2014): *Visual Ecology*. Alison Kalett (ed.). Published by Princeton University Press, 41 William Street, Princeton, New Jersey 08540. ISBN: 978-0-691-15184-7.
71. Cury KM., Prud'homme B., Gompel N. (2019): A short guide to insect oviposition: when, where and how to lay an egg. *J Neurogenet.* 33(2): 75-89. <https://doi.org/10.1080/01677063.2019.1586898>.
72. Cuthill IC., Allen WL., Arbuckle K., Caspers B., Chaplin G., Hauber ME., Hill GE., Jablonski NG., Jiggins CD., Kelber A., Mappes J., Marshall J., Merrill R., Osorio D., Prum R., Roberts NW., Roulin A., Rowland HM., Sherratt TN., Skelhorn J., Speed MP., Stevens M., Stoddard MC., Stuart-Fox D., Talas L., Tibbetts E., Caro T. (2017): The biology of color. *Science.* 357:eaan0221. <https://doi.org/10.1126/science.aan0221>
73. Day MF. (1941): Pigment migration in the eyes of the moth, *Ephestia kuehniella* Zeller. *Biol Bull.* 80: 275–291.
74. De Hoffmann E., Stroobant V. (2000): *Mass Spectrometry: Principles and Applications*, 3rd Edition. John Wiley & Sons Ltd, The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex PO19 8SQ, England. ISBN: 978-0-470-03311-1.
75. de Ibarra NH., Vorobyev M., Menzel R. (2014): Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee. *J Comp Physiol A.* 200: 411-433.
76. Delrio G. (1987): Mass trapping experiments to control the olive fruit fly in Sardinia. In: *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium, Rome, Italy, 07-10 April 1987*, pp. 419-425.
77. DeVoe RD., de-Souza JM., Ventura DF. (1997): Electrophysiological measurements of spectral sensitivities: a review. *Braz J Med Biol Res.* 30: 169–177.
78. Dulmage HT. (1970): Insecticidal activity of HD-1, a new isolate of *Bacillus thuringiensis* var. *alesti*. *J Invertebr Pathol.* 15: 232–239.
79. Duque-Buitrago CA., Alzate-Quintero NF., Tupac Otero J. (2014): Nocturnal pollination by Fungus gnats of the colombian endemic species, *Pleurothallis marthae* (orchidaceae: Pleurothallidinae). *Lankesteriana* 13: 407–417. <https://doi.org/10.15517/lank.v13i3.14429>
80. Dyer AG., Boyd-Gerny S., McLoughlin S., Rosa MGP., Simonov V., Wong BBM. (2012): Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to Hymenopteran vision. *Proc Biol Sci.* 279: 3606–3615. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0827>
81. Egri Á., Farkas P., Bernáth B., Guerin PM., Fail, J. (2020): Spectral sensitivity of L2 biotype in the *Thrips tabaci* cryptic species complex. *J Insect Physiol.* 121, 103999. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.103999>
82. Egri Á., Kriska G. (2019): How does the water springtail optically locate suitable habitats? Spectral sensitivity of phototaxis and polarotaxis in *Podura aquatica*. *J Exp Biol.* 222, jeb199760. <https://doi.org/10.1242/jeb.199760>
83. Einthoven W., Jolly WA. (1908): The Form And Magnitude Of The Electrical Response Of The Eye To Stimulation By Light At Various Intensities. *Exp Physiol.* 1 doi: 10.1113/expphysiol.1908.sp000026.
84. Emura K., Tazawa S. (2004): The development of the eco-engineering insect control technology—physical control of insect behavior using artificial lights. *Eco-engineering* 16: 237–240. (in Japanese with English abstract)
85. Esker PD., Obrycki J., Nutter FW. (2004): Trap height and orientation of yellow sticky traps affect capture of *Chaetocnema pulicaria* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J Econ Entomol.* 97: 145–149.
86. Esslen J., Kaissling K-E. (1976): Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Zoomorphologie* 83: 227-251.
87. Fawzi TH., Kelly WC. (1982): Cavity spot of carrots caused by feeding of fungus gnat larvae. *J Am Soc Hort Sci.* 107: 1177–1181.
88. Feuda R., Marletaz F., Bentley MA., Holland PWH. (2016): Conservation, duplication, and divergence of five opsin genes in insect evolution. *Genome Biol Evol.* 8: 579-587.

89. Fidanza MA., Sanford DL., Beyer DM., Aurentz DJ. (2010): Analysis of Fresh Mushroom Compost, HortTechnology. 20(2): 449-453. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.20.2.449>
90. Flegg PB. (1961): The effects of adding soluble salts to the casing layer on the yield and size of cultivated mushrooms. J Hort Sci. 36: 145–148.
91. Fletcher JT., Gaze RH. (2008): Pests. In: Holleyman, C. (ed.): Mushroom Pest and Disease Control: A Color Handbook. Grafos S.A., Barcelona, Spain, pp. 140–166.
92. Fletcher JT., White PF., Gaze RH. (1989): Mushrooms: Pest and Disease Control, 2nd Edn. Andover, UK: Intercept Ltd.
93. Frank J., Dettner K. (2008): Sex pheromones in three *Bradysia* species (Dipt., Sciaridae): novel bioassays with female body extracts and fractions. J Appl Entomol. 132: 513-518. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01193.x>
94. Frentiu FD., Bernard GD., Sison-Mangus MP., Brower AVZ., Briscoe AD. (2007): Gene duplication is an evolutionary mechanism for expanding spectral diversity in the long-wavelength photopigments of butterflies. Mol Biol Evol. 24: 2016-2028.
95. Friedrich M. (2013): Biological clocks and visual systems in cave-adapted animals at the dawn of speleogenomics. Integr Comp Biol. 53: 50-67.
96. Frouz J., Nováková A. (2001): A new method for rearing the sciarid fly, *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae), in the laboratory: possible implications for the study of fly – fungal interactions. Pedobiologia 45: 329–340. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00090>
97. Futahashi R., Kawahara-Miki R., Kinoshita M., Yoshitake K., Yajima S., Arikawa K., Fukatsu T. (2015): Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. Proc Natl Acad Sci U S A. 112 (2015), pp. E1247-E1256
98. Gardiner RB., Jarvis WR., Shipp JL. (1990): Ingestion of *Pythium* spp. by larvae of fungus gnat *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae). Ann Appl Biol. 116: 205–212.
99. Geösel A. (2016): A termesztett csiperkegomba védelme. Növényvédelem. 52(9): 461–471.
100. Geösel A. (2020): Európa vezető gombatermesztője: Lengyelország. Agroforum - A Növénytermesztők És Növényvédők Havilapja 30 : 1 pp. 34-36. , 3 p
101. Geösel A. (2021): A magyar zöldségfogyasztás és termelés változásai az elmúlt években. Kertgazdaság 53(3): 30-36.
102. Gillespie DR., Menzies JG. (1993): Fungus gnats vector *Fusarium oxysporum* f. sp. *Radicis-lycopersici*. Ann Appl Biol. 123: 539–544.
103. Goldberg LJ., Margalit J. (1977): A bacterial spore demonstrating rapid larvicidal activity against *Anopheles sergentii*, *Uranotaenia unguiculata*, *Culex univittatus*, *Aedes aegypti*, and *Culex pipiens*. Mosq News. 37:355–358.
104. Goldsmith, TH., Ruck, PR., (1958): The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. J Gen Physiol. 41: 1171–1185.
105. Goodman LJ. (1965): The role of certain optomotor reactions in regulating stability in the rolling plane during flight in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. J Exp Biol. 43:385–407.
106. Gotch F. (1903): The time relations of the photo-electric changes in the eyeball of the frog. J Physiol. 29 doi: 10.1113/jphysiol.1903.sp000965.
107. Gotoh T., Nakamuta K., Tokoro M., Nakashima T. (1999): Copulatory behaviour and sex pheromones in the sciarid fly, *Lycoriella mali* (Fitch) (Diptera: Sciaridae). Jpn J Appl Entomol Z. 43: 181–184.
108. Gouge DH., Hague NGM. (1987): The susceptibility of different species of sciarid flies to entomopathogenic nematodes. Ann Helminthol. 69: 313–318.
109. Govardovskii VI., Fyhrquist N., Reuter T., Kuzmin DG., Donner K., (2000): In search of the visual pigment template. Vis Neurosci. 17: 509–528. <https://doi.org/10.1017/S0952523800174036>
110. Grant AJ., Wigton BE., Aghajanian JG., O'Connel RJ. (1995): Electrophysiological responses of receptor neurons in mosquito maxillary palp sensilla to carbon dioxide. J Comp Physiol A. 177: 389-396.
111. Grewal PS., Richardson PN. (1993): Effects of application rates of *Steinernema feltiae* (Nematoda: Steinernematidae) on biological control of the mushroom fly *Lycoriella auripila* (Diptera: Sciaridae). Biocon Sci Technol. 3: 29–40.

112. Grewal PS., Tomalak M., Keil CBO., Gaugler R. (1993): Evaluation of a genetically selected strain of *Steinernema feltiae* against the mushroom sciarid *Lycoriella mali*. *Ann Appl Biol.* 3: 695–702.
113. Grob RL., Barry EF. (eds.). (1977): *Modern practice of gas chromatography* (Vol. 2). New York: Wiley.
114. Grove JF., Blight MM. (1983): The oviposition attractant for the mushroom phorid *Megaselia halterata*: the identification of volatiles present in mushroom house air. *J Sci Food Agric.* 34: 181–185. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740340211>
115. Györfi J. (2008): A csiperkegomba (*Agaricus bisporus*) termesztése. In: Györfi, J. (szerk): *Gombabiológia, gombatermesztés*. Mezőgazda Kiadó, Budapest. p. 139–187.
116. Györfi J. (2010): Kórokozók és kártevők a csiperketermesztésben. In: Györfi J. (ed.): *Gombabiológia, gombatermesztés*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, Magyarország, pp. 211–221.
117. Haas H. (1955): Untersuchungen zur Segmentbildung an der Antenne von *Periplaneta americana* L. *Arch Enewicklungsmech Organ.* 147: 434–73.
118. Hallberg E., Hansson BS. (1999): Arthropod sensilla: morphology and phylogenetic considerations *Microsc Res Tech.* 47: 428–439
119. Hallberg E., Hansson BS., Löfstedt C. (2003): Sensilla and proprioceptors. In: N.P. Kristensen (Ed.) *Lepidoptera, Moths and Butterflies: Morphology, Physiology and Development*, vol. 2, Walter de Gruyter, Berlin, pp. 267–288.
120. Hang SQ., Yong SM., Hua HR. (1992): Study on using insect-parasitic nematode to control *Lycoriella solani* on mushrooms. *Edible Fungi.* 14: 42–43.
121. Hansson BS., Stensmyr MC. (2011): Evolution of insect olfaction. *Neuron.* 72(5):698–711. doi: 10.1016/j.neuron.2011.11.003. PMID: 22153368.
122. Hardie J. (1989): Spectral specificity for targeted flight in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *J Insect Physiol.* 35: 619–626.
123. Hardie RC., Raghu P. (2001): Visual transduction in *Drosophila*. *Nature.* 413: 186–193.
124. Harris S., Waindle M., (2002): *Insect Growth Regulators (IGRs)*. [Online]. Chase Research Gardens, Inc. Available: www.chaseresearchgardens.com/pdfs/igr.pdf. [14 April 2002].
125. Hawkes MF., Duffy E., Joag R., Skeats A., Radwan J., Wedell N., Sharma MD., Hosken DJ., Troschianko J. (2019): Sexual selection drives the evolution of male wing interference patterns. *Proc R Soc B* 286: 20182850. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2850>
126. Hech S., Shaer S. (1936): Intermittent Stimulation By Light: V. The Relation Between Intensity And Critical Frequency For Different Parts Of The Spectrum. *J Gen Physiol.* 19(6):965–77.
127. Heisenberg M. (1998): What do the mushroom bodies do for the insect brain? An introduction. *Learning & memory* (Cold Spring Harbor, N.Y.), 5(1-2), 1–10.
128. Henke K. (1953): Über Zelldifferenzierungen im Integument der Insekten und ihre Bedingungen. *J Embryol Expel Morphol.* 1: 21 7–26.
129. Heungens A. (1980): Toxicity of insecticides and nematicides to *Sciara* larvae (Diptera) in organic substrates. - *Med Fac Landbouww Rijksuniv Gent.* 45(3): 667–673.
130. Hirka A., Szabóky Cs., Szöcs L., Csóka Gy. (2011): 50 éves az Erdészeti Fénycsapda Hálózat. *Erdészeti Lapok.* 146: 378–380.
131. Holighaus G., Rohlf M. (2016): Fungal allelochemicals in insect pest management. *Appl Microbiol Biot.* 100: 5681–5689. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7573-x>
132. Honda K. (2011): Reactions to light in insects and practical applications. *J Soc Biomech.* 35: 233–236.
133. Hungerford HB. (1916): *Sciara* maggots injurious to potted plants. *J Econ Entomol.* 9: 538–549.
134. Imms AD. (1938): On the antennal museulature in insects and other Arthropods. *Quart J Microscop Sci.* 81: 273–320.
135. Imms AD. (1940): On the growth processes in the antennae of insects. *Quart J Microscop Sci.* 81: 585–93
136. Ishikura S. (1950): Subsequent fluorescent light trap. *J Agric Sci.* 5:15–19.
137. Jacobs GH. (2008): Primate color vision: a comparative perspective. *Vis Neurosci.* 25: 619–633. <https://doi.org/10.1017/S0952523808080760>

138. Jakovlev J. (2011): Fungus gnats (Diptera: Sciaroidea) associated with dead wood and wood growing fungi: new rearing data from Finland and Russian Karelia and general analysis of known larval microhabitats in Europe. *Entomol Fennica*. 22: 157–189. <https://doi.org/10.33338/ef.4693>
139. Jalili V., Barkhordari A., Ghiasvand A. (2020): A comprehensive look at solid-phase microextraction technique: A review of reviews, *Microch J*. 152(2020) 104319. ISSN 0026-265X, <https://doi.org/10.1016/j.microc.2019.104319>.
140. Jander R. (1963): Insect orientation. *Annu Rev Entomol*. 8: 95–114.
141. Jess S., Bingham JFW. (2000): Biological control of sciarid and phorid pests of mushrooms with predatory mites from the genus *Hypoaspis* (Acari: Hypoaspidae) and the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae*. *B Entomol Res*. 94(2): 159–167.
142. Jess S., Kilpatrick M. (2000): An integrated approach to the control of *Lycoriella solani* (Diptera: Sciaridae) during production of the cultivated mushroom (*Agaricus bisporus*). *Pest Manag Sci*. 56(5): 477–485.
143. Jess S., Schweizer H. (2009): Biological control of *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae) in commercial mushroom (*Agaricus bisporus*) cultivation: a comparison between *Hypoaspis miles* and *Steinernema feltiae*. *Pest Manag Sci*. 65(11): 1195–1200.
144. Johansen NS., Vänninen I., Pinto DM., Nissinen AI., Shipp L. (2011): In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Ann Appl Biol*. 159: 1–27.
145. Kaissling KE. (1971): Insect olfaction. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Vol IV/I. Beidler LM (ed), Springer-Verlag, Berlin.
146. Kaissling KE., Thorson J. (1980): Insect olfactory sensilla: Structural, chemical and electrical aspects of the functional organization. In: Sattelle DB, Hall, LM, Hildebrand JG (eds.) *Receptors for Neurotransmitters, Hormones and Pheromones in Insects*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, New York.
147. Kalb DW., Millar RL. (1986): Dispersal of *Verticillium albo atrum* by the fungus gnat (*Bradysia impatiens*). *P Dis J*. 70: 752–753.
148. Kallenbach M., Veit D., Eilers EJ., Schuman MC. (2015): Application of silicone tubing for robust, simple, high-throughput, and time-resolved analysis of plant volatiles in field experiments. *Bioprotocol*, 5: e1391.
149. Katayama E., Fukuda T., Nozawa H. (1993): Light trap monitoring of the stink bugs attacking fruit trees and their ovarian development. *Bull Tochigi Agr Exp Stn*. 40: 59–74.
150. Katayama N., Abbott JK., Kjærandsen J., Takahashi Y., Svensson EI. (2014): Sexual selection on wing interference patterns in *Drosophila melanogaster*. *PNAS* 111: 15144–15148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407595111>
151. Kawanishi CY., Held GA. (1990): Viruses and bacteria as sources of insecticides. Safer insecticides, development and use. *Drug Chem Toxicol*. 7: 351–383.
152. Kawasaki M., Kinoshita M., Weckstrom M., Arikawa K. (2015): Difference in dynamic properties of photoreceptors in a butterfly, *Papilio xuthus*: possible segregation of motion and color processing. *J Comp Physiol A*, 201: 1115–1123.
153. Kecskeméti S, Fail J, Geösel A. (2018) Development of *Lycoriella ingenua* and *Bradysia impatiens* on different phases of *Agaricus composts*. *Rev Agri Ru Develop*. 7 (1-2): 55-60. ISSN 2063-4803.
154. Kecskeméti, S., Szelényi, MO., Erdei, AL., Fail J., Geösel A. Molnár BP. (2020): Fungal Volatiles as Olfactory Cues for Female Fungus Gnat, *Lycoriella ingenua* in the Avoidance of Mycelia Colonized Compost. *J Chem Ecol*. 46: 917–926. <https://doi.org/10.1007/s10886-020-01210-5>
155. Keil TA. (1999): Morphology and Development of the Peripheral Olfactory Organs. In: Hansson B.S. (eds) *Insect Olfaction*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07911-9_2
156. Keith DB., Myers P. (2002): History of gas chromatography. *T Anal Chem*. 21(9-10): 547–557, ISSN 0165-9936. [https://doi.org/10.1016/S0165-9936\(02\)00806-3](https://doi.org/10.1016/S0165-9936(02)00806-3).
157. Kelber A. (2016): Colour in the eye of the beholder: receptor sensitivities and neural circuits underlying colour opponency and colour perception. *Curr Opin Neurobiol*. 41: 106–112
158. Kelber A., Osorio D. (2010): From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proc R Soc B*. 277: 1617–1625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2118>
159. Kelber A., Vorobyev M., Osorio D. (2003): Animal colour vision — behavioural tests and physiological concepts. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 78: 81–118

- 160.Kielbasa R., Snetsinger R. (1981): The effect of mushroom mycelial growth on the reproduction of a mushroom infesting sciarid *Lycoriella mali*. M Entomol S. 31: 15–18.
- 161.Kim HH., Choo HY., Kaya HK., Lee DW., Lee SM., Jeon HY. (2004): *Steinernema carpocapsae* (Rhabdita: Steinernematidae) as a biological control agent against the fungus gnat *Bradysia agrestis* (Diptera: Sciaridae) in propagation houses. Biocont Sci Technol. 14: 171–183.
- 162.Kim HH., Kim DH., Jung YH., Yang CY., Kang TJ., Jeon SW., (2014): Attract effect of mushroom flies with different wavelength of light emitting diode (LED). J Mush Sci. 12: 375–378. <https://doi.org/10.14480/JM.2014.12.4.375>
- 163.Kim MG., Yang JY., Lee HS. (2013): Phototactic behavior: repellent effects of cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae), to light-emitting diodes. Appl Biol Chem. 56: 331–333.
- 164.Kimura Y. (1982): Control of aphid infestation by mulching with silver-colored polyethylene films. Plant Prot. 36: 469–473
- 165.Kinoshita M., Arikawa K. (2000): Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. J Exp Biol. 203: 3521–3530.
- 166.Koczor S., Szentkirályi F., Vuts J., Caulfield JC., Withall DM., Pickett JA., Birkett MA., Tóth M. (2018): Conspecific and heterogeneric lacewings respond to (Z)-4-tridecene identified from *Chrysopa formosa* (Neuroptera: Chrysopidae). J Chem Ecol. doi:10.1007/s10886-017-0920-2
- 167.Kono S., Yase J. (1996): Characteristic of physical control and using technology. Utilization of color sense of insects. Plant Prot. 50: 30–33.
- 168.Kostelc JG., Girard JE., Hendry LB. (1980): Isolation and identification of a sex attractant of a mushroom-infesting sciarid fly. J Chem Ecol. 6: 1–11.
- 169.Kreig A., Huger AM., Langenbrunch GA., Schnetter W. (1983): *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*: ein neuer, gegen über Larven von Coleopteren wirksamer Pathotyp. Z Ang Entomol. 96: 500–508.
- 170.Kugel M. (1977): The time course of the electroretinogram of compound eyes in insects and its dependence on special recording conditions. J Exp Biol. 71: 1–6.
- 171.Kühne S., Schrameyer K., Müller R., Menzel F. (1994): Räuberische Fliegen - Ein Bisher Wenig Beachteter Nützlingskomplex In Gewächshäusern. - Mitt Biol. Bundesanst. Land.-Forstwirtschaft. Berlin- Dahlem. - Berlin, 302: 3-75.
- 172.Lacher V. (1964): Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxid, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Dohne (*Apis mellifica* L.). Z Vergl Physiol. 148: 587-623.
- 173.Lall AB., Ovid Trouth C., (1989): The spectral sensitivity of the ocellar system in the cricket *Gryllus firmus* (Orthoptera: Gryllidae). J Insect Physiol. 35: 805–808. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(89\)90094-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(89)90094-2)
- 174.Land BR., Wytenbac RA., Johnson BR., (2001): Tools for physiology labs: an inexpensive high-performance amplifier and electrode for extracellular recording. J Neurosci Methods. 106: 47–55.
- 175.Land MF., Nilsson DE., (2012): Animal eyes. 2nd ed. ed, Oxford animal biology series. Oxford University Press, Oxford; New York.
- 176.Larter NK. , Sun JS., Carlson JR. (2016): Organization and function of *Drosophila* odorant binding proteins. eLife. 5, p. e20242
- 177.Lazzari CR., Reiseman CE., Insausti TC. (1998): The role of the ocelli in the phototactic behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. J Insect Physiol. 44: 1159–1162.
- 178.Lebhardt F., Desplan C. (2017): Retinal perception and ecological significance of color vision in insects. Cur Opin Insect Sci. 24: 75-83. ISSN 2214-5745,
- 179.Legarrea S., Karnieli A., Fereres A., Weintraub PG. (2010): Comparison of UV-absorbing nets in pepper crops: spectral properties, effects on plants and pest control. Photochem Photobiol. 86: 324–330.
- 180.Lewandowski M., Sznyk A., Bednarek A. (2004): Biology and morphometry of *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae). Biology Letters. 41: 41–50.
- 181.Li HJ., He XK., Zeng, AJ., Liu YJ., Jiang SR. (2008): Evidence of a female sex pheromone in *Bradysia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae). Can Entomol. 140(3): 324-326. doi:10.4039/n08-005
- 182.Li, HJ., He XK., Zeng AJ., Liu YJ., Jiang SR. (2007): *Bradysia odoriphaga* copulatory behavior and evidence of a female sex pheromone. J Agric Urban Entomol. 24: 27–34. <https://doi.org/10.3954/1523-5475-24.1.27>

- 183.Liu Y., Honda H., Kohno Y. (2002): Mating behavior and its regulatory factors in the black fungus gnat, *Bradysia paupera* (Diptera: Sciaridae). Jpn J Appl Entomol Z. 46: 23–30.
- 184.Ljungberg H., Anderson P., Hansson BS. (1993): Physiology and morphology of pheromone-specific sensilla on the antennae of male and female *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) J Insect Physiol. 39: 253–260.
- 185.Longden KD. (2016): Central brain circuitry for color-vision-modulated behaviors. Curr Biol. 26: R981–R988
- 186.López-Pazos SA., Arias ACR., Ospina SA., Cerón J. (2010): Activity of *Bacillus thuringiensis* hybrid protein against a lepidopteran and coleopteran pest. FEMS Microbiol L. 302(2): 93–98.
- 187.Lord NP., Plimpton RL., Sharkey CR., Suvorov A., Lelito JP., Willardson BM., Bybee SM. (2016): A cure for the blues: opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae). BMC Evol Biol. 16 (2016): 107.
- 188.Lunau K. (2014): Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. J Comp Physiol A. 200: 497–512. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0895-1>
- 189.Mainali BP., Lim UT. (2010): Circular yellow sticky trap with black background enhances attraction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). Appl Entomol Zool. 45: 207–213.
- 190.Matsumura M. (2001): The current status of occurrence and forecasting system of rice planthoppers in Japan. J Asia-Pacific Entomol. 4: 195–199.
- 191.Matteson N., Terry I., Ascoli-Christensen A., Gilbert C. (1991): Spectral efficiency of the western flowerthrips, *Frankliniella occidentalis*. Department of Entomology and Arizona Research Laboratories, Division of Neurobiology, University of Arizona, Tucson, AZ 85721, U.S.A. J Insect Physiol. 38(6): 453–459.
- 192.McIver SB. (1982): Sensilla of mosquitoes (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 19: 489–535.
- 193.McNair HM., Miller JM., Snow NH. (2019): Basic gas chromatography. John Wiley & Sons.
- 194.Mead FW.(1978): Darkwinged fungus gnats, *Bradysia* spp., in Florida greenhouses (Diptera: Sciaridae). — Entomol Circ. 186: 1–4.
- 195.Mead FW., Fasulo TR. (2001): Dark Winged Fungus Gnats, *Bradysia* spp. (Insecta: Diptera: Sciaridae). Entomology and Nematology Department Series of Florida University, UF/IFAS Extension, 14: 1–3.
- 196.Meers TL., Cloyd RA. (2005): Egg-laying preference of female fungus gnat *Bradysia* sp. nr. *coprophila* (Diptera: Sciaridae) on three different soilless substrates. J Econ Entomol 98(6): 1937–42. <https://doi.org/10.1093/jee/98.6.1937>
- 197.Meinertzhagen IA. (1976): The organization of perpendicular fibre pathways in the insect optic lobe Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 274: 555–594.
- 198.Melin AD., Kline DW., Hickey CM., Fedigan LM. (2013): Food search through the eyes of a monkey: a functional substitution approach for assessing the ecology of primate color vision. Vision Res. 86: 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.04.013>
- 199.Menzel F., Mohrig W. (2000): Revision der paläarktisch verbreiteten Sciariden. In: Stark A and Menzel F (eds): Revision der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae). [A Revision of the Palaearctic Black Fungus Gnats (Diptera: Sciaridae).]. Ampyx-Verlag, Halle, Germany, pp. 67–539.
- 200.Menzel F., Weber D. (1994): Faunistisch-ökologische Mitteilung 34: *Corynoptera ofenkaulis* (LENGERSDORF, 1925) (Dipt.: Sciaridae) - Neue Funde. - Pfälzer Heimat, Zeitschrift für Pfälzische Landeskunde 45(2): 53; Speyer.
- 201.Menzel R., Backhaus W. (1991): Colour vision in insects. In: Gouras P. (ed.) Vision and visual dysfunction. The perception of colour. MacMillan Press, London, pp 262–288..
- 202.Menzel R., Greggers U. (1985): Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees. J Comp Physiol A. 157: 311–321.
- 203.Meyer MR. Hübschmann HJ. (2016): Handbook of GC-MS: fundamentals and applications, 3rd ed.. Anal Bioanal Chem. 408: 1535–1536. <https://doi.org/10.1007/s00216-015-9282-1>
- 204.Meyer-Rochow VB. (1974): Fine structural changes in dark-light adaptation in relation to unit studies of an insect compound eyen with a crustacean-like rhabdom. J Insect Physiol. 20: 573–589.

205. Meyer-Rochow VB., Eguchi E., (1984): Thoughts on the possible function and origin of bioluminescence in the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Diptera: Keroplatidae), based on electrophysiological recordings of spectral responses from the eyes of male adults. *N Z Entomol.* 8: 111–119. <https://doi.org/10.1080/00779962.1984.9722483>
206. Mochizuki K., Kawakita A., (2018): Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora. *Ann Bot.* 121: 651–663.
207. Mohrig W., Heller K., Hippa H., Vilkamaa P., Menzel F. (2013): Revision of Black Fungus Gnats (Diptera: Sciaridae) of North America. *Stud Dipt.* 19: 141–286.
208. Mohrig W., Blasco-Zumeta J., (1995): The sciarid fauna (Diptera, Sciaridae) of a *Juniperus thurijera* L. forest of the Monegros region (Zaragoza, Spain) with description of ten new species. *Misc Zool.* 18: 99–116.
209. Molnár B., Kárpáti Zs., Szöcs G., Hall DR. (2009): Identification of female-produced sex pheromone of the honey locust gall midge, *Dasineura gleditchiae*. *J Chem Ecol.* 35: 706–714.
210. Molnár BP., Tóth Z., Fejes-Tóth A., Dekker T., Kárpáti Zs. (2015): Electrophysiologically-Active Maize Volatiles Attract Gravid Female European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis*. *J Chem Ecol.* 41(11): 997–1005. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0640-4>
211. Montell C. (1999): Visual transduction in *Drosophila*. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 15: 231–268.
212. Moran D., Softley R., Warrant EJ. (2015): The energetic cost of vision and the evolution of eyeless Mexican cavefish. *Sci Adv.* 1, p. e1500363
213. Morante J., Desplan C. (2008): The color-vision circuit in the medulla of *Drosophila*. *Curr Biol.* 18: 553–565
214. Morrissey L. (1995): Benefits of Phase III (spawn-run) compost to the mushroom grower. In: *Proceedings of 11th Irish National Mushroom Conference.* Ireland. p. 38–39.
215. Nagatuka H. (2000): Effects of reflective sheet for whiteflies and thrips. *Plant Prot.* 54: 359–362.
216. Neville AC. (1960): Aspects of flight mechanics in anisopterous dragonflies. *J Exp Biol.* 37: 631–656.
217. Nguyen THN., Borgemeister C., Max J., Poehling HM. (2009): Manipulation of ultraviolet light affects immigration behavior of *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera: Thripidae). *J Econ Entomol.* 102: 1559–1566.
218. Nickle WR., Cantelo WW. (1991): Control of a mushroom-infesting fly, *Lycoriella mali*, with *Steinernema feltiae*. *J Nematol.* 23: 145–147.
219. Nissinen A., Kristoffersen L., Anderbrant O. (2008): Physiological state of female and light intensity affect the host-plant selection of carrot psyllid, *Trioza apicalis* (Hemiptera: Triozidae). *Eur J Entomol.* 105: 227–232.
220. Niven JE., Anderson JC., Laughlin SB. (2007): Fly photoreceptors demonstrate energy-information trade-offs in neural coding. *PLoS Biol.* 5, p. e116
221. Niven JE., Laughlin SB. (2008): Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *J Exp Biol.* 211: 1792–1804.
222. Nomura K. (1967): Studies on orchard illumination against fruitpiercing moths. III. Inhibition of moths' flying to orchard by illumination. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 11: 21–28. (in Japanese with English summary)
223. Nomura K., Oya S., Watanabe I., Kawamura H. (1965): Studies on orchard illumination against fruit-piercing moths. I. Analysis of illumination effects, and influence of light elements on moths' activities. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 9: 179–186. (in Japanese with English summary)
224. Okada Y., Tomioka K., Chiba Y. (1991): Circadian phase-response curves for light in nymphal and adult crickets, *Gryllus bimaculatus*. *J Insect Physiol.* 37(8): 583–590.
225. Olson DL., Oetting RD., van Iersel MW. (2002): Effect of soilless potting media and water management on development of fungus gnats (Diptera: Sciaridae) and plant growth. *HortScience.* 37(6): 919–923. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.37.6.919>
226. Oosterbroek P. (2015): The European Families of the Diptera, Identification - Diagnosis – Biology. (2nd edition) KNNV Publishing, Zeist, Netherlands, <https://doi.org/10.1163/9789004278066>
227. Osorio D., Cuthill I. (2015): Camouflage and perceptual organization in the animal kingdom. In: Wagemans J (ed) *The Oxford handbook of perceptual organization.* Oxford library of psychology. Oxford University Press, Oxford, pp 843–862. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199686858.013.044>
228. Osorio D., Vorobyev M. (2008): A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Res.* 48: 2042–2051. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.06.018>

229. Peitsch D., Fietz A., Hertel H., Desouza J., Ventura DF., Menzel R. (1992): The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based color-vision. *J Comp Physiol A*. 170 (1992): 23-40.
230. Pobożny M. (1976): *Bradysia brunnipes* (MEIGEN, 1804) (Diptera: Sciaridae) und ihre Bedeutung für die Streuzersetzung. - *Acta Zool Acad Sei Hung.* - Budapest, 22(1-2): 139-143.
231. Porter ML., Blasic JR., Bok MJ., Cameron EG., Pringle T., Cronin TW., Robinson PR. (2012): Shedding new light on opsin evolution. *Proc R Soc Biol Sci Ser B*. 279: 3-14.
232. Post CT., Goldsmith TH. (1965): Pigment migration and light adaptation in the eye of the moth, *Galleria mellonella*. *Biol Bull*. 128: 473-487.
233. Prokopy RJ., Owens ED. (1983): Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annu Rev Entomol*. 28: 337-364.
234. Quintana M., Benedetto ML., Maldonado MM., Contin M. (2016): Electroretinography: A biopotential to assess the function/dysfunction of the retina. *J Phys: Conference Series*. 705. 012053. 10.1088/1742-6596/705/1/012053.
235. R Core Team, 2019. R: a language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna <http://www.R-project.org/>.
236. Raviv M., Antignus Y. (2004): UV radiation effects on pathogens and insect pests of greenhouse-grown crops. *Photochem Photobiol*. 79: 219-226.
237. Reisenman CE., Lazzari CR., Giurfa M. (1998): Circadian control of photonegative sensitivity in the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *J Comp Physiol A*. 183: 533-541.
238. Renn N. (1998): Routes of penetration of the Entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* attacking larval and adult houseflies (*Musca domestica*). *J Inverteb Pathol*. 72: 281-287.
239. Renn N., Barson G., Richardson PN. (1985): Preliminary laboratory tests with two species of entomophilic nematodes for control of *Musca domestica* in intensive animal units. *Ann Appl Biol*. 106: 229-233.
240. Richards A. (1951): The Integument of Arthropods: The Chemical Components and Their Properties, the Anatomy and Development, and the Permeability. University of Minnesota Press. Retrieved February 18, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/10.5749/j.ctttf4g>
241. Richardson PN. (1983): A new approach to mushroom pest control. *Proc 10th Internat Cong Plant Prot*, Vol. 3, pp. 1113-1114.
242. Richardson PN. (1987): Susceptibility of mushroom pests to the insect parasitic nematodes *Steinernema feltiae* and *Heterorhabditis heliothidis*. *Ann Appl Biol*. 111: 433-438.
243. Roelofs WL. (1984): Electroantennogram Assays: Rapid and Convenient Screening Procedures for Pheromones. In: *Techniques in Pheromone Research* (eds: Hummel H.E, Miller T.A.). Springer Verlag pp. 131-160.
244. Roysev DJ., Baars JJP., Tan Qi (2017): Current Overview of Mushroom Production in the World. *Ed Med Mush Tech Appl*. 10.1002/9781119149446.ch2.
245. Saunders D. (2012): Insect photoperiodism: seeing the light. *Physiol Entomol*. 37: 207-218.
246. Sáringer Gy. (1983a): A fotoperiódus szkotofázisában adott megvilágítás mint lehetséges ökológiai védekezési módszer a repcedarázs (*Athalia rosae* L.) ellen. (Lichtbehandlung in der Scotophase der Photoperiode, als eine ökologische Bekämpfung des *Athalia rosae* L.). *Növényvédelem*, 19: 294- 298.
247. Sáringer Gy. (1983b): Illumination for half an hour at a time in autumn in the scotophase of the photoperiod, as a possible ecological method of controlling the turnip sawfly *Athalia rosae* L. (Hym., Tenthredinidae). *Z. angew. Entomol*. 96: 287- 291.
248. Scheepmaker JWA., Geels FP., Smits PH., van Griensven LJLD. (1997): Location of immature stages of the mushroom insect pest *Megaselia halterata* in mushroom growing medium. *Entomol Exp et Appl* 83: 323-327.
249. Scheepmaker JWA., Geels FP., van Griensven LJLD., Smits PH. (1995): Control of the mushroom sciarid (*Lycoriella auripila*) and the mushroom phorid (*Megaselia halterata*) by entomopathogenic nematodes. *Mushroom Sci*. 14: 491-498.
250. Schneider D. (1957): Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. *Z Vergl Physiol* 40: 8-41.
251. Schneider D. (1963): Electrophysiological investigation of insect olfaction. In: *Olfaction and Taste*, I. Zotterman Y (ed), Pergamon Press, Oxford.

252. Schneider D. (1964): Insect Antennae. *Ann Rev Entomol.* 9(1): 103-122.
253. Schulz S., Fuhlendorff J., Steidle JLM., Collatz J., Franz J-T. (2004): Identification and biosynthesis of an aggregation pheromone of the storage mite *Chortoglyphus arcuatus*. *Chem Bio Chem.* 5: 1500–1507.
254. Shamshad A. (2010): The development of integrated pest management for the control of mushroom Sciarid flies, *Lycoriella ingenua* (Dufour) and *Bradysia ocellaris* (Comstock), in cultivated mushrooms. *Pest Manag Sci.* 66(10): 1063–1074.
255. Shamshad A., Clift AD., Mansfield S. (2008): Toxicity of six commercially formulated insecticides against third instar larvae of mushroom sciarid, *Lycoriella ingenua*, Dufour (Diptera: Sciaridae) in NewSouth Wales, Australia. *Aust J Entomol.* 47: 256–260.
256. Shanahan GJ. (1948): BHC and mushroom pests; a promising means of control. *Ag Gazz N S Wales* 59: 184.
257. Sharkey CR., Fujimoto MS., Lord NP., Shin S., McKenna DD., Suvorov A., Martin GJ., Bybee SM. (2017): Overcoming the loss of blue sensitivity through opsin duplication in the largest animal group, beetles. *Sci Rep* 7, 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00061-7>
258. Shevtsova E., Hansson C., Janzen DH., Kjærandsen J. (2011): Stable structural color patterns displayed on transparent insect wings. *PNAS* 108: 668–673. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017393108>
259. Shimoda M., Kiguchi K. (1995): The sweet potato hornworm, *Agrius convolvuli*, as a new experimental insect: behavior of adult moths in a rearing cage. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 39: 321–328 (in Japanese with English abstract)
260. Shrestha M., Dyer AG., Garcia JE., Burd M. (2019): Floral colour structure in two Australian herbaceous communities: it depends on who is looking. *Ann Bot.* 124: 221–232. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz043>
261. Shrestha M., Lunau K., Dorin A., Schulze B., Bischoff M., Burd M., Dyer AG. (2016): Floral colours in a world without birds and bees: the plants of Macquarie Island. *Plant Biol.* 18: 842–850. <https://doi.org/10.1111/plb.12456>
262. Simmons AM., Kousik CS., Levi A. (2010): Combining reflective mulch and host plant resistance for sweet potato whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae) management in watermelon. *Crop Prot.* 29: 898–902.
263. Sinakevitch I., Douglass JK., Scholtz G., Loesel R., Strausfeld NJ. (2003): Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. *J Comp Neurol.* 467: 150-172.
264. Sinden JW., Hauser E. (1953): The nature of the composting process and its relation to short composting. *Mush Sci.* 2: 123-131.
265. Smith JE. (2000): An Integrated Pest and Disease Management System against Mushroom Sciarids. [Online]. Available: <http://www2.warwick.ac.uk/fac/sci/whri/research/mushroompests/ipmsciarids.pdf>. [15 October 2004].
266. Smith JE., Leadbeater AJ., Willey C., Collins S. (1994): Control of sciarid fly (*Lycoriella auripila*) with the entomopathogenic nematode, *Steinernema feltiae*, in commercial mushroom crops. *Proc 1994 Brit Crop Prot Conf on Pests and Diseases, BCPC, Alton, Hants, UK*, pp. 773–788.
267. Smith JG. (1976): Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts. *Ann Appl Biol* 83: 1–13.
268. Smith JJ. (2012): Unfortunately, my prediction of 34 years ago was correct. *Journal of Medical Ethics.* 38(5): 25.
269. Snodgrass, RE., (1962): The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. *Smithsonian Inst. Misc. Collections*, 77: 1-80.
270. Spaethe J., Briscoe AD. (2004): Early duplication and functional diversification of the opsin gene family in insects. *Mol Biol Evol*, 21: 1583-1594.
271. Stadler E., Hanson FE. (1975): Olfactory capabilities of the "gustatory" chemoreceptors of the tobacco hornworm larvae. *J comp Physiol.* 104: 97-102.
272. Stark WS., Walker KD., Eidel JM. (1985): Ultraviolet and blue light induced damage to the *Drosophila* retina: microspectrophotometry and electrophysiology. *Curr Eye Res.* 4: 1059–1075.
273. Steffan WA. (1983) Preparation of Slide Mounts of Sciaridae. *International J Entomol.* 25(2-3): 231-232.
274. Steinbrecht RA. (1996): Structure and function of insect olfactory sensilla. *Ciba Found. Symp*, pp. 158-174.

- 275.Steinbrecht RA., Schneider D. (1980): Pheromone communication in moths sensory physiology and behavior. In: Insect Biology in the Future. Locke M., Smith DS. (eds), Academic Press, New York.
- 276.Stepper J., Becker C., Schmidt K. (1983): Feinbau und Ontogenese der Porenpla Uen auf den Antennen von *Pimpla turionellae* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Zoomorphology. 102: 11-32.
- 277.Stowasser A., Mohr S., Buschbeck E., Vilinsky I. (2015): Electrophysiology Meets Ecology: Investigating How Vision is Tuned to the Life Style of an Animal using Electroretinography. J Undergrad Neurosci Edu: JUNE : a publication of FUN, Faculty for Undergraduate Neuroscience, 13(3), A234–A243.
- 278.Stukenberg N., Ahrens N., Poehling HM. (2018): Visual orientation of the black fungus gnat, *Bradysia difformis*, explored using LEDs. Entomol Exp Appl. 166: 113–123. <https://doi.org/10.1111/eea.12652>
- 279.Suvorov A., Jensen NO., Sharkey CR., Fujimoto MS., Bodily P., Wightman HM., Ogden TH., Clement MJ. Bybee SM. (2017): Opsins have evolved under the permanent heterozygote model: insights from phylotranscriptomics of Odonata. Mol Ecol. 26: 1306-1322.
- 280.Swhart SL. (1972): Variability and the nature of the insect electroretinogram. J Insect Physiol. 18(6): 1221-1240. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90154-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90154-0).
- 281.Syntech (2015): http://www.ockenfels-syntech.com/wp-content/uploads/EAGpract_man_fin Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: Syntech, GC-EAD, practical, introduction.
- 282.Szili I. (2008): Gombatermesztők könyve Mezőgazda Kiadó Kft. Budapest
- 283.Szőcs G., Tóth M. (2010): A nagyítólencsétől a bioszenzoros gázkromatográfiáig: a magyar feromonkutató három évtizede. Növényvédelem. 46: 645–653.
- 284.Szukács G., Geösel A. (2018): Button mushroom (*Agaricus bisporus*) casing soils quality's influence onto the yield. Horticulture. 50(3): 8-13.
- 285.Tabachnick BG., Fidell LS. (2006): Using Multivariate Statistics (5th Edition). Allyn & Bacon, Inc.A Viacom Company 160 Gould Street Needham Heights, MA, US.
- 286.Taylor GJ., Hall SA., Gren JA., Baird E. (2020): Exploring the visual world of fossilized and modern fungus gnat eyes (Diptera: Keroplatidae) with X-ray microtomography. J R Soc Interface. 17: 20190750. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2019.0750>
- 287.Tazawa S. (2009): Artificial lighting for agricultural applications. J Jpn Soc Agric Machin. 71: 19–25.
- 288.Tibbles LL., Chandler D., Mead A., Jervis M., Boddy L. (2005): Evaluation of the behavioural response of the flies *Megaselia halterata* and *Lycoriella castanescens* to different mushroom cultivation materials. Entomol Exp Appl. 116: 73–81. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00272.x>
- 289.Tierney SM., Cooper SJ., Saint KM., Bertozzi T., Hyde J., Humphreys WF., Austin AD. (2015): Opsin transcripts of predatory diving beetles: a comparison of surface and subterranean photic niches. R Soc Open Sci. 2, p. 140386
- 290.Tóth M., Furlan L., Yatsynin VG., Ujváry L., Szarukán I., Imrei Z., Tolasch T., Francke W., Jossi W. (2003): Identification of pheromones and optimization of bait composition for click beetle pests (Coleoptera: Elateridae) in Central and Western Europe. Pest Manag Sci, 59: 417–425.
- 291.USITC: United States International Trade Commission. (2010): Mushrooms Industry & Trade Summary. Office of Industries, Publication ITS-www.usitc.gov/publications/332/ITS_7.pdf (accessed December 10, 2016).
- 292.Vaishampayan SM., Kogan M., Waldbauer GP., Wooley JT. (1975): Spectral specific responses in the visual behaviour of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleurodidae). Entomol Exp Appl. 18:344–356
- 293.van der Pers JNC., Thomas G., Otter CJ. (1980): Interactions between plant odours and pheromone reception in small ermine moth Lepidoptera: (Yponomeutidae). Chemical Senses. 5: 367-371.
- 294.Vuts J., Koczor S. Imrei Z., Jósvai JK., Lohonyai Zs., Molnár BP., Kárpáti Zs., Szőcs G., és Tóth M. (2018): Módszerek a kémiai ökológiában. Növényvédelem, 79 (54): 89-109. ISSN 0133-0829
- 295.Vuts J., Tolasch T., Furlan L., Bálintné Csonka É., Felföldi T., Márialigeti K., Toshova T., Subchev M., Xavier A., Tóth M. (2012): *Agriotes proximus* and *A. lineatus* (Coleoptera: Elateridae): a comparative study on the pheromone composition and cytochrome c oxidase subunit I gene sequence. Chemoecology. 22: 23–28.
- 296.Wakchaure GC., Kamlesh GC., Meena K., Choudhary RL., Singh M., Yandigeri MS. (2013): An improved rapid composting procedure enhance the substrate quality and yield of *Agaricus bisporus*. A J Agr Res. 8(35): 4523-4536.

297. Walcott B. (1969): Movement of retinula cells in insect eyes on light adaptation. *Nature*. 223: 971–972.
298. Wardill TJ., List O., Li XF., Dongre S., McCulloch M., Ting CY., O’Kane CJ., Tang SM., Lee CH., Hardie RC. *et al.* (2012): Multiple spectral inputs improve motion discrimination in the *Drosophila* visual system. *Science*. 336: 925-931.
299. Ware GW., David MW. (2004): *An Introduction to Insecticides*. Published by MeisterPro Information Resources, A division of Meister Media Worldwide, Willoughby, Ohio
300. Warrant EJ. (1999): Seeing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Res.* 39(9):1611-30. doi: 10.1016/s0042-6989(98)00262-4. PMID: 10343855.
301. Wehrhahn, C. (1984): Ocellar vision and orientation in flies. *Proc R Soc Lond B*. 222: 409–411. <https://doi.org/10.1098/rspb.1984.0073>
302. Weiss MR. (1991): Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*. 354: 227–229. <https://doi.org/10.1038/354227a0>
303. Wernet MF., Perry MW., Desplan C. (2015): The evolutionary diversity of insect retinal mosaics: common design principles and emerging molecular logic. *Trends Genet.* 31: 316-328.
304. Wessel M. (1990): Trauermücken. Einfluß von Substraten auf Entwicklung und Eiablage. -Baumschulpraxis. -Aachen-Brand, 1990(2): 80-84.
305. White PF. (1979): Pot tests with methoprene and permethrin against the mushroom phorid (*Megaselia halterata*) and the mushroom sciarid (*Lycoriella auripila*). *Entomol Exp et Appl.* 26: 332–338.
306. White PF. (1983): Mushroom pests: phytotoxicity of diazinon to mushroom mycelium. Report of Glasshouse Crops Research Institute for 1981, pp. 98–99.
307. White PF. (1985) Pest and Pesticides. In: Flegg, P.B., Spencer, D.M. and Wood, D.A. (eds) *The Biology and Technology of the Cultivated Mushroom*. John Wiley & Sons, New York, USA, pp. 279–293.
308. White PF. (1986): Effect of bendiocarb and diflubenzuron on mushroom cropping. *Ann Appl Biol.* 108: 11–20.
309. White PF. (1997): The use of chemicals, antagonists, repellents and physical barriers for the control of *L. auripila* (Diptera: Sciaridae), a pest of the cultivated mushroom *Agaricus bisporus*. *Ann appl Biol.* 131(1): 029-042. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1997.tb05394.x>
310. White PF. (1999): Comparative effects of three insect growth regulator insecticides and a dipteran-active strain of *Bacillus thuringiensis* on cropping of the cultivated mushroom *Agaricus bisporus*. *Ann Appl Biol.* 134: 35–43.
311. Whitney KD., Arnott HJ. (1987): Calcium Oxalate Crystal Morphology and Development in *Agaricus bisporus*. *Mycologia.* 79(2): 180-187. <https://doi.org/10.2307/3807650>
312. Wilson M., (1978): The functional organisation of locust ocelli. *J Comp Physiol.* 124: 297–316. <https://doi.org/10.1007/BF00661380>
313. Wolf R., Wittig T., Liu L., Wustmann G., Eyding D., Heisenberg M. (1998): *Drosophila* mushroom bodies are dispensable for visual, tactile, and motor learning. *Learning & memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)*, 5(1-2), 166–178.
314. Wu C-M, Wang Z, (2000): Volatile Compounds in Fresh and Processed Shiitake Mushrooms (*Lentinus edodes* Sing.), *Food Science and Technology Research*, Volume 6, Issue 3, Pages 166-170, Released August 28, 2008, Online ISSN 1881-3984, Print ISSN 1344-6606, <https://doi.org/10.3136/fstr.6.166>, https://www.jstage.jst.go.jp/article/fstr/6/3/6_3_166/_article/-char/en
315. Wyatt IJ (1978): Principles of insecticides action on mushroom cropping: incorporation into casing. *Ann Appl Biol.* 88: 89–103.
316. Wyatt IJ. (1970): The control of paedogenetic cecid larvae in mushroom beds by the use of thionazin. *Ann Appl Biol.* 66: 497–504.
317. Wyatt IJ. (1977): Principles of insecticide action on mushroom cropping: incorporation into compost. *Ann Appl Biol.* 85: 375–388.
318. Xing Z, Guo Q, Feng Z, Guo L, Liu Y. (2003): Analysis on the volatile flavor compounds in *Agaricus blazei* by GC-MS. *Zhong Yao Cai.* 26(11):789-91. Chinese. PMID: 14989059.
319. Yamada M., Uchida T., KUrimitsu O., Kosaka S., Nishimura T., Arikawa K. (2006): Insect control lighting for reduced and insecticide-free agriculture. *Matsushita-Denko-Giho.* 54(1): 30–35 (in Japanese with English summary)

320. Yang EC., Lee DW., Wu WY. (2003): Action spectra of phototactic responses of the flea beetle, *Phyllotreta striolata*. *Physiol Entomol.* 28: 362–368.
321. Yang EC., Osorio D. (1991): Spectral sensitivities of photoreceptors and lamina monopolar cells in the dragonfly, *Hemicordulia tau*. *J Comp Physiol A.* 169: 663–669.
322. Yase J., Nagaoka O., Futai K., Izumida T., Kosaka S. (2004): Control of cabbage webworm, *Hellula undalis* Fabricius (Lepidoptera: Pyralidae) using yellow fluorescent lamps. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 46: 29–37 (in Japanese with English abstract)
323. Yase J., Yamanaka M., Fujii H., Kosaka S. (1997): Control of tobacco budworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner), beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner), common cutworm, *Spodoptera litura* (Fabricius), feeding on carnation, roses and chrysanthemum by overnight illumination with yellow fluorescent lamps. *Bull Natl Agric Res Cent West Reg.* 93: 10–14.
324. Yuan F., Bernard GD., Le J., Briscoe AD. (2010): Contrasting modes of evolution of the visual pigments in *Heliconius* butterflies. *Mol Biol Evol.* 27: 2392–2405.
325. Yuvaraj JK., Andersson MN., Steinbauer M., Farnier K., Anderbrant O. (2013): Specificity and sensitivity of plant odor-detecting olfactory sensory neurons in *Ctenarytaina eucalypti* (Sternorrhyncha: Psyllidae). *J Insect Physiol.* 59: 542–551
326. Zhang H., Pu D., Sun B., Ren F., Zhang Y., Chen H. (2018): Characterization and comparison of key aroma compounds in raw and dry porcini mushroom (*Boletus edulis*) by aroma extract dilution analysis, quantitation and aroma recombination experiments. *Food Chem.* 258: 260–268. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.03.056>
327. Zhao Z., McBride CS (2020): Evolution of olfactory circuits in insects. *J Comp Physiol A.* 206, 353–367 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00359-020-01399-6>

2. SZ. ÁBRAJEGYZÉK

1. ábra: Nőstény <i>Lycoriella ingenua</i> imágó (Fotó: Kecskeméti, 2016)	20
2. ábra: <i>Lycoriella ingenua</i> hím összetett szemei és csápjai (Fotó: Kecskeméti, 2016)	20
3. ábra: <i>Bradysia impatiens</i> potrohvégén található fogókészülék azaz hipopígiium (Fotó: Kecskeméti, 2017)	20
4. ábra: <i>Lycoriella ingenua</i> hipopígiuma (Fotó: Kecskeméti, 2019)	20
5. ábra: Gombaszúnyog lárvája; az áttetsző kültakaró láthatóvá teszi a belső szerveket (Fotó: Kecskeméti, 2017).....	21
6. ábra: Gombaszúnyoglárva szájszerve (Fotó: Kecskeméti, 2018)	21
7. ábra: Frissen bábozódott <i>Lycoriella ingenua</i> (Fotó: Kecskeméti, 2017)	21
8. ábra: Kikeléshez közeli gombaszúnyog bábok (<i>Lycoriella ingenua</i>) (Fotó: Kecskeméti, 2016).....	21
9. ábra: Bábrol készült fénymikroszkópos felvétel (Fotó: Kecskeméti, 2018)	21
10. ábra: Gombaszúnyog tojások (Fotó: Kecskeméti, 2016)	21
11. ábra: Gombaszúnyoglárva által károsított <i>Pleurotus ostreatus</i> termőtest (Fotó: Kecskeméti, 2018)	25
12. ábra: Gombaszúnyoglárva által károsított csiperketermőtest tönkje (Fotó: Kecskeméti, 2019)	25
13. ábra: Gombaszúnyog vektortevékenységének nyoma csiperkegombán. A termőtest felületén látható besüppedő, éles körvonallal határolt foltokat a <i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> patogén gomba okozta (Fotó: Geösel, 2018).....	26
14. ábra: Rovarok szaglőrendszerének a sematikus szerkezete (Zhao és McBride (2020)) OSNs : szaglő neuronok, amelyek a szenzillákban és más perifériás szervekben találhatóak (az azonos ligand-specifikus receptorral rendelkező OSN-ek ugyanabba a glomerulusba futnak össze. PNs : kivetítő neuronok, amelyek a glomerulusba futó OSNs jeleit továbbítják a magasabb agyi egységek felé. LNs : lokális inter neuronok, amelyek számos (ha nem az összes) glomerulust behálózzák. KCs : gombatestekben található Kenyon sejtek. LHON : az oldalirányú protocerebrumból (laterális kürt) kilépő neuronok, amelyek több PNs információját egyesítheti, amely végül viselkedési válaszként jelenik meg.	36
15. ábra: <i>Lycoriella ingenua</i> nőstény imágó csápjai. Jól láthatóak a csápot felépítő flagellomérák (Fotó: Kecskeméti, 2019).....	42
16. ábra: Szaglósőr vázlatos rajza. Minden receptorsejt egy feszültségforrás és egy ellenállás kombinációjának feleltethető meg (Syntech GC-EAD practical introduction).....	45
17. ábra: gc/FID-ead nagyműszer sematikus rajza (készítette: Molnár BP.)	48
18. ábra: Két alapvető szemtípus a rovaroknál: A): Appozíciós szem. B): Szuperpozíciós szem. Az összetett szemre érkező párhuzamos fénysugarak és azok útjaik szürke tónussal vannak jelölve. Minden szemtípusnál a fénysugarak által megcélzott fotoreceptor feketével van színezve. „ A ” jelzi az egy rhabdomhoz fókuszálódó fénynyaláb szélességét; „ f ” jelzi a gyújtótávolságot; „ cl ” jelöli a szaruhártyalencsét (facetta); „ cc ” a kristálytestet (crystalline cone) jelenti; „ p ” jelzi a szemben található pigmenthámsejteket; „ rh ” =rhabdom; „ cz ”= tiszta zóna (clear zone) (Warrant munkája alapján (1999))	52
19. ábra: II. fázisú csiperkekomposzt (Fotó: Kecskeméti, 2019).....	65
20. ábra: III. fázisú csiperkekomposzt. Jól látható a komposztot átszőtt csiperkemiciélium (Fotó: Kecskeméti, 2019).....	65
21. ábra: Takaróföld, amely fellép és síkláptőzeg keveréke (Fotó, Kecskeméti, 2019).....	66
22. ábra: A takaróföld felületét jól kolonizálta a csiperke micéliuma (Fotó: Kecskeméti, 2019)	66
23. ábra: Az illanyag gyűjtésre használt üveghengerek komposztmintákkal (Fotó: Kecskeméti, 2019)	67
24. ábra: Illanyaggyűjtéshez használt műszerek beállítása (Fotó: Kecskeméti, 2019).....	67
25. ábra: Az elektroantennográf készülék részei: A): EAD jelfeldolgozó-előerősítő egysége; B): felvételező kapilláris; C): referencia kapilláris; D): transfer-line kimeneti része; E): előszűrt párasított levegőt és az illanyagokat a csáphoz közvetítő üvegcső (Fotó: Kecskeméti, 2019).....	68
26. ábra: A Ringer oldattal töltött üvekapillárisra felpreparált nőstény <i>Lycoriella ingenua</i> fej és csápok (Fotó: Molnár, 2019).....	68
27. ábra: Viselkedési kísérletekben alkalmazott üveg arénák. A Petri-csésze tartalmazta a kísérleti állatokat, míg az üvegfalok a tesztelni kívánt mintapárt. (Fotó: Kecskeméti, 2018)	70
28. ábra: Elektroretinográfiás műszerkomplex (Fotó: Egri, 2019)	74
29. ábra: ERG vizsgálatokban alkalmazott <i>Lycoriella ingenua</i> preparátum összetett szemébe hegyezett elektródákat helyeztünk (Fotó: Egri, 2019)	74
30. ábra: A): Kísérleti elrendezés sematikus rajza. B): Fototaxis mérések kísérleti elrendezése (félprofil). C): Kísérleti elrendezés (oldalsó szemszög). D): Rovarok nélküli statikus háttér (a stimulushoz tartozó 10 kép mediánja). E-F): Gombaszúnyogok elrendeződése egy mérés elején, illetve végén. G-H): Az E-F ábrák a képfeldolgozás után. A fehér foltok a detektált rovarokat jelölik, a Δx pedig a súlypontjuk eltolódása az aréna felezőmerőlegeséhez képest. (Fotó: Egri, 2020).....	77
31. ábra: A szilikon cső meggátolta, a rovarok visszajutását a fogóedényből központi kamrába (Fotó: Egri, 2020)	78
32. ábra: A központi egységbe helyeztük a tesztelt állatokat, amelyek a fényforrással megegyező helyen lévő fiolák közül választhattak (Fotó: Egri, 2020).....	78
33. ábra: A külső (perifériális) egységbe hat darab matt üveglapot is helyeztünk, hogy azon minél homogénebb módon szűrődjön át a fény a rovarok számára (Fotó: Egri, 2020).....	79
34. ábra: A mérőállomás tetejébe (alsó nézet) helyeztük a ledszalagokat, amelyeket ismétlésekként újra randomizáltuk (Fotó: Egri, 2020).....	79
35. ábra: A kísérletben alkalmazott LED szalagok (Fotó: Kecskeméti, 2019)	79
36. ábra: A fotoorientációs mérőállomás egyes egységeiről készült sematikus ábra (A) és fotók. B): A külső egység fedele (alsó nézet), amelybe a LED szalagokat helyeztük. C): Központi egység. D): Külső és belső egység összeállítva. E): Üzemkész mérőállomás.	80

37. ábra: A fototaxis vizsgálatok kísérleti elrendezései: **A):** Általunk használt teljes spektrum. **B):** Közei ultraibolya sugárzás elhagyása. **C-D-E-F):** Spektrumok összehasonlítása Zöld megvilágítással.....82
38. ábra: A vizsgált termesztési alapanyagok (és a szintetikus keverék) illatprofilja (FID alapján) és az egyes komponensekre adott csápválasz (EAD kromatogram).....85
39. ábra: Az egyes kezelések csalogató hatása *Lycoriella ingenua* nőtényekre, két választásos statikus olfaktométerben (százalék $\pm$ SEM). Minden vízszintes oszlop a válaszoló rovarok arányát mutatja, míg a kördiagrammok a nem választó egyedek számát ($\pm$ SEM), valamint a válaszoló egyedekhez (fehér köröcikk) képesti arányát mutatja (fekete köröcikk). A csillagok a kezeléspárok közötti szignifikáns különbséget mutatja (Games-Howell; * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$); a kiskapitális betűk pedig a válaszolási ráta csoportokat mutatja a nem választó egyedek alapján (Tukey, $p < 0,05$).....87
40. ábra: *Lycoriella ingenua* elektroretinogramja. **A):** Egy nőtény összetett szemén mért tipikus receptorpotenciál időbeli lefutása. A szürke terület jelzi az 500 ms hosszúságú fénystimulust. **B):** 12 nőtény és 4 hím *L. ingenua* szempreparátumon mért átlagos relatív spektrális érzékenység; függőleges vonalak a mért adatok szórását (SD) jelzik nemenként. A piros folytonos görbe az illesztett, két A1-vitamin alapú látópigment elnyelési spektrumának az összegét ábrázolja, amelynek csúcsai az $\lambda_{\max,UV} = 370.1$ nm (szaggatott lila görbe), valamint $\lambda_{\max,G} = 526.3$ nm tartományban vannak.88
41. ábra: A *Lycoriella ingenua* fajjal végzett 1. viselkedési kísérlet eredményei. **(A-K):** A mért viselkedéses válaszok (súlyponteltolódás) és a rájuk illesztett szigmoid görbék a 11 hullámhossz esetében. A kék és piros pontok jelzik a súlypont eltolódás értékeit (Δx), amelyeket egy adott fénystimulus elején és végén mértünk. A szaggatott vonal jelzi a kritikus súlypont eltolódás nagyságát ($\Delta x_c = 17.0$ mm). A csillagok jelzik, hogy a rovarok fénystimulus végén mért Δx eloszlása (piros pontok egy adott intenzitásnál) szignifikánsan különbözik-e a fénystimulus elején mért kezdeti Δx eloszlástól (kék pontok ugyanannál a stimulusnál); $\alpha = 0.005$. A „B” részábrán látható kék és piros nyilak a 29. ábrán látható 29.E-F és 29.G-H részábrából származó adatpontokat jelölik. **L):** A fototaxis számított akcióspektruma (95%-os konfidencia intervallumokkal jelölve). A görbe egy illesztett, A1-vitamin alapú látópigment elnyelődési spektrumát mutatja ($\lambda_{\max} = 526.6$ nm).....89
42. ábra: A megvizsgált gombaszúnyogok választási gyakorisága az egyes kamrák között 1-es és 2-es típusú viselkedési kísérletekben. **A):** Az 1-es típusú viselkedési kísérlet eredményei (41.A) és szórásaik. A kiskapitális betűk a Tukey post hoc teszt alapján elváló csoportokat jelölik ($p < 0,05$). N_r jelöli az összesen 1000 egyedből válaszoló rovarok számát. **B):** az „A” részpanelnél közöltekkel megegyező módszer. Az 1-es és 2-es típusú kísérletek is 20-szor voltak megismételve.....91
43. ábra: A gombaszúnyogok eloszlása a négy stimuluspár összehasonlításánál a 3-as típusú kísérletek esetében. **A):** Az UV kontra Zöld stimuluspár eredményei szórással ábrázolva. A kiskapitális betűk a Games-Howell post hoc teszt alapján elváló csoportokat jelölik ($p < 0,05$). Az ábrán nem tüntettük fel a négy kontrol kamrában feljegyzett egyedek számát. N_r jelöli a választó gombaszúnyogok számát (az ismétlésekenkénti 500 egyedből). Összesen 10 ismétlést végeztünk stimuluspáronként. **B):** Megegyezik az „A”-val közöltekkel, Tukey post hoc tesztel. **C):** Megegyezik „B”-nél közöltekkel. **D):** Megegyezik „C”-nél közöltekkel.92

3. SZ. TÁBLÁZATJEGYZÉK

1. Táblázat: A választásos viselkedési vizsgálatok paraméterei.....71
2. Táblázat: Illékony komponensek a III. komposztfázis (ph III), II. komposztfázis (ph II), átszövetett takaró föld (casmyc) és takaró föld (cas) mintákban.....84

4.SZ. STATISZTIKAI TÁBLÁZATOK

OLFAKTOMETRIÁS KÍSÉRLETEK STATISZTIKAI TÁBLÁZATAI:

Kezelések ferdeség és csúcsosság értékei (Normalitásvizsgálathoz):

(Blank=üres fiola, C_myc=átszövetett takaróföld, cas=takaróföld, 3ol=1-octen-3ol, oct=3-octanone, hept=1-hepten-3-ol, ph2=2. fázisú csiperke komposzt, ph3=3. fázisú csiperke komposzt, dw=desztillált víz, mimicbland=szintetikus keverék)

Descriptives																	
TRIALNAME		Statistic	Std. Error	TRIALNAME		Statistic	Std. Error	TRIALNAME		Statistic	Std. Error	TRIALNAME		Statistic	Std. Error	TRIALNAME	
Blank1_vs_Blank2	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_hept	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph3_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	Blank1_vs_Blank2	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_hept	Residual for NBR_INSE CTS
		95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2348			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3121			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2177			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2177		
		Upper Bound	,2348			Upper Bound	,3121			Upper Bound	,2177			Upper Bound	,2177		
		5% Trimmed Mean	-,0444			5% Trimmed Mean	-,0197			5% Trimmed Mean	-,0096			5% Trimmed Mean	-,0096		
		Median	-,0800			Median	,2600			Median	,0400			Median	,0400		
		Variance	2,118			Variance	3,741			Variance	1,820			Variance	1,820		
		Std. Deviation	1,45528			Std. Deviation	1,93415			Std. Deviation	1,34917			Std. Deviation	1,34917		
		Minimum	-3,82			Minimum	-4,62			Minimum	-4,14			Minimum	-4,14		
		Maximum	3,90			Maximum	4,40			Maximum	4,04			Maximum	4,04		
		Range	7,72			Range	9,02			Range	8,18			Range	8,18		
		Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,99			Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,00		
		Skewness	,360	,198		Skewness	,150	,198		Skewness	,208	,198		Skewness	,178		
		Kurtosis	-,109	,394		Kurtosis	-,052	,394		Kurtosis	-,181	,394		Kurtosis	,181		
C_myc_Cas	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_mimicbland	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	C_myc_Cas	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_mimicbland	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	C_myc_Cas	Residual for NBR_INSE CTS
		95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3327			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2353			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2353			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2353		
		Upper Bound	,3327			Upper Bound	,2353			Upper Bound	,2353			Upper Bound	,2353		
		5% Trimmed Mean	-,0465			5% Trimmed Mean	-,0179			5% Trimmed Mean	-,0179			5% Trimmed Mean	-,0179		
		Median	-,3800			Median	-,2600			Median	-,2600			Median	-,2600		
		Variance	4,252			Variance	2,127			Variance	2,127			Variance	2,127		
		Std. Deviation	2,06206			Std. Deviation	1,45842			Std. Deviation	1,45842			Std. Deviation	1,45842		
		Minimum	-4,12			Minimum	-3,86			Minimum	-3,86			Minimum	-3,86		
		Maximum	4,88			Maximum	3,74			Maximum	3,74			Maximum	3,74		
		Range	9,00			Range	7,60			Range	7,60			Range	7,60		
		Interquartile Range	2,91			Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,00		
		Skewness	,332	,198		Skewness	,208	,198		Skewness	,208	,198		Skewness	,208	,198	
		Kurtosis	-,447	,394		Kurtosis	-,526	,394		Kurtosis	-,526	,394		Kurtosis	-,526	,394	
cas_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_octen	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	cas_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_octen	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	cas_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS
		95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2563			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2229			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2229			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2229		
		Upper Bound	,2563			Upper Bound	,2229			Upper Bound	,2229			Upper Bound	,2229		
		5% Trimmed Mean	-,0004			5% Trimmed Mean	-,0216			5% Trimmed Mean	-,0216			5% Trimmed Mean	-,0216		
		Median	-,1400			Median	-,1200			Median	-,1200			Median	-,1200		
		Variance	2,524			Variance	1,909			Variance	1,909			Variance	1,909		
		Std. Deviation	1,58863			Std. Deviation	1,38176			Std. Deviation	1,38176			Std. Deviation	1,38176		
		Minimum	-4,50			Minimum	-3,24			Minimum	-3,24			Minimum	-3,24		
		Maximum	4,64			Maximum	4,76			Maximum	4,76			Maximum	4,76		
		Range	9,14			Range	8,00			Range	8,00			Range	8,00		
		Interquartile Range	1,36			Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,00			Interquartile Range	2,00		
		Skewness	,039	,198		Skewness	,270	,198		Skewness	,270	,198		Skewness	,270	,198	
		Kurtosis	,479	,394		Kurtosis	,007	,394		Kurtosis	,007	,394		Kurtosis	,007	,394	
ph2_vs_3ol	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_ph3	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_3ol	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_ph3	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_3ol	Residual for NBR_INSE CTS
		95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2400			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3062			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3062			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3062		
		Upper Bound	,2400			Upper Bound	,3062			Upper Bound	,3062			Upper Bound	,3062		
		5% Trimmed Mean	-,0053			5% Trimmed Mean	-,0473			5% Trimmed Mean	-,0473			5% Trimmed Mean	-,0473		
		Median	-,2000			Median	-,3000			Median	-,3000			Median	-,3000		
		Variance	2,212			Variance	3,601			Variance	3,601			Variance	3,601		
		Std. Deviation	1,48740			Std. Deviation	1,89772			Std. Deviation	1,89772			Std. Deviation	1,89772		
		Minimum	-4,20			Minimum	-5,38			Minimum	-5,38			Minimum	-5,38		
		Maximum	3,80			Maximum	4,70			Maximum	4,70			Maximum	4,70		
		Range	8,00			Range	10,08			Range	10,08			Range	10,08		
		Interquartile Range	2,14			Interquartile Range	2,76			Interquartile Range	2,76			Interquartile Range	2,76		
		Skewness	-,001	,198		Skewness	,247	,198		Skewness	,247	,198		Skewness	,247	,198	
		Kurtosis	-,273	,394		Kurtosis	-,185	,394		Kurtosis	-,185	,394		Kurtosis	-,185	,394	
ph2_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph3_vs_dw	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph3_vs_dw	Residual for NBR_INSE CTS	Mean	,0000	ph2_vs_blank	Residual for NBR_INSE CTS
		95% Lower Confidence Interval for Mean	-,2257			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3117			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3117			95% Lower Confidence Interval for Mean	-,3117		
		Upper Bound	,2257			Upper Bound	,3117			Upper Bound	,3117			Upper Bound	,3117		
		5% Trimmed Mean	-,0019			5% Trimmed Mean	-,0059			5% Trimmed Mean	-,0059			5% Trimmed Mean	-,0059		
		Median	-,1400			Median	-,0400			Median	-,0400			Median	-,0400		
		Variance	1,957			Variance	3,733			Variance	3,733			Variance	3,733		
		Std. Deviation	1,39699			Std. Deviation	1,93214			Std. Deviation	1,93214			Std. Deviation	1,93214		
		Minimum	-3,92			Minimum	-4,56			Minimum	-4,56			Minimum	-4,56		
		Maximum	3,96			Maximum	4,44			Maximum	4,44			Maximum	4,44		
		Range	7,88			Range	9,00			Range	9,00			Range	9,00		
		Interquartile Range	1,00			Interquartile Range	3,04			Interquartile Range	3,04			Interquartile Range	3,04		
		Skewness	-,012	,198		Skewness	-,027	,198		Skewness	-,027	,198		Skewness	-,027	,198	
		Kurtosis	1,056	,394		Kurtosis	-,918	,394		Kurtosis	-,918	,394		Kurtosis	-,918	,394	

Olfaktometriás kísérletek ANOVA táblázata:

(Blank=üres fiola, C_myc=átszövetett takarófeld, cas=takarófeld, 3ol=1-octen-3ol, oct=3-octanone, hept=1-hepten-3-ol, ph2=2. fázisú csiperke komposzt, ph3=3. fázisú csiperke komposzt, dw=desztillált víz, mimicbland=szintetikus keverék)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: NBR_INSECTS														
TRIALNAME		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.	TRIALNAME		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.	
Blank1_vs_Blank	Corrected Model	463,773 ^a	2	231,887	108,022	,000	ph2_vs_hept	Corrected Model	213,240 ^j	2	106,620	28,118	,000	
	Intercept	1666,667	1	1666,667	776,398	,000		Intercept	1653,360	1	1653,360	436,031	,000	
	CHAMBER	463,773	2	231,887	108,022	,000		CHAMBER	213,240	2	106,620	28,118	,000	
	Error	315,560	147	2,147				Error	557,400	147	3,792			
	Total	2446,000	150					Total	2424,000	150				
	Corrected Total	779,333	149					Corrected Total	770,640	149				
C_myc_vs_Cas	Corrected Model	77,773 ^b	2	38,887	9,023	,000	ph2_vs_mimicla	Corrected Model	348,413 ^g	2	174,207	80,804	,000	
	Intercept	1666,667	1	1666,667	386,704	,000		Intercept	1666,667	1	1666,667	773,066	,000	
	CHAMBER	77,773	2	38,887	9,023	,000		CHAMBER	348,413	2	174,207	80,804	,000	
	Error	633,560	147	4,310				Error	316,920	147	2,156			
	Total	2378,000	150					Total	2332,000	150				
	Corrected Total	711,333	149					Corrected Total	665,333	149				
cas_vs_blank	Corrected Model	797,293 ^c	2	398,647	155,837	,000	ph2_vs_oct	Corrected Model	202,080 ^h	2	101,040	52,211	,000	
	Intercept	1666,667	1	1666,667	651,526	,000		Intercept	1693,440	1	1693,440	875,055	,000	
	CHAMBER	797,293	2	398,647	155,837	,000		CHAMBER	202,080	2	101,040	52,211	,000	
	Error	376,040	147	2,558				Error	284,480	147	1,935			
	Total	2840,000	150					Total	2180,000	150				
	Corrected Total	1173,333	149					Corrected Total	486,560	149				
ph2_vs_3ol	Corrected Model	299,693 ^d	2	149,847	66,823	,000	ph2_vs_ph3	Corrected Model	291,773 ⁱ	2	145,887	39,965	,000	
	Intercept	1666,667	1	1666,667	743,235	,000		Intercept	1747,627	1	1747,627	478,757	,000	
	CHAMBER	299,693	2	149,847	66,823	,000		CHAMBER	291,773	2	145,887	39,965	,000	
	Error	329,640	147	2,242				Error	536,600	147	3,650			
	Total	2296,000	150					Total	2576,000	150				
	Corrected Total	629,333	149					Corrected Total	828,373	149				
ph2_vs_blank	Corrected Model	869,213 ^e	2	434,607	219,077	,000	ph3_vs_dw	Corrected Model	123,093 ^k	2	61,547	16,265	,000	
	Intercept	1700,167	1	1700,167	857,021	,000		Intercept	1666,667	1	1666,667	440,457	,000	
	CHAMBER	869,213	2	434,607	219,077	,000		CHAMBER	123,093	2	61,547	16,265	,000	
	Error	291,620	147	1,984				Error	556,240	147	3,784			
	Total	2861,000	150					Total	2346,000	150				
	Corrected Total	1160,833	149					Corrected Total	679,333	149				
a. R Squared = ,595 (Adjusted R Squared = ,590)							Ph3_vs_blank	Corrected Model	433,773 ^k	2	216,887	117,552	,000	
b. R Squared = ,109 (Adjusted R Squared = ,097)								Intercept	1660,007	1	1660,007	899,716	,000	
c. R Squared = ,680 (Adjusted R Squared = ,675)								CHAMBER	433,773	2	216,887	117,552	,000	
d. R Squared = ,476 (Adjusted R Squared = ,469)								Error	271,220	147	1,845			
e. R Squared = ,749 (Adjusted R Squared = ,745)								Total	2365,000	150				
f. R Squared = ,277 (Adjusted R Squared = ,267)								Corrected Total	704,993	149				
g. R Squared = ,524 (Adjusted R Squared = ,517)														
h. R Squared = ,415 (Adjusted R Squared = ,407)														
i. R Squared = ,352 (Adjusted R Squared = ,343)														
j. R Squared = ,181 (Adjusted R Squared = ,170)														
k. R Squared = ,615 (Adjusted R Squared = ,610)														

Szóráshomogenitás vizsgálat:

(Blank=üres fiola, C_myc=átszövetett takaróföld, cas=takaróföld, 3ol=1-octen-3ol, oct=3-octanone, hept=1-hepten-3-ol, ph2=2. fázisú csiperke komposzt, ph3=3. fázisú csiperke komposzt, dw=desztillált víz, mimicbland=szintetikus keverék)

Levene's Test of Equality of Error Variances^a

Dependent Variable:	NBR_INSECTS			
TRIALNAME	F	df1	df2	Sig.
Blank1_vs_Blank	2,199	2	147	,115
C_myc_vs_Cas	2,662	2	147	,073
cas_vs_blank	40,324	2	147	,000
ph2_vs_3ol	1,514	2	147	,223
ph2_vs_blank	22,666	2	147	,000
ph2_vs_hept	1,023	2	147	,362
ph2_vs_mimicbla	7,580	2	147	,001
ph2_vs_oct	1,675	2	147	,191
ph2_vs_ph3	2,236	2	147	,111
ph3_vs_dw	5,468	2	147	,005
Ph3_vs_blank	1,206	2	147	,302

Tests the null hypothesis that the error variance of the dependent variable is equal across groups.

a. Design: Intercept + CHAMBER

Páronkénti Összehasonlítás Tukey HSD és Games-Howel post hoc teszt alapján:

(Blank=üres fiola, C_myc=átszövetett takarófeld, cas=takarófeld, 3ol=1-octen-3ol, oct=3-octanone, hept=1-hepten-3-ol, ph2=2. fázisú csiperke komposzt, ph3=3. fázisú csiperke komposzt, dw=desztillált víz, mimicbland=szintetikus keverék, null=nem választó egyedek)

Multiple Comparisons														
Dependent Variable: NBR_INSECTS														
TRIALNAME		Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval		TRIALNAME		Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval		
					Lower Bound	Upper Bound						Lower Bound	Upper Bound	
Blank1_vs_Blank	Tukey HSD	blank1 blank2	-.02	,293	,997	-,71	,67	ph2_vs_hept	ph2 ph2	-1,02	,389	,026	-1,94	-,10
		blank2 null	-3,74	,293	,000	-4,43	-3,05		ph2 hept	1,86	,389	,000	,94	2,78
		blank2 blank1	,02	,293	,997	-,67	,71		ph2 null	1,02	,389	,026	,10	1,94
		blank2 null	-3,72	,293	,000	-4,41	-3,03	ph2 hept	2,88	,389	,000	1,96	3,80	
		blank1 blank2	3,74	,293	,000	3,05	4,43	hept null	-1,86	,389	,000	-2,78	-,94	
		blank2 null	3,72	,293	,000	3,03	4,41	ph2 ph2	-2,88	,389	,000	-3,80	-1,96	
	Games-Howell	blank1 blank2	-.02	,270	,997	-,66	,62	Games-Howell	null ph2	-1,02	,412	,040	-2,00	-,04
		blank2 null	-3,74	,292	,000	-4,44	-3,04		hept hept	1,86	,357	,000	1,01	2,71
		blank2 blank1	,02	,270	,997	-,62	,66		ph2 null	1,02	,412	,040	,04	2,00
		blank2 null	-3,72	,316	,000	-4,47	-2,97	hept hept	2,88	,398	,000	1,93	3,83	
		blank1 blank2	3,74	,292	,000	3,04	4,44	hept null	-1,86	,357	,000	-2,71	-1,01	
		blank2 null	3,72	,316	,000	2,97	4,47	ph2 ph2	-2,88	,398	,000	-3,83	-1,93	
C_myc_vs_Cas	Tukey HSD	c_myc cas	-1,12	,415	,021	-2,10	-,14	ph2_vs_mimicbland	ph2 ph2	-1,02	,294	,002	-1,72	-,32
		c_myc null	1,12	,415	,021	,14	2,10		ph2 null	1,02	,294	,002	,32	1,72
		cas cas	-,62	,415	,297	-1,60	,36		mimicbland mimicbland	3,62	,294	,000	2,92	4,32
		cas null	1,74	,415	,000	,76	2,72	mimicbland ph2	-2,60	,294	,000	-3,30	-1,90	
		c_myc c_myc	,62	,415	,297	-,36	1,60	ph2 ph2	-3,62	,294	,000	-4,32	-2,92	
		null c_myc cas	-1,12	,387	,013	-2,04	-,20	Games-Howell null ph2	-1,02	,316	,005	-1,77	-,27	
	Games-Howell	cas cas	-1,74	,421	,000	-2,74	-,74	mimicbland mimicbland	2,60	,302	,000	1,88	3,32	
		c_myc null	1,12	,387	,013	,20	2,04	ph2 null	1,02	,316	,005	,27	1,77	
		cas cas	-,62	,436	,334	-1,66	,42	mimicbland mimicbland	3,62	,259	,000	3,00	4,24	
		cas null	1,74	,421	,000	,74	2,74	mimicbland null	-2,60	,302	,000	-3,32	-1,88	
		c_myc c_myc	,62	,436	,334	-,42	1,66	ph2 ph2	-3,62	,259	,000	-4,24	-3,00	
		cas_vs_blank	Tukey HSD	cas cas	-1,14	,320	,001	-1,90	-,38	ph2_vs_oct	ph2 ph2	-,12	,278	,903
blank blank	4,22			,320	,000	3,46	4,98	ph2 oct	2,40		,278	,000	1,74	3,06
cas null	1,14			,320	,001	,38	1,90	ph2 null	,12		,278	,903	-,54	,78
	blank blank		5,36	,320	,000	4,60	6,12	ph2 oct	2,52	,278	,000	1,86	3,18	
	cas null		-4,22	,320	,000	-4,98	-3,46	oct null	-2,40	,278	,000	-3,06	-1,74	
	cas cas		-5,36	,320	,000	-6,12	-4,60	ph2 ph2	-2,52	,278	,000	-3,18	-1,86	
Games-Howell	null cas		-1,14	,389	,012	-2,06	-,22	Games-Howell	null ph2	-,12	,292	,911	-,81	,57
	blank blank		4,22	,278	,000	3,55	4,89		oct oct	2,40	,257	,000	1,79	3,01
	cas null		1,14	,389	,012	,22	2,06		ph2 null	,12	,292	,911	-,57	,81
	blank blank		5,36	,280	,000	4,68	6,04	ph2 oct	2,52	,285	,000	1,84	3,20	
	cas null		-4,22	,278	,000	-4,89	-3,55	oct null	-2,40	,257	,000	-3,01	-1,79	
	cas cas		-5,36	,280	,000	-6,04	-4,68	ph2 ph2	-2,52	,285	,000	-3,20	-1,84	
ph2_vs_3ol	Tukey HSD	3ol 3ol	2,86	,299	,000	2,15	3,57	ph2_vs_ph3	ph2 ph2	-3,08	,382	,000	-3,98	-2,18
		ph2 ph2	-,26	,299	,661	-,97	,45		ph2 ph3	-,26	,382	,775	-1,16	,64
		3ol null	-2,86	,299	,000	-3,57	-2,15		ph2 null	3,08	,382	,000	2,18	3,98
		ph2 ph2	-3,12	,299	,000	-3,83	-2,41	ph2 ph3	2,82	,382	,000	1,92	3,72	
		3ol null	,26	,299	,661	-,45	,97	ph3 null	,26	,382	,775	-,64	1,16	
		3ol 3ol	3,12	,299	,000	2,41	3,83	ph2 ph2	-2,82	,382	,000	-3,72	-1,92	
	Games-Howell	null 3ol	2,86	,302	,000	2,14	3,58	Games-Howell	null ph2	-3,08	,373	,000	-3,97	-2,19
		ph2 ph2	-,26	,321	,698	-1,02	,50		ph3 ph3	-,26	,360	,751	-1,12	,60
		3ol null	-2,86	,302	,000	-3,58	-2,14		ph2 null	3,08	,373	,000	2,19	3,97
		ph2 ph2	-3,12	,274	,000	-3,77	-2,47	ph3 ph3	2,82	,412	,000	1,84	3,80	
		3ol null	,26	,321	,698	-,50	1,02	ph3 null	,26	,360	,751	-,60	1,12	
		3ol 3ol	3,12	,274	,000	2,47	3,77	ph2 ph2	-2,82	,412	,000	-3,80	-1,84	
ph2_vs_blank	Tukey HSD	blank blank	3,90	,282	,000	3,23	4,57	ph3_vs_dw	dw dw	1,52	,389	,000	,60	2,44
		ph2 ph2	-1,88	,282	,000	-2,55	-1,21		ph3 ph3	2,16	,389	,000	1,24	3,08
		blank null	-3,90	,282	,000	-4,57	-3,23		dw null	-1,52	,389	,000	-2,44	-,60
		ph2 ph2	-5,78	,282	,000	-6,45	-5,11	ph3 ph3	,64	,389	,230	-,28	1,56	
		blank null	1,88	,282	,000	1,21	2,55	ph3 null	-2,16	,389	,000	-3,08	-1,24	
		ph2 blank	5,78	,282	,000	5,11	6,45	dw dw	-,64	,389	,230	-1,56	,28	
	Games-Howell	null blank	3,90	,247	,000	3,30	4,50	Games-Howell	null dw	1,52	,424	,002	,51	2,53
		ph2 ph2	-1,88	,341	,000	-2,69	-1,07		ph3 ph3	2,16	,360	,000	1,30	3,02
		blank null	-3,90	,247	,000	-4,50	-3,30		dw null	-1,52	,424	,002	-2,53	-,51
		ph2 blank	-5,78	,246	,000	-6,37	-5,19	ph3 ph3	,64	,380	,217	-,27	1,55	
		ph2 null	1,88	,341	,000	1,07	2,69	ph3 null	-2,16	,360	,000	-3,02	-1,30	
		blank blank	5,78	,246	,000	5,19	6,37	dw dw	-,64	,380	,217	-1,55	,27	
Blank1_vs_Blank	Tukey HSD	blank1 blank	-,74	,272	,020	-1,38	-,10	ph3_vs_blank	ph3 ph3	-,74	,272	,020	-1,38	-,10
		blank blank	3,18	,272	,000	2,54	3,82		ph3 null	,74	,272	,020	,10	1,38
		ph3 null	,74	,272	,020	,10	1,38		blank blank	3,92	,272	,000	3,28	4,56
		blank blank	-3,18	,272	,000	-3,82	-2,54	ph3 null	-3,18	,272	,000	-3,82	-2,54	
		ph3 ph3	-3,92	,272	,000	-4,56	-3,28	ph3 ph3	-3,92	,272	,000	-4,56	-3,28	
		Games-Howell null ph3	-,74	,287	,030	-1,42	-,06	Games-Howell	null ph3	-,74	,287	,030	-1,42	-,06
	blank blank	3,18	,273	,000	2,53	3,83	blank blank		3,18	,273	,000	2,53	3,83	
	ph3 null	,74	,287	,030	,06	1,42	ph3 null		,74	,287	,030	,06	1,42	
		blank blank	3,92	,255	,000	3,31	4,53	blank blank	3,92	,255	,000	3,31	4,53	
		ph3 null	-3,18	,273	,000	-3,83	-2,53	ph3 null	-3,18	,273	,000	-3,83	-2,53	
		blank blank	5,78	,246	,000	5,19	6,37	ph3 ph3	-3,92	,255	,000	-4,53	-3,31	

Based on observed means.
*. The mean difference is significant at the .05 level.

Különböző termesztési alapanyagok hatása *L. ingenua* nőtények választására (Tukey HSD):

TRIALNAME=Blank1 vs. Blank2				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	2,08		
HSD ^{a,b}	50	2,10		
	50		5,82	
Sig.		,997	1,000	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. hept				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	3
Tukey	50	1,74		
HSD ^{a,b}	50		3,60	
	50			4,62
Sig.		1,000	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph3 vs. dw				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	2,40		
HSD ^{a,b}	50	3,04		
	50		4,56	
Sig.		,230	1,000	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=C_myc vs. Cas				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	2,38		
HSD ^{a,b}	50		3,50	
	50		4,12	
Sig.		1,000	,297	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. mimicbla				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	3
Tukey	50	1,26		
HSD ^{a,b}	50		3,86	
	50			4,88
Sig.		1,000	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=Ph3 vs. blank				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	3
Tukey	50	,96		
HSD ^{a,b}	50		4,14	
	50			4,88
Sig.		1,000	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=cas vs. blank				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	3
Tukey	50	,14		
HSD ^{a,b}	50		4,36	
	50			5,50
Sig.		1,000	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. oct				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	1,72		
HSD ^{a,b}	50		4,12	
	50		4,24	
Sig.		1,000	,903	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. blank				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	3
Tukey	50	,14		
HSD ^{a,b}	50		4,04	
	50			5,92
Sig.		1,000	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. 3ol				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	1,34		
HSD ^{a,b}	50		4,20	
	50		4,46	
Sig.		1,000	,661	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

TRIALNAME=ph2 vs. ph3				
CHAMBER	N	Subset		
		1	2	
Tukey	50	2,30		
HSD ^{a,b}	50	2,56		
	50		5,38	
Sig.		,775	1,000	

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

NEM VÁLASZTÓ EGYEDÉK STATISZTIKAI TÁBLÁZATAI:

Normalitásvizsgálat:

ANOVA táblázat:

(nonresp=nem választó egyedek)

Descriptives			
		Statistic	Std. Error
Residual for NONRESP	Mean	,0000	,07326
	95% Confidence Interval for Mean	-,1439	
	Lower Bound		
	Upper Bound	,1439	
	5% Trimmed Mean	-,0307	
	Median	-,1200	
	Variance	2,952	
	Std. Deviation	1,71819	
	Minimum	-4,56	
	Maximum	4,70	
	Range	9,26	
	Interquartile Range	2,26	
	Skewness	,230	,104
	Kurtosis	-,222	,208

Szóráshomogenitás vizsgálat:

Levene's Test of Equality of Error Variances ^a			
Dependent Variable: NONRESP			
F	df1	df2	Sig.
1,510	10	539	,132

Tests the null hypothesis that the error variance of the dependent variable is equal across

a. Design: Intercept + TRIAL

Tests of Between-Subjects Effects					
Dependent Variable: NONRESP					
Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	474,513 ^a	10	47,451	15,781	,000
Intercept	8553,747	1	8553,747	2844,670	,000
TRIAL	474,513	10	47,451	15,781	,000
Error	1620,740	539	3,007		
Total	10649,000	550			
Corrected Total	2095,253	549			

a. R Squared = ,226 (Adjusted R Squared = ,212)

Páronkénti Összehasonlítás (Tukey HSD):

(nonresp=nem választó egyedek, Blank=üres fiola, C_myc=átszövetett takaróföld,

cas=takaróföld, 3ol=1-octen-3ol,

oct=3-octanone, hept=1-hepten-3-ol, ph2=2. fázisú csiperke komposzt, ph3=3. fázisú csiperke

komposzt, dw=desztillált víz, mimicbland=szintetikus keverék)

Multiple Comparisons																	
Dependent 'NONRESP' Tukey HSD																	
(I) TRIAL	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval		(I) TRIAL	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval		(I) TRIAL	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval	
				Lower Bound	Upper Bound					Lower Bound	Upper Bound					Lower Bound	Upper Bound
Blank1_vs_C_myc_vs_Casing	3.44	.347	.000	2.32	4.56	ph2_vs_hept	-2.22	.347	.000	-3.34	-1.10	ph3_vs_blank	-1.68	.347	.000	-2.80	-.56
Blank2	1.46	.347	.001	.34	2.58	Blank1_vs_C_myc_vs_Casing	1.22	.347	.020	.10	2.34	C_myc_vs_Casing	1.76	.347	.000	.64	2.88
cas_vs_blank	1.62	.347	.000	.50	2.74	cas_vs_blank	-.76	.347	.512	-1.88	.36	cas_vs_blank	-.22	.347	1.000	-1.34	.90
ph2_vs_3ol	1.78	.347	.000	.66	2.90	ph2_vs_3ol	-.60	.347	.820	-1.72	.52	ph2_vs_3ol	-.06	.347	1.000	-1.18	1.06
ph2_vs_blank	2.22	.347	.000	1.10	3.34	ph2_vs_blank	-.44	.347	.974	-1.56	.68	ph2_vs_blank	.10	.347	1.000	-1.02	1.22
ph2_vs_hept	1.96	.347	.000	.84	3.08	ph2_vs_mi	-.26	.347	1.000	-1.38	.86	ph2_vs_hept	.54	.347	.899	-.58	1.66
ph2_vs_mi	1.70	.347	.000	.58	2.82	micbland	-.52	.347	.920	-1.64	.60	ph2_vs_mimicbland	.28	.347	.999	-.84	1.40
ph2_vs_oct	3.52	.347	.000	2.40	4.64	ph2_vs_oct	1.30	.347	.009	.18	2.42	ph2_vs_oct	.02	.347	1.000	-1.10	1.14
ph2_vs_ph3	1.26	.347	.014	.14	2.38	ph3_vs_blank	-.96	.347	.173	-2.08	.16	ph2_vs_ph3	1.84	.347	.000	.72	2.96
ph3_vs_blank	1.68	.347	.000	.56	2.80	Ph3_vs_E	-.54	.347	.899	-1.66	.58	ph3_vs_dw	-.42	.347	.981	-1.54	.70
Ph3_vs_E	1.68	.347	.000	.56	2.80	mpy											
C_myc_vs_Blank1_vs_Cas	-3.44	.347	.000	-4.56	-2.32	ph2_vs_micbland	-1.96	.347	.000	-3.08	-.84	Based on observed means. The error term is Mean Square(Error) = 3.007. The mean difference is significant at the .05 level.					
Blank2	-1.98	.347	.000	-3.10	-.86	Blank1_vs_C_myc_vs_Casing	1.48	.347	.001	.36	2.60						
cas_vs_blank	-1.82	.347	.000	-2.94	-.70	cas_vs_blank	-.50	.347	.937	-1.62	.62						
ph2_vs_3ol	-1.66	.347	.000	-2.78	-.54	ph2_vs_3ol	-.34	.347	.996	-1.46	.78						
ph2_vs_blank	-1.22	.347	.020	-2.34	-.10	ph2_vs_blank	-.18	.347	1.000	-1.30	.94						
ph2_vs_hept	-1.48	.347	.001	-2.60	-.36	ph2_vs_hept	.26	.347	1.000	-.86	1.38						
ph2_vs_mi	-1.74	.347	.000	-2.86	-.62	ph2_vs_oct	-.26	.347	1.000	-1.38	.86						
ph2_vs_oct	.08	.347	1.000	-1.04	1.20	ph2_vs_ph3	1.56	.347	.000	.44	2.68						
ph2_vs_ph3	-2.18	.347	.000	-3.30	-1.06	ph3_vs_blank	-.70	.347	.636	-1.82	.42						
ph3_vs_blank	-1.76	.347	.000	-2.88	-.64	Ph3_vs_E	-.28	.347	.999	-1.40	.84						
mpy						mpy											
cas_vs_bla	-1.46	.347	.001	-2.58	-.34	ph2_vs_oct	-1.70	.347	.000	-2.82	-.58						
Blank1_vs_Blank2	1.98	.347	.000	.86	3.10	Blank1_vs_Blank2	1.74	.347	.000	.62	2.86						
C_myc_vs_Casing	.16	.347	1.000	-.96	1.28	C_myc_vs_Casing	-.24	.347	1.000	-1.36	.88						
ph2_vs_3ol	.32	.347	.998	-.80	1.44	cas_vs_bla	-.08	.347	1.000	-1.20	1.04						
ph2_vs_blank	.76	.347	.512	-.36	1.88	ph2_vs_3ol	.08	.347	1.000	-1.04	1.20						
ph2_vs_hept	.50	.347	.937	-.62	1.62	ph2_vs_bla	.52	.347	.920	-.60	1.64						
ph2_vs_mi	.24	.347	1.000	-.88	1.36	nk	.26	.347	1.000	-.86	1.38						
micbland	2.06	.347	.000	.94	3.18	ph2_vs_hept	1.82	.347	.000	.70	2.94						
ph2_vs_oct	-.20	.347	1.000	-1.32	.92	ph2_vs_mi	-.44	.347	.974	-1.56	.68						
ph2_vs_ph3	.22	.347	1.000	-.90	1.34	micbland	-.02	.347	1.000	-1.14	1.10						
ph3_vs_bla						ph2_vs_ph3											
nk	-1.62	.347	.000	-2.74	-.50	ph3_vs_bla	-3.52	.347	.000	-4.64	-2.40						
Blank1_vs_Blank2	1.82	.347	.000	.70	2.94	ph3_vs_mi	-.08	.347	1.000	-1.20	1.04						
C_myc_vs_Casing	-.16	.347	1.000	-1.28	.96	Blank1_vs_Blank2	-2.06	.347	.000	-3.18	-.94						
cas_vs_bla	.16	.347	1.000	-.96	1.28	C_myc_vs_Casing	-1.90	.347	.000	-3.02	-.78						
ph2_vs_3ol	.60	.347	.820	-.52	1.72	cas_vs_bla	-1.74	.347	.000	-2.86	-.62						
ph2_vs_blank	.34	.347	.996	-.78	1.46	nk	-1.30	.347	.009	-2.42	-.18						
ph2_vs_hept	.08	.347	1.000	-1.04	1.20	ph2_vs_hept	-1.56	.347	.000	-2.68	-.44						
ph2_vs_mi	1.90	.347	.000	.78	3.02	ph2_vs_mi	-1.82	.347	.000	-2.94	-.70						
micbland	-.36	.347	.994	-1.48	.76	micbland	-2.26	.347	.000	-3.38	-1.14						
ph2_vs_oct	.06	.347	1.000	-1.06	1.18	ph2_vs_oct	-1.84	.347	.000	-2.96	-.72						
ph2_vs_ph3						ph3_vs_bla											
ph3_vs_bla	-1.78	.347	.000	-2.90	-.66	nk	-1.26	.347	.014	-2.38	-.14						
Blank1_vs_Blank2	1.66	.347	.000	.54	2.78	ph3_vs_dw	2.18	.347	.000	1.06	3.30						
C_myc_vs_Casing	-.32	.347	.998	-1.44	.80	Blank1_vs_Blank2	.20	.347	1.000	-.92	1.32						
cas_vs_bla	-.16	.347	1.000	-1.28	.96	C_myc_vs_Casing	.36	.347	.994	-.76	1.48						
ph2_vs_3ol	.44	.347	.974	-.68	1.56	cas_vs_bla	.52	.347	.920	-.60	1.64						
ph2_vs_hept	.18	.347	1.000	-.94	1.30	ph2_vs_3ol	.96	.347	.173	-.16	2.08						
ph2_vs_mi	-.08	.347	1.000	-1.20	1.04	nk	.70	.347	.636	-.42	1.82						
micbland	1.74	.347	.000	.62	2.86	ph2_vs_hept	.44	.347	.974	-.68	1.56						
ph2_vs_oct	-.52	.347	.920	-1.64	.60	ph2_vs_mi	2.26	.347	.000	1.14	3.38						
ph2_vs_ph3	-.10	.347	1.000	-1.22	1.02	micbland	.42	.347	.981	-.70	1.54						
ph3_vs_bla						ph2_vs_ph3											
nk						ph3_vs_dw											
Blank1_vs_Blank2						Blank1_vs_Blank2											
C_myc_vs_Casing						C_myc_vs_Casing											
cas_vs_bla						cas_vs_bla											
ph2_vs_3ol						ph2_vs_3ol											
ph2_vs_blank						ph2_vs_bla											
ph2_vs_hept						nk											
ph2_vs_mi						ph2_vs_hept											
micbland						ph2_vs_mi											
ph2_vs_oct						micbland											
ph2_vs_ph3						ph2_vs_oct											
ph3_vs_bla						ph3_vs_bla											
nk						nk											
Ph3_vs_E						Ph3_vs_E											
mpy						mpy											

Nem választó egyedek elváló csoportjai kezelések között (Tukey HSD):

NONRESP

Tukey HSD^{a,b}

TRIAL	N	Subset		
		1	2	3
ph2_vs_ph3	50	2,30		
C_myc_vs_Cas	50	2,38		
ph2_vs_hept	50		3,60	
ph2_vs_mimicbland	50		3,86	
ph2_vs_blank	50		4,04	
ph2_vs_oct	50		4,12	
Ph3_vs_dw	50		4,14	
ph2_vs_3ol	50		4,20	
cas_vs_blank	50		4,36	
ph3_vs_blank	50		4,56	
Blank1_vs_Blank2	50			5,82
Sig.		1,000	,173	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

Based on observed means.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 50,000.

b. Alpha = ,05.

VIZUÁLIS KÍSÉRLETEK STATISZTIKAI TÁBLÁZATAI:

ELEKTRORETINOGRÁFIÁS MÉRÉSEK:

Hím és nőtény egyedek spektrális érzékenysége közötti különbség:
Mann-Whitney U teszt eredményei:

Wavelength	p value	z value
346 nm:	p=0.145610	z=1.455214
376 nm:	p=0.544290	z=0.606339
402 nm:	p=0.544290	z=0.606339
421 nm:	p=0.114915	z=-1.576482
442 nm:	p=0.182222	z=-1.333946
467 nm:	p=0.052345	z=-1.940285
496 nm:	p=0.808365	z=-0.242536
516 nm:	p=0.114915	z=-1.576482
552 nm:	p=0.808365	z=0.242536
598 nm:	p=0.145610	z=-1.455214
623 nm:	p=0.466854	z=-0.727607
641 nm:	p=0.331975	z=-0.970143
660 nm:	p=0.395951	z=-0.848875
744 nm:	p=0.585269	z=-0.545705

VISELKEDÉSI VIZSGÁLATOK:

1. Viselkedési kísérlet: (Fototaxis vizsgálat: Változó intenzitású, különböző hullámhosszak hatásvizsgálata):

Mann-Whitney U teszt eredményei:

	Intensity	p value	z value
lambda: 368 nm	log(I) 2.875875	p 0.132264	z 1.505235
	log(I) 3.574845	p 0.103323	z 1.628953
	log(I) 4.557115	p 0.005375	z 2.783653
	log(I) 5.541705	p 0.496221	z 0.680449
	log(I) 5.687975	p 0.488744	z -0.692308
	log(I) 5.386945	p 0.426688	z 0.794872
	log(I) 6.562890	p 0.000574	z 3.443482
	log(I) 7.240671	p 0.000000	z 5.093054
	log(I) 7.369215	p 0.000029	z 4.179487
	log(I) 8.353805	p 0.000057	z 4.025641
	log(I) 8.500075	p 0.002700	z 3.000000
	log(I) 9.199045	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 9.374990	p 0.000046	z 4.076923
	log(I) 10.052771	p 0.000246	z 3.666667
	log(I) 10.181315	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 11.165905	p 0.000057	z 4.025641
	log(I) 12.187090	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 12.864871	p 0.000046	z 4.076923
	Intensity	p value	z value
lambda: 402 nm	log(I) 4.636704	p 0.066484	z -1.835149
	log(I) 5.636704	p 0.208465	z 1.257799
	log(I) 6.627924	p 0.000001	z 4.948717
	log(I) 6.914904	p 0.979544	z -0.025641
	log(I) 7.637116	p 0.000000	z 5.587926
	log(I) 7.914904	p 0.000087	z 3.923077
	log(I) 8.557934	p 0.000000	z 5.691024
	log(I) 8.906124	p 0.000443	z 3.512821
	log(I) 9.193104	p 0.003762	z 2.897436
	log(I) 9.915316	p 0.037809	z 2.076923
	log(I) 10.193104	p 0.001350	z 3.205128
	log(I) 10.836134	p 0.000015	z 4.333333
	log(I) 11.184324	p 0.001350	z 3.205128
	log(I) 12.193516	p 0.000246	z 3.666667
	log(I) 13.114334	p 0.004425	z 2.846154
	Intensity	p value	z value
lambda: 423 nm	log(I) 4.797716	p 0.445507	z -0.762927
	log(I) 5.797716	p 0.167120	z 1.381517
	log(I) 6.788936	p 0.000001	z 4.969336
	log(I) 6.996316	p 0.037809	z 2.076923
	log(I) 7.792947	p 0.000000	z 5.546687
	log(I) 7.996316	p 0.000015	z 4.333333
	log(I) 8.616856	p 0.000000	z 5.505447
	log(I) 8.987536	p 0.000649	z 3.410256
	log(I) 9.194916	p 0.000201	z 3.717949
	log(I) 9.991547	p 0.000443	z 3.512821
	log(I) 10.194916	p 0.000782	z 3.358974
	log(I) 10.815456	p 0.000300	z 3.615385
	log(I) 11.186136	p 0.003762	z 2.897436
	log(I) 12.190147	p 0.000019	z 4.282051
	log(I) 13.014056	p 0.002279	z 3.051282
	Intensity	p value	z value
lambda: 446 nm	log(I) 4.625414	p 0.386476	z 0.866025
	log(I) 5.470514	p 0.292982	z 1.051602
	log(I) 6.496704	p 0.002791	z 2.989850
	log(I) 6.970014	p 0.007096	z 2.692308
	log(I) 7.496704	p 0.000002	z 4.804379
	log(I) 7.815114	p 0.000941	z 3.307692
	log(I) 8.496704	p 0.000000	z 5.855981
	log(I) 8.841304	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 9.314614	p 0.000365	z 3.564103
	log(I) 9.841304	p 0.000108	z 3.871795
	log(I) 10.159714	p 0.000087	z 3.923077
	log(I) 10.841304	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 11.185904	p 0.000537	z 3.461538
	log(I) 12.185904	p 0.003762	z 2.897436
	log(I) 13.185904	p 0.000941	z 3.307692
	Intensity	p value	z value
lambda: 462 nm	log(I) 4.185857	p 0.137646	z 1.484615
	log(I) 5.115277	p 0.001297	z 3.216666
	log(I) 6.174197	p 0.020921	z 2.309401
	log(I) 6.716757	p 0.369486	z 0.897436
	log(I) 7.128440	p 0.000001	z 4.989956
	log(I) 7.646177	p 0.000201	z 3.717949
	log(I) 7.873167	p 0.000000	z 5.443588
	log(I) 8.705097	p 0.000133	z 3.820513
	log(I) 9.247657	p 0.000537	z 3.461538
	log(I) 9.659340	p 0.000246	z 3.666667
	log(I) 10.177077	p 0.000133	z 3.820513
	log(I) 10.404067	p 0.000201	z 3.717949
	log(I) 11.235997	p 0.000365	z 3.564103
	log(I) 12.190240	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 12.934967	p 0.000443	z 3.512821
	Intensity	p value	z value
lambda: 506 nm	log(I) 4.064327	p 0.496221	z 0.680449
	log(I) 5.085517	p 0.005727	z 2.763033
	log(I) 6.062787	p 0.000053	z 4.041452
	log(I) 6.613327	p 0.003191	z 2.948718
	log(I) 7.083977	p 0.000000	z 5.278631
	log(I) 7.634517	p 0.000071	z 3.974359
	log(I) 7.761761	p 0.000000	z 5.691024
	log(I) 8.611787	p 0.000046	z 4.076923
	log(I) 9.162327	p 0.001611	z 3.153846
	log(I) 9.632977	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 10.183517	p 0.001611	z 3.153846
	log(I) 10.310761	p 0.000300	z 3.615385
	log(I) 11.160787	p 0.001128	z 3.256410
	log(I) 12.181977	p 0.000941	z 3.307692
	log(I) 12.859761	p 0.008266	z 2.641026
	Intensity	p value	z value
lambda: 520 nm	log(I) 4.427749	p 0.852777	z 0.185577
	log(I) 5.302809	p 0.001297	z 3.216666
	log(I) 6.345239	p 0.000018	z 4.288888
	log(I) 6.866749	p 0.000649	z 3.410256
	log(I) 7.299479	p 0.000000	z 5.526067
	log(I) 7.741809	p 0.000365	z 3.564103
	log(I) 8.044205	p 0.000000	z 5.546687
	log(I) 8.784239	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 9.305749	p 0.000365	z 3.564103
	log(I) 9.738479	p 0.000057	z 4.025641
	log(I) 10.180809	p 0.000087	z 3.923077
	log(I) 10.483205	p 0.000023	z 4.230769
	log(I) 11.223239	p 0.004425	z 2.846154
	log(I) 12.177479	p 0.000015	z 4.333333
	log(I) 12.922205	p 0.006077	z 2.743590
	Intensity	p value	z value
lambda: 557 nm	log(I) 4.416668	p 0.132264	z 1.505235
	log(I) 5.458058	p 0.006493	z 2.721794
	log(I) 6.416668	p 0.000000	z 5.752883
	log(I) 6.786668	p 0.037809	z 2.076923
	log(I) 7.456785	p 0.000000	z 5.464208
	log(I) 7.828058	p 0.000029	z 4.179487
	log(I) 8.252665	p 0.000000	z 5.319870
	log(I) 8.786668	p 0.000443	z 3.512821
	log(I) 9.156668	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 9.826785	p 0.000071	z 3.974359
	log(I) 10.198058	p 0.000071	z 3.974359
	log(I) 10.622665	p 0.000782	z 3.358974
	log(I) 11.156668	p 0.008266	z 2.641026
	log(I) 12.196785	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 12.992665	p 0.000057	z 4.025641
	Intensity	p value	z value
lambda: 596 nm	log(I) 4.342258	p 0.804571	z -0.247436
	log(I) 5.421438	p 0.037289	z 2.082585
	log(I) 6.367808	p 0.312321	z 1.010363
	log(I) 6.726958	p 0.777904	z -0.282051
	log(I) 7.422171	p 0.000005	z 4.556943
	log(I) 7.806138	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 8.752508	p 0.000037	z 4.128205
	log(I) 9.111658	p 0.000087	z 3.923077
	log(I) 9.808671	p 0.000164	z 3.769231
	log(I) 10.190838	p 0.000029	z 4.179487
	log(I) 11.137208	p 0.003762	z 2.897436
	log(I) 12.191571	p 0.014855	z 2.435897
	Intensity	p value	z value
lambda: 621 nm	log(I) 4.027377	p 0.216021	z -1.237179
	log(I) 5.005107	p 0.606210	z 0.515491
	log(I) 6.018167	p 0.934266	z 0.082479
	log(I) 6.620777	p 0.897987	z 0.128205
	log(I) 6.995897	p 0.017728	z 2.371260
	log(I) 7.598507	p 0.061235	z 1.871795
	log(I) 7.717141	p 0.000000	z 5.319870
	log(I) 8.611567	p 0.000019	z 4.282051
	log(I) 9.214177	p 0.008266	z 2.641026
	log(I) 9.589297	p 0.000246	z 3.666667
	log(I) 10.191907	p 0.001128	z 3.256410
	log(I) 10.310541	p 0.000201	z 3.717949
	log(I) 11.204967	p 0.000537	z 3.461538
	log(I) 12.182697	p 0.000537	z 3.461538
	log(I) 12.903941	p 0.000037	z 4.128205
	Intensity	p value	z value
lambda: 637 nm	log(I) 4.265477	p 0.665006	z -0.433013
	log(I) 5.168567	p 0.397884	z 0.845406
	log(I) 6.164217	p 0.901539	z 0.123718
	log(I) 6.780077	p 0.979544	z -0.025641
	log(I) 7.164219	p 0.820567	z -0.226816
	log(I) 7.683167	p 0.005192	z 2.794872
	log(I) 7.863189	p 0.047761	z 1.979487
	log(I) 8.678817	p 0.006077	z 2.743590
	log(I) 9.294677	p 0.117793	z 1.564103
	log(I) 9.678819	p 0.000023	z 4.230769
	log(I) 10.197767	p 0.000029	z 4.179487
	log(I) 10.377789	p 0.000537	z 3.461538
	log(I) 11.193417	p 0.000649	z 3.410256
	log(I) 12.193419	p 0.000108	z 3.871795
	log(I) 12.892389	p 0.002700	z 3.000000

2. Viselkedési Kísérletek (Fototaxis vizsgálat: Azonos intenzitás és különböző hullámhosszú sugárzások hatásvizsgálata (Hat utas mérőállomás):

1-es (FULL_COMP=minden rendelkezésre álló fényforrás alkalmazása) és 2-es típusú NO_UV=ultraibolya világítás elhagyása) kísérletek normailtásvizsgálata:

Tests of Normality

SPEC		Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Statistic	df	Sig.	Statistic	df	Sig.
FULL_COMP	Residual for CHAMBER	,069	120	,200 [*]	,979	120	,061
NO_UV	Residual for CHAMBER	,076	120	,088	,987	120	,308

*. This is a lower bound of the true significance.

a. Lilliefors Significance Correction

1-es (FULL_COMP=minden rendelkezésre álló fényforrás alkalmazása) és 2-es típusú (NO_UV=ultraibolya világítás elhagyása) kísérletek ANOVA táblázata:

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: CHAMBER

SPEC	Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
FULL_COMP	Corrected Model	47456,405 ^a	5	9491,281	308,986	,000
	Intercept	33334,333	1	33334,333	1085,191	,000
	TRIAL	47456,405	5	9491,281	308,986	,000
	Error	3501,794	114	30,717		
	Total	84292,533	120			
	Corrected Total	50958,199	119			
NO_UV	Corrected Model	18771,259 ^b	5	3754,252	77,273	,000
	Intercept	34565,854	1	34565,854	711,461	,000
	TRIAL	18771,259	5	3754,252	77,273	,000
	Error	5538,613	114	48,584		
	Total	58875,725	120			
	Corrected Total	24309,871	119			

a. R Squared = ,931 (Adjusted R Squared = ,928)

b. R Squared = ,772 (Adjusted R Squared = ,762)

1-es (FULL_COMP=minden rendelkezésre álló fényforrás alkalmazása) és 2-es típusú (NO_UV=ultraibolya világítás elhagyása) kísérletek szóráshomogenitás vizsgálata:

Levene's Test of Equality of Error Variances^a

Dependent Variable: CHAMBER

SPEC	F	df1	df2	Sig.
FULL_COMP	4,123	5	114	,002
NO_UV	3,516	5	114	,005

Tests the null hypothesis that the error variance of the dependent variable is equal across groups.

a. Design: Intercept + TRIAL

UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, NO_LIGHT= üres kontrol kamra
(Tukey HSD és Games-Howel post hoc teszt):

132

Kezelések hatásai a *L. ingenua* gombaszúnyogok vizuális preferenciájára (Tukey HSD)

(FULL_COMP=minden rendelkezésre álló fényforrást alkalmaztam, UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, NO_LIGHT= üres kontrol kamra):

SPEC=FULL_COMP

TRIAL		N	Subset	
			1	2
Tukey HSD ^{a,b}	NO_LIGHT	20	5,6230	
	R	20	6,1405	
	WW	20	7,4340	
	G	20	9,5600	
	B	20	10,2675	
	UV	20		60,9765
	Sig.		,094	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 20,000.

b. Alpha = ,05.

NO_UV=ultraibolya sugárzást kibocsájtó diódát nem alkalmaztam, UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, NO_LIGHT= üres kontrol kamra, X=üres kontrol kamra
2)

SPEC=NO_UV

TRIAL		N	Subset		
			1	2	3
Tukey HSD ^{a,b}	NO_LIGHT	20	5,7305		
	X	20	8,7240		
	R	20	10,2635		
	WW	20	10,5975		
	B	20		25,2570	
	G	20			41,2595
	Sig.		,242	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 20,000.

b. Alpha = ,05.

3-as típusú kísérletek normalitásvizsgálata UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, NL= üres kontrol kamra:

Tests of Normality							
TRIAL		Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Statistic	df	Sig.	Statistic	df	Sig.
G_VS_B	Residual for CTACH	,097	60	,200*	,974	60	,223
G_VS_NL	Residual for CTACH	,084	60	,200*	,982	60	,496
G_VS_R	Residual for CTACH	,176	60	,000	,963	60	,070
G_VS_UV	Residual for CTACH	,082	60	,200*	,990	60	,889
G_VS_WW	Residual for CTACH	,114	60	,052	,968	60	,123

*. This is a lower bound of the true significance.

a. Lilliefors Significance Correction

3-as típusú kísérletek ANOVA táblázata (UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, NL= üres kontrol kamra):

Dependent Variable						
TRIAL		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
G_VS_B	Corrected Model	20536,422 ^a	5	4107,284	181,588	,000
	Intercept	16667,000	1	16667,000	736,868	,000
	CHAMBER	20536,422	5	4107,284	181,588	,000
	Error	1221,411	54	22,619		
	Total	38424,833	60			
	Corrected Total	21757,833	59			
G_VS_NL	Corrected Model	34824,122 ^b	5	6964,824	163,216	,000
	Intercept	16667,000	1	16667,000	390,581	,000
	CHAMBER	34824,122	5	6964,824	163,216	,000
	Error	2304,306	54	42,672		
	Total	53795,428	60			
	Corrected Total	37128,428	59			
G_VS_R	Corrected Model	46288,434 ^c	5	9257,687	295,780	,000
	Intercept	16665,333	1	16665,333	532,453	,000
	CHAMBER	46288,434	5	9257,687	295,780	,000
	Error	1690,156	54	31,299		
	Total	64643,924	60			
	Corrected Total	47978,590	59			
G_VS_UV	Corrected Model	34893,321 ^d	5	6978,664	249,907	,000
	Intercept	16666,667	1	16666,667	596,837	,000
	CHAMBER	34893,321	5	6978,664	249,907	,000
	Error	1507,950	54	27,925		
	Total	53067,937	60			
	Corrected Total	36401,271	59			
G_VS_WW	Corrected Model	15780,115 ^e	5	3156,023	131,012	,000
	Intercept	16667,667	1	16667,667	691,904	,000
	CHAMBER	15780,115	5	3156,023	131,012	,000
	Error	1300,836	54	24,090		
	Total	33748,618	60			
	Corrected Total	17080,951	59			

3-as típusú kísérletek szóráshomogenitás vizsgálata:

Levene's Test of Equality of Error Variances^a

Dependent Variable: CTACH

TRIAL	F	df1	df2	Sig.
G_VS_B	1,412	5	54	,235
G_VS_NL	5,932	5	54	,000
G_VS_R	1,436	5	54	,226
G_VS_UV	5,070	5	54	,001
G_VS_WW	2,130	5	54	,076

Tests the null hypothesis that the error variance of the dependent variable is equal across groups.

a. Design: Intercept + CHAMBER

3-as típusú kísérletek páronkénti összehasonlítása (Tukey HSD, Games-Howel)(UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, X1-X4 a megvilágítás nélküli kamrákat jelölik):

Multiple Comparisons																	
Dependent Variable: CTACH					Dependent Variable: CTACH												
		Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval				Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval					
TRIAL					Lower Bound	Upper Bound	TRIAL					Lower Bound	Upper Bound				
G_VS_B	Tukey HSD B	G	-22,1250 [*]	2,12691	,000	-28,4089	-15,8411	G_VS_NL	Tukey HSD G	X1	66,2870 [*]	2,92138	,000	57,6558	74,9182		
		X1	24,6900 [*]	2,12691	,000	18,4061	30,9739			X2	65,8050 [*]	2,92138	,000	57,1738	74,4362		
		X2	27,5450 [*]	2,12691	,000	21,2611	33,8289			X3	66,9000 [*]	2,92138	,000	58,2688	75,5312		
		X3	26,7530 [*]	2,12691	,000	20,4691	33,0369			X4	64,2340 [*]	2,92138	,000	55,6028	72,8652		
		X4	23,7060 [*]	2,12691	,000	17,4221	29,9899			NO_LIGHT	56,7610 [*]	2,92138	,000	48,1298	65,3922		
		G	B	22,1250 [*]	2,12691	,000	15,8411			28,4089	X1	G	-66,2870 [*]	2,92138	,000	-74,9182	-57,6558
			X1	46,8150 [*]	2,12691	,000	40,5311			53,0989		X2	-,4820	2,92138	1,000	-9,1132	8,1492
			X2	49,6700 [*]	2,12691	,000	43,3861			55,9539		X3	,6130	2,92138	1,000	-8,0182	9,2442
			X3	48,8780 [*]	2,12691	,000	42,5941			55,1619		X4	-2,0530	2,92138	,981	-10,6842	6,5782
			X4	45,8310 [*]	2,12691	,000	39,5471			52,1149		NO_LIGHT	-9,5260 [*]	2,92138	,022	-18,1572	-,8948
	X1	B	-24,6900 [*]	2,12691	,000	-30,9739	-18,4061		X2	G	-65,8050 [*]	2,92138	,000	-74,4362	-57,1738		
		G	-46,8150 [*]	2,12691	,000	-53,0989	-40,5311			X1	-,4820	2,92138	1,000	-8,1492	9,1132		
		X2	2,8550	2,12691	,760	-3,4289	9,1389			X3	1,0950	2,92138	,999	-7,5362	9,7262		
		X3	2,0630	2,12691	,925	-4,2209	8,3469			X4	-1,5710	2,92138	,994	-10,2022	7,0602		
		X4	-,9840	2,12691	,997	-7,2679	5,2999			NO_LIGHT	-9,0440 [*]	2,92138	,035	-17,6752	-,4128		
	X2	B	-27,5450 [*]	2,12691	,000	-33,8289	-21,2611		X3	G	-66,9000 [*]	2,92138	,000	-75,5312	-58,2688		
		G	-49,6700 [*]	2,12691	,000	-55,9539	-43,3861			X1	-,6130	2,92138	1,000	-9,2442	8,0182		
		X1	-2,8550	2,12691	,760	-9,1389	3,4289			X2	-1,0950	2,92138	,999	-9,7262	7,5362		
		X3	-,7920	2,12691	,999	-7,0759	5,4919			X4	-2,6660	2,92138	,942	-11,2972	5,9652		
		X4	-3,8390	2,12691	,471	-10,1229	2,4449			NO_LIGHT	-10,1390 [*]	2,92138	,013	-18,7702	-1,5078		
	X3	B	-26,7530 [*]	2,12691	,000	-33,0369	-20,4691		X4	G	-64,2340 [*]	2,92138	,000	-72,8652	-55,6028		
		G	-48,8780 [*]	2,12691	,000	-55,1619	-42,5941			X1	2,0530	2,92138	,981	-6,5782	10,6842		
		X1	-2,0630	2,12691	,925	-8,3469	4,2209			X2	1,5710	2,92138	,994	-7,0602	10,2022		
		X2	,7920	2,12691	,999	-5,4919	7,0759			X3	2,6660	2,92138	,942	-5,9652	11,2972		
		X4	-3,0470	2,12691	,707	-9,3309	3,2369			NO_LIGHT	-7,4730	2,92138	,126	-16,1042	1,1582		
	X4	B	-23,7060 [*]	2,12691	,000	-29,9899	-17,4221		NO_LIGHT	G	-56,7610 [*]	2,92138	,000	-65,3922	-48,1298		
		G	-45,8310 [*]	2,12691	,000	-52,1149	-39,5471			X1	9,5260 [*]	2,92138	,022	,8948	18,1572		
		X1	,9840	2,12691	,997	-5,2999	7,2679			X2	9,0440 [*]	2,92138	,035	,4128	17,6752		
		X2	3,8390	2,12691	,471	-2,4449	10,1229			X3	10,1390 [*]	2,92138	,013	1,5078	18,7702		
		X3	3,0470	2,12691	,707	-3,2369	9,3309			X4	7,4730	2,92138	,126	-1,1582	16,1042		
	Games-Howell	B	G	-22,1250 [*]	2,78968	,000	-31,0322		-13,2178	Games-Howell	G	X1	66,2870 [*]	3,66939	,000	53,7376	78,8364
			X1	24,6900 [*]	2,23802	,000	17,5345		31,8455			X2	65,8050 [*]	3,84432	,000	52,9990	78,6110
			X2	27,5450 [*]	1,91382	,000	21,1364		33,9536			X3	66,9000 [*]	3,73677	,000	54,2636	79,5364
			X3	26,7530 [*]	2,18585	,000	19,7400		33,7660			X4	64,2340 [*]	3,85835	,000	51,4033	77,0647
			X4	23,7060 [*]	2,16777	,000	16,7409		30,6711			NO_LIGHT	56,7610 [*]	4,16472	,000	43,2803	70,2417
		G	B	22,1250 [*]	2,78968	,000	13,2178		31,0322		X1	G	-66,2870 [*]	3,66939	,000	-78,8364	-53,7376
			X1	46,8150 [*]	2,57122	,000	38,4833		55,1467			X2	-,4820	1,95593	1,000	-6,7795	5,8155
			X2	49,6700 [*]	2,29459	,000	41,8657		57,4743			X3	,6130	1,73503	,999	-4,9177	6,1437
			X3	48,8780 [*]	2,52595	,000	40,6515		57,1045			X4	-2,0530	1,98338	,999	-8,4478	4,3418
			X4	45,8310 [*]	2,51032	,000	37,6395		54,0225			NO_LIGHT	-9,5260 [*]	2,52820	,022	-17,8949	-1,1571
X1		B	-24,6900 [*]	2,23802	,000	-31,8455	-17,5345	X2	G		-65,8050 [*]	3,84432	,000	-78,6110	-52,9990		
		G	-46,8150 [*]	2,57122	,000	-55,1467	-38,4833		X1		,4820	1,95593	1,000	-5,8155	6,7795		
		X2	2,8550	1,57847	,491	-2,3258	8,0358		X3		1,0950	2,07959	,994	-5,5400	7,7300		
		X3	2,0630	1,89917	,881	-3,9753	8,1013		X4		-1,5710	2,29089	,981	-8,8519	5,7099		
		X4	-,9840	1,87833	,994	-6,9585	4,9905		NO_LIGHT		-9,0440 [*]	2,77600	,046	-17,9748	-,1132		
X2		B	-27,5450 [*]	1,91382	,000	-33,9536	-21,1364	X3	G		-66,9000 [*]	3,73677	,000	-79,5364	-54,2636		
		G	-49,6700 [*]	2,29459	,000	-57,4743	-41,8657		X1		-,6130	1,73503	,999	-6,1437	4,9177		
		X1	-2,8550	1,57847	,491	-8,0358	2,3258		X2		-1,0950	2,07959	,994	-7,7300	5,5400		
		X3	-,7920	1,50360	,994	-5,7006	4,1166		X4		-2,6660	2,10543	,799	-9,3892	4,0572		
		X4	-3,8390	1,47719	,159	-8,6520	9,7400		NO_LIGHT		-10,1390 [*]	2,62504	,016	-18,7063	-1,5717		
X3	B	-26,7530 [*]	2,18585	,000	-33,7660	-19,7400	X4	G	-64,2340 [*]	3,85835	,000	-77,0647	-51,4033				
	G	-48,8780 [*]	2,52595	,000	-57,1045	-40,6515		X1	2,0530	1,98338	,999	-4,3418	8,4478				
	X1	-2,0630	1,89917	,881	-8,1013	3,9753		X2	1,5710	2,29089	,981	-5,7099	8,8519				
	X2	,7920	1,50360	,994	-4,1166	5,7006		X3	2,6660	2,10543	,799	-4,0572	9,3892				
	X4	-3,0470	1,81586	,562	-8,8182	2,7242		NO_LIGHT	-7,4730	2,79541	,134	-16,4543	1,5083				
X4	B	-23,7060 [*]	2,16777	,000	-30,6711	-16,7409	NO_LIGHT	G	-56,7610 [*]	4,16472	,000	-70,2417	-43,2803				
	G	-45,8310 [*]	2,51032	,000	-54,0225	-37,6395		X1	9,5260 [*]	2,52820	,022	1,1571	17,8949				
	X1	,9840	1,87833	,994	-4,9905	6,9585		X2	9,0440 [*]	2,77600	,046	,1132	17,9748				
	X2	3,8390	1,47719	,159	-8,6520	9,7400		X3	10,1390 [*]	2,62504	,016	1,5717	18,7063				
	X3	3,0470	1,81586	,562	-8,8182	2,7242		X4	7,4730	2,79541	,134	-1,5083	16,4543				

Dependent 'CTACH						Dependent 'CTACH											
		Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval Lower Bound	Upper Bound			Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Interval Lower Bound	Upper Bound				
TRIAL							TRIAL										
G_VS_R	Tukey HSD	G	X1	73,9610'	2,50197	,000	66,5690	81,3530	G_VS_UV	Tukey HSD	G	X1	9,7850'	2,36326	,002	2,8028	16,7672
			X2	76,0240'	2,50197	,000	68,6320	83,4160				X2	11,2450'	2,36326	,000	4,2628	18,2272
			X3	72,4250'	2,50197	,000	65,0330	79,8170				X3	8,4440'	2,36326	,009	1,4618	15,4262
			X4	75,7930'	2,50197	,000	68,4010	83,1850				X4	11,0440'	2,36326	,000	4,0618	18,0262
			R	74,0910'	2,50197	,000	66,6990	81,4830				UV	-55,7920'	2,36326	,000	-62,7742	-48,8098
		X1	G	-73,9610'	2,50197	,000	-81,3530	-66,5690			X1	G	-9,7850'	2,36326	,002	-16,7672	-2,8028
			X2	2,0630	2,50197	,962	-5,3290	9,4550				X2	1,4600	2,36326	,989	-5,5222	8,4422
			X3	-1,5360	2,50197	,990	-8,9280	5,8560				X3	-1,3410	2,36326	,993	-8,3232	5,6412
			X4	1,8320	2,50197	,977	-5,5600	9,2240				X4	1,2590	2,36326	,995	-5,7232	8,2412
			R	,1300	2,50197	1,000	-7,2620	7,5220				UV	-65,5770'	2,36326	,000	-72,5592	-58,5948
		X2	G	-76,0240'	2,50197	,000	-83,4160	-68,6320			X2	G	-11,2450'	2,36326	,000	-18,2272	-4,2628
			X1	-2,0630	2,50197	,962	-9,4550	5,3290				X1	-1,4600	2,36326	,989	-8,4422	5,5222
			X3	-3,5990	2,50197	,704	-10,9910	3,7930				X3	-2,8010	2,36326	,842	-9,7832	4,1812
			X4	-,2310	2,50197	1,000	-7,6230	7,1610				X4	-,2010	2,36326	1,000	-7,1832	6,7812
			R	-1,9330	2,50197	,971	-9,3250	5,4590				UV	-67,0370'	2,36326	,000	-74,0192	-60,0548
		X3	G	-72,4250'	2,50197	,000	-79,8170	-65,0330			X3	G	-8,4440'	2,36326	,009	-15,4262	-1,4618
			X1	1,5360	2,50197	,990	-5,8560	8,9280				X1	1,3410	2,36326	,993	-5,6412	8,3232
			X2	3,5990	2,50197	,704	-3,7930	10,9910				X2	2,8010	2,36326	,842	-4,1812	9,7832
			X4	3,3680	2,50197	,758	-4,0240	10,7600				X4	2,6000	2,36326	,879	-4,3822	9,5822
			R	1,6660	2,50197	,985	-5,7260	9,0580				UV	-64,2360'	2,36326	,000	-71,2182	-57,2538
		X4	G	-75,7930'	2,50197	,000	-83,1850	-68,4010			X4	G	-11,0440'	2,36326	,000	-18,0262	-4,0618
			X1	-1,8320	2,50197	,977	-9,2240	5,5600				X1	-1,2590	2,36326	,995	-8,2412	5,7232
			X2	,2310	2,50197	1,000	-7,1610	7,6230				X2	,2010	2,36326	1,000	-6,7812	7,1832
			X3	-3,3680	2,50197	,758	-10,7600	4,0240				X3	-2,6000	2,36326	,879	-9,5822	4,3822
			R	-1,7020	2,50197	,983	-9,0940	5,6900				UV	-66,8360'	2,36326	,000	-73,8182	-59,8538
		R	G	-74,0910'	2,50197	,000	-81,4830	-66,6990			UV	G	55,7920'	2,36326	,000	48,8098	62,7742
			X1	-,1300	2,50197	1,000	-7,5220	7,2620				X1	65,5770'	2,36326	,000	58,5948	72,5592
			X2	1,9330	2,50197	,971	-5,4590	9,3250				X2	67,0370'	2,36326	,000	60,0548	74,0192
			X3	-1,6660	2,50197	,985	-9,0580	5,7260				X3	64,2360'	2,36326	,000	57,2538	71,2182
			X4	1,7020	2,50197	,983	-5,6900	9,0940				X4	66,8360'	2,36326	,000	59,8538	73,8182
	Games-Howell	G	X1	73,9610'	3,13100	,000	63,9860	83,9360		Games-Howell	G	X1	9,7850'	2,15778	,004	2,8318	16,7382
			X2	76,0240'	2,62583	,000	67,2992	84,7488				X2	11,2450'	2,09150	,001	4,4534	18,0366
			X3	72,4250'	2,94924	,000	62,9615	81,8885				X3	8,4440'	2,30873	,020	1,0796	15,8084
			X4	75,7930'	2,71738	,000	66,8890	84,6970				X4	11,0440'	1,95028	,001	4,5418	17,5462
			R	74,0910'	2,92186	,000	64,6998	83,4822				UV	-55,7920'	3,34725	,000	-66,6564	-44,9276
		X1	G	-73,9610'	3,13100	,000	-83,9360	-63,9860			X1	G	-9,7850'	2,15778	,004	-16,7382	-2,8318
			X2	2,0630	2,33005	,944	-5,5805	9,7065				X2	1,4600	1,65038	,945	-3,7911	6,7111
			X3	-1,5360	2,68926	,992	-10,1046	7,0326				X3	-1,3410	1,91823	,980	-7,4598	4,7778
			X4	1,8320	2,43276	,971	-6,0432	9,7072				X4	1,2590	1,46729	,951	-3,4855	6,0035
			R	,1300	2,65921	1,000	-8,3510	8,6110				UV	-65,5770'	3,09087	,000	-75,9241	-55,2299
		X2	G	-76,0240'	2,62583	,000	-84,7488	-67,2992			X2	G	-11,2450'	2,09150	,001	-18,0366	-4,4534
			X1	-2,0630	2,33005	,944	-9,7065	5,5805				X1	-1,4600	1,65038	,945	-6,7111	3,7911
			X3	-3,5990	2,07941	,533	-10,3355	3,1375				X3	-2,8010	1,84336	,657	-8,7106	3,1086
			X4	-,2310	1,73496	1,000	-5,7608	5,2988				X4	-,2010	1,36795	1,000	-4,5932	4,1912
			R	-1,9330	2,04040	,928	-8,5297	4,6637				UV	-67,0370'	3,04496	,000	-77,3134	-56,7606
		X3	G	-72,4250'	2,94924	,000	-81,8885	-62,9615			X3	G	-8,4440'	2,30873	,020	-15,8084	-1,0796
			X1	1,5360	2,68926	,992	-7,0326	10,1046				X1	1,3410	1,91823	,980	-4,7778	7,4598
			X2	3,5990	2,07941	,533	-3,1375	10,3355				X2	2,8010	1,84336	,657	-3,1086	8,7106
			X4	3,3680	2,19388	,648	-3,6617	10,3977				X4	2,6000	1,68142	,643	-2,9186	8,1186
			R	1,6660	2,44259	,982	-6,0973	9,4293				UV	-64,2360'	3,19807	,000	-74,7769	-53,6951
		X4	G	-75,7930'	2,71738	,000	-84,6970	-66,8890			X4	G	-11,0440'	1,95028	,001	-17,5462	-4,5418
			X1	-1,8320	2,43276	,971	-9,7072	6,0432				X1	-1,2590	1,46729	,951	-6,0035	3,4855
			X2	,2310	1,73496	1,000	-5,2988	5,7608				X2	,2010	1,36795	1,000	-4,1912	4,5932
			X3	-3,3680	2,19388	,648	-10,3977	3,6617				X3	-2,6000	1,68142	,643	-8,1186	2,9186
			R	-1,7020	2,15694	,966	-8,6034	5,1994				UV	-66,8360'	2,94975	,000	-76,9940	-56,6780
	R	G	-74,0910'	2,92186	,000	-83,4822	-64,6998	UV		G	55,7920'	3,34725	,000	44,9276	66,6564		
		X1	-,1300	2,65921	1,000	-8,6110	8,3510			X1	65,5770'	3,09087	,000	55,2299	75,9241		
		X2	1,9330	2,04040	,928	-4,6637	8,5297			X2	67,0370'	3,04496	,000	56,7606	77,3134		
		X3	-1,6660	2,44259	,982	-9,4293	6,0973			X3	64,2360'	3,19807	,000	53,6951	74,7769		
		X4	1,7020	2,15694	,966	-5,1994	8,6034			X4	66,8360'	2,94975	,000	56,6780	76,9940		

Dependent 'CTACH

				Mean			Interval	
TRIAL				Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	Lower Bound	Upper Bound
G_VS_W W	Tukey HSD	G	X1	44,5080 [*]	2,19497	,000	38,0230	50,9930
			X2	44,3120 [*]	2,19497	,000	37,8270	50,7970
			X3	46,6650 [*]	2,19497	,000	40,1800	53,1500
			X4	40,9000 [*]	2,19497	,000	34,4150	47,3850
			WW	32,7320 [*]	2,19497	,000	26,2470	39,2170
		X1	G	-44,5080 [*]	2,19497	,000	-50,9930	-38,0230
			X2	-,1960	2,19497	1,000	-6,6810	6,2890
			X3	2,1570	2,19497	,921	-4,3280	8,6420
			X4	-3,6080	2,19497	,574	-10,0930	2,8770
			WW	-11,7760 [*]	2,19497	,000	-18,2610	-5,2910
		X2	G	-44,3120 [*]	2,19497	,000	-50,7970	-37,8270
			X1	,1960	2,19497	1,000	-6,2890	6,6810
			X3	2,3530	2,19497	,890	-4,1320	8,8380
			X4	-3,4120	2,19497	,631	-9,8970	3,0730
			WW	-11,5800 [*]	2,19497	,000	-18,0650	-5,0950
		X3	G	-46,6650 [*]	2,19497	,000	-53,1500	-40,1800
			X1	-2,1570	2,19497	,921	-8,6420	4,3280
			X2	-2,3530	2,19497	,890	-8,8380	4,1320
			X4	-5,7650	2,19497	,108	-12,2500	,7200
			WW	-13,9330 [*]	2,19497	,000	-20,4180	-7,4480
		X4	G	-40,9000 [*]	2,19497	,000	-47,3850	-34,4150
			X1	3,6080	2,19497	,574	-2,8770	10,0930
			X2	3,4120	2,19497	,631	-3,0730	9,8970
			X3	5,7650	2,19497	,108	-,7200	12,2500
			WW	-8,1680 [*]	2,19497	,006	-14,6530	-1,6830
		WW	G	-32,7320 [*]	2,19497	,000	-39,2170	-26,2470
			X1	11,7760 [*]	2,19497	,000	5,2910	18,2610
			X2	11,5800 [*]	2,19497	,000	5,0950	18,0650
			X3	13,9330 [*]	2,19497	,000	7,4480	20,4180
			X4	8,1680 [*]	2,19497	,006	1,6830	14,6530
	Games- Howell	G	X1	44,5080 [*]	2,59733	,000	36,0524	52,9636
			X2	44,3120 [*]	2,52414	,000	36,0142	52,6098
			X3	46,6650 [*]	2,32781	,000	38,6850	54,6450
			X4	40,9000 [*]	2,78914	,000	31,9633	49,8367
			WW	32,7320 [*]	2,81633	,000	23,7209	41,7431
		X1	G	-44,5080 [*]	2,59733	,000	-52,9636	-36,0524
			X2	-,1960	1,79463	1,000	-5,9079	5,5159
			X3	2,1570	1,50603	,709	-2,8139	7,1279
			X4	-3,6080	2,15145	,563	-10,4830	3,2670
			WW	-11,7760 [*]	2,18658	,001	-18,7723	-4,7797
		X2	G	-44,3120 [*]	2,52414	,000	-52,6098	-36,0142
			X1	,1960	1,79463	1,000	-5,5159	5,9079
			X3	2,3530	1,37597	,547	-2,1438	6,8498
			X4	-3,4120	2,06250	,578	-10,0464	3,2224
			WW	-11,5800 [*]	2,09912	,001	-18,3440	-4,8160
		X3	G	-46,6650 [*]	2,32781	,000	-54,6450	-38,6850
			X1	-2,1570	1,50603	,709	-7,1279	2,8139
			X2	-2,3530	1,37597	,547	-6,8498	2,1438
			X4	-5,7650	1,81696	,069	-11,8757	,3457
			WW	-13,9330 [*]	1,85843	,000	-20,1958	-7,6702
		X4	G	-40,9000 [*]	2,78914	,000	-49,8367	-31,9633
			X1	3,6080	2,15145	,563	-3,2670	10,4830
			X2	3,4120	2,06250	,578	-3,2224	10,0464
			X3	5,7650	1,81696	,069	-,3457	11,8757
			WW	-8,1680 [*]	2,41130	,033	-15,8318	-,5042
		WW	G	-32,7320 [*]	2,81633	,000	-41,7431	-23,7209
			X1	11,7760 [*]	2,18658	,001	4,7797	18,7723
			X2	11,5800 [*]	2,09912	,001	4,8160	18,3440
			X3	13,9330 [*]	1,85843	,000	7,6702	20,1958
			X4	8,1680 [*]	2,41130	,033	,5042	15,8318

Kezelések hatása L. ingenua vizuális preferenciájára UV sugárzás nélkül (Tukey HSD):

(UV=ultraibolya, B=kék, G=zöld, R=vörös, WW= meleg fehér, X1-X4 a megvilágítás nélküli kamrákat jelölik):

TRIAL=G_VS_B

CHAMBER		N	Subset		
			1	2	3
Tukey	X2	10	2,5500		
HSD ^{a,b}	X3	10	3,3420		
	X1	10	5,4050		
	X4	10	6,3890		
	B	10		30,0950	
	G	10			52,2200
	Sig.		,471	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 10,000.

b. Alpha = ,05.

TRIAL=G_VS_R

CHAMBER		N	Subset	
			1	2
Tukey	X2	10	2,6910	
HSD ^{a,b}	X4	10	2,9220	
	R	10	4,6240	
	X1	10	4,7540	
	X3	10	6,2900	
	G	10		78,7150
	Sig.		,704	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 10,000.

b. Alpha = ,05.

TRIAL=G_VS_NL

CHAMBER		N	Subset		
			1	2	3
Tukey	X3	10	3,0980		
HSD ^{a,b}	X1	10	3,7110		
	X2	10	4,1930		
	X4	10	5,7640	5,7640	
	NO_LIGHT	10		13,2370	
	G	10			69,9980
	Sig.		,942	,126	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 10,000.

b. Alpha = ,05.

TRIAL=G_VS_UV

CHAMBER		N	Subset		
			1	2	3
Tukey	X2	10	2,8760		
HSD ^{a,b}	X4	10	3,0770		
	X1	10	4,3360		
	X3	10	5,6770		
	G	10		14,1210	
	UV	10			69,9130
	Sig.		,842	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 10,000.

b. Alpha = ,05.

TRIAL=G_VS_WW

CHAMBER		N	Subset		
			1	2	3
Tukey	X3	10	4,8550		
HSD ^{a,b}	X1	10	7,0120		
	X2	10	7,2080		
	X4	10	10,6200		
	WW	10		18,7880	
	G	10			51,5200
	Sig.		,108	1,000	1,000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a. Uses Harmonic Mean Sample Size = 10,000.

b. Alpha = ,05.