

Papp László

az MTA rendes tagja

A legyek ritkaságáról

Elhangzott 1999. április 13-án

„Az alaposan kitaposott ösvények nem vezetnek sehová.”
(Murphy törvénykönyvéből)

„A rendtelenség korlátos; a kérdés csak az, mekkora dobozban fér el.”
(Paplaci)

A rendes tag székfoglalójában mindenkit szeretne meggyőzni arról, hogy munkabírása kivételes, és mágikus uralma van az idő fölött: az akadémiakussággal reá zúduló feladatok mellett (alatt, között és azokon túl) is kiváló művelője maradt szakmájának. Persze nem minden eredmény egyformán előadható. Így tehát nem beszélhetek nappalaim és éjszakáim megfontójáról, a palearktikus legyek kézikönyvéről (az eddig megjelent két kötet összesen 1472 oldalon 552 táblán 3668 ábrával); az elmúlt 8 év alatt további 5 könyvet és 54 könyvrészletet és folyóiratcikket publikáltam (azt talán látják, hogy legalább szorgalmas vagyok). Nem egészen mellékesen az elmúlt 8 évben is a legyek abundancia-viszonyai foglalkoztattak: hazai középhegységi patak völgyek, száraz birkalegelők legyein, pontszerű táplálékforrások légyguildjein, illetve sok egyéb gyűjtési napon szereztem további tapasztalatokat a legyek ritkaságáról.

A tanulmányozott objektumok a következők voltak:

Legelői marhalepények és egyéb trágyacsomók, istállók (szarvasmarha, ló, juh, baromfi) és trágyatelek legyei (mindösszesen több mint 200 000 db); hazai gabonaföldek aknázólegyei; juhlegelők legyei (a referenciákat lásd Papp, 1993b).

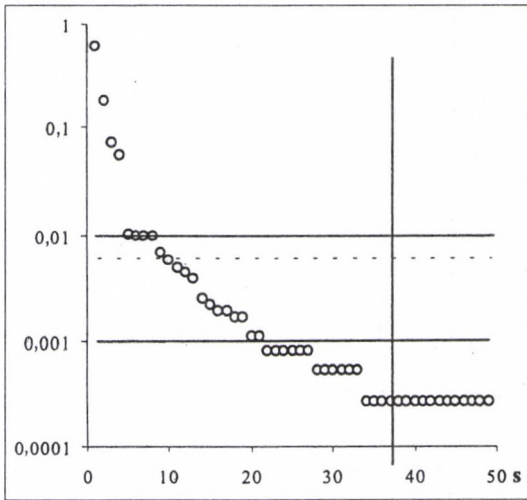
Az elmúlt 10 évben: középhegységi patak völgyek: humánfécés és almacefre (9191 + 9563 db) (Papp, 1993a és 1992); száraz birkalegelők: izolátoros számlálás trágyacsomókon (11 215 db) és léglakton „kiüledése” (legyek: 18 949 db) (Papp, 1995; Papp–Ádám, 1996); pontszerű táplálékforrások légyguildjei középhegységi erdeinkben (16 000 db) (Papp, 1998b).

1984-től 1997-ig volt kollégám, Ádám László nemcsak a mintagyűjtések kivitelezésében, hanem a gyűjtőeszközök készítésében, a felvételezések tervének készítésében is segítségemre volt, amiért innét is köszönetet mondok.

A ritkaság mint fogalom csak most kezd divatos lenni az ökológiai irodalomban. Kevesebb, mint 5 éve, hogy a ritkaságról szóló első komolyan vehető, modern összefoglaló, Kevin Gaston (1994) könyve megjelent.

Mi jelent a „ritka”, a „ritkaság”? Ha eltekintünk a köznapi jelentéstől (ami pedig milyen egyszerű!), az egyes irodalmi források egybevetésekor kiderül, hogy bizonytalan, homályos és főként nagyon viszonylagos, holott bizonyosan fontos fogalomról van szó.

Elemzésem végeredményeként az javasoltam, hogy operatív, gyakorlatilag könnyen meghatározható értelmet tulajdonítsunk a ritkaságnak. E megfontolásból ered javaslatom, hogy 1-1 mintában az 1%-, 0,5%- vagy 0,1%-os, arbitrálisan választott határ alatti frekvencián kimutatott fajokat tekintsük ritkának, vagy a domináns faj frekvenciájának 1%-, 0,5%- vagy 0,1%-a legyen a határ; hogy konkrét esetben melyiket választjuk, függhet a vizsgálatok céljától, illetve



1. ábra. Egy tanzániai elefántürről gyűjtött légminta frekvenciaeloszlása (s: a fajok frekvencia-sorrendje). A két vízszintes vonal az összes egyed 1%-át és 0,1%-át, a szaggatott a domináns faj egyedszáma 1%-át mutatja. A függőleges vonal a Gaston-féle definíció szerint az utolsó kvartilist vágja le

a vizsgált taxonómiai csoporttól. Sajnos Gaston egyébként sok tekintetben kitűnő könyvében éppen a ritkaság definíciója gyakorlatilag használhatatlan, amelyből furcsa ellentmondások következnek. Az ő definíciója szerint: a fajok abundanciájának vagy elterjedési területük nagyságának első kvartilisénél van a használható határpont („that a useful cut-off point is the first quartile of the frequency distribution of species abundances or range sizes”), azaz a fajok 25%-a esik bele. Engedjék meg, hogy részletes kritika, a lehetséges bonyodalmak ismertetése helyett csak egy saját példán vessem össze definícióinkat.

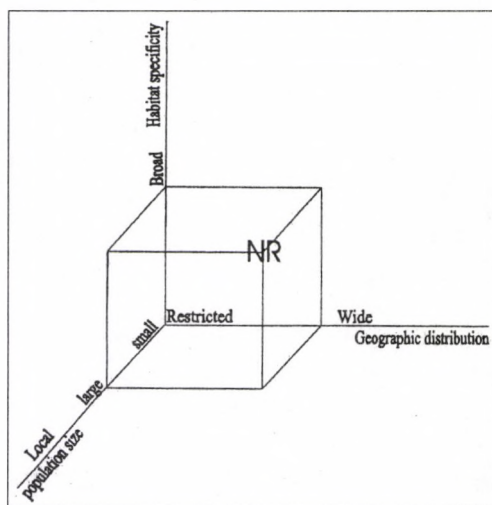
Az 1. ábrán Afrikában elefánttrágyán fogott egyetlen

légy minta frekvenciaeloszlását mutatom be. A 49 légyfajt (összesen 3677 példány) frekvenciájuk szerint rendeztük a dominánstól a ritkák felé, a frekvenciák logaritmikuskálán vannak megadva. A 2 vízszintes vonal az 1%-os és a 0,1%-os relatív gyakorisági határt jelzi, a szaggatott vonal a domináns faj frekvenciájának 1%-át. A függőleges vonal a Gaston által javasolt ritkaság-kritérium az első (e formában az utolsó) kvartilisnél, amely azt eredményezné, hogy a szingletonok egy része ritka, a másik része nem!

Az szeretném hangsúlyozni, hogy a frekvenciáknak a gyakoritól a ritka felé kontinuumként való interpretációját a ritkaság okainak felderítésére serkentő, és nem hátráltató módnak tekintem. A javasolt kritériumnál azt a körülményt, hogy a kutató határozza meg a frekvenciaszintet, amely alatt ritkának tekinti a fajpopulációkat, elkerülhetetlennek tartom.

Azt gondolom, Deborah Rabinowitz (1981) munkája a növények ritkaságának 7 formájáról az első fontos mérföldkő a ritkaság tanulmányozásában (a korábbi cikkek, könyvek kvalitatív szóözoene semmivel nem vitte előbbre tudásunkat). Mivel igen ismert cikkről, könyvrészletről van szó, itt nem ismétlem meg, ellenben kiindulópontként használom bizonyos általánosításra. Ha a „három tulajdonságot” három kontinuumként fogjuk föl, és módosítjuk a „helyenként nagy” lokális populáció nagyságot „nagy”-ra, 3 dimenziós fázisteret vagy inkább egy kockát kapunk. Ezt neveztem „Debóra kockájának” (2. ábra). Könnyű belátni nemcsak azt, hogy globálisan gondolkodva a kockának csak 1 negatív (nem ritka fajokat megjelenítő) sarka van, de azt is, hogy nagyszámú pont van a kocka oldalain, és rendkívül sok a belsejében is, amely ritka fajokat reprezentál. Nem szükséges mondanom, hogy találhatunk további olyan tulajdonságokat, amelyek ugyanilyen megfontolásokat tesznek lehetővé.

Amint mondtam, a ritkaság interpretálásában rengeteg konfúziót találhatunk. Ezek jó részét Gaston elemzi is. Csak említtem Hanski „core-and-satellite” fajmodelljét (Hanski, 1982; néhány további megfontolást lásd Nee et al., 1991), amelyet mint ritka-



2. ábra. Debóra kockája (meghagytuk az eredeti szóhasználatot; magyarázat a szövegben)

abundáns kontinuumot magyaráztak félre, a szerző eredeti elgondolásával ellentétben.

Véleményem szerint a zűrzavar egyik fő oka, hogy még ugyanazon érvelésben is hiányzik a ritkaság ökológiai és evolúciós értelmezésének megkülönböztetése. Nagyon fontosnak tartom e megkülönböztetést. A ritkaság kétféle értelmének inkongruenciája számos ok következménye, például, hogy nincs közvetlen összefüggés (direkt korreláció) a lokális ritkaság és a niche-dimenziók, a populációk átlagos mérete és a földrajzi elterjedés nagysága között, amint azt Debóra kockáján láttuk. Következésképpen két definícióm:

A ritkaság ökológiai fogalma nem takar többet, mint alacsony relatív gyakoriságot mintáinkban, bármilyen okból. A határpontot, a ritkaság kritériumát praktikus szempontok alapján a kutató határozza meg.

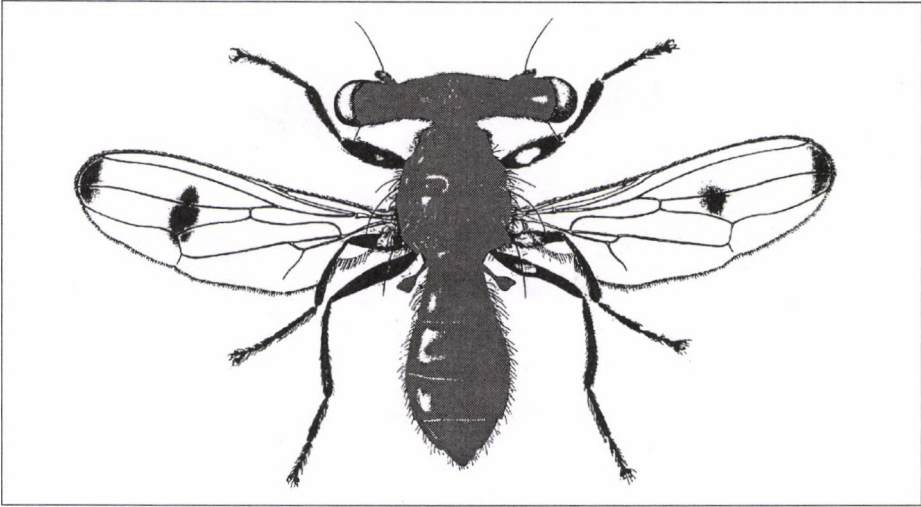
A ritkaság evolúciós (evolúcióbiológiai) fogalma azt jelenti, hogy a faj aktuálisan és globálisan alacsony egyedszámban létezik. A kétféle ritkaság ritkán esik egybe, példáit leginkább a kihalás előtt álló fajoknál találjuk. (A kocka azt is segít megmutatni, hogy Rabinowitz-ék [1986] ritkaságfogalma evolúcióbiológiai, és nem ökológiai). Rozenzweig (1995) nagyszerű könyve címének parafrázisaként beszélhetnénk a „ritkaságról térben és időben”.

A fenti okok miatt a ritkaságot minden fajra és minden konkrét esetre interpretálni kell, mivel igen határozott véleményem szerint csakis konkrét esetekre értelmezhető. Egy ilyen interpretációhoz azonban elégséges információval kell (kellene) rendelkezni az adott faj bionómiájáról, fenológiájáról és egyéb tulajdonságairól. Néhány gondolati lépés beiktatásával könnyen megmutatható, hogy az egyes esetekben *ökologice* ritkának talált és a stabilabb, statikusabb evolúcióbiológiai értelmű ritkaság között az a döntő különbség, hogy az adott névvel illetett faj „tud-e” bárhol gyakori lenni. Erre alább még kitérek.

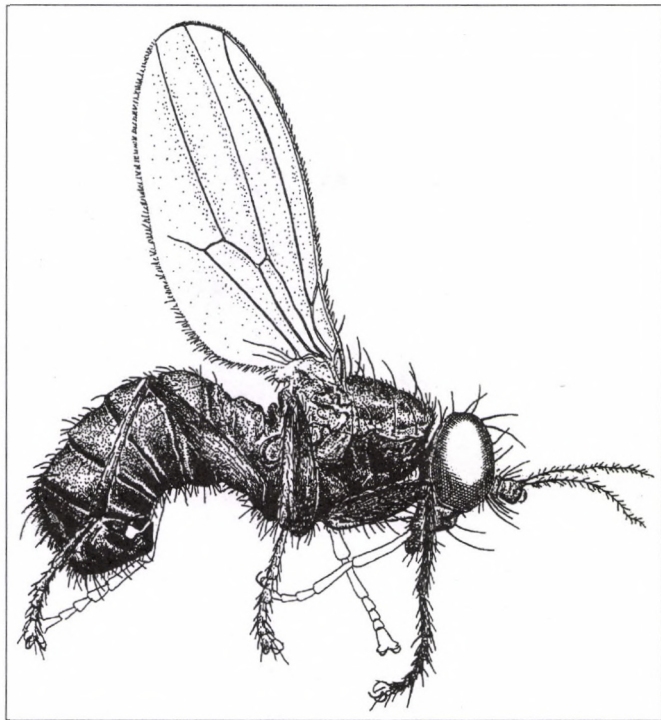
A következő öt ábrán néhány példát mutatok egyes ritka légyfajokról. A legritkább legyet nem tudom megmutatni, ugyanis nagyon-nagyon sok legritkább van: ezek azok, amelyek egyetlen példányban ismeretesek.

Magyarországi példák (*Sphyracephala europaea*: 3. ábra, *Subpelignus hortobagyensis*, *Pseudopomyza atrimana*: 4. ábra); trópusi példák (*Tauromima mountwilhelmi*: 5. ábra, *Reunionia unica*: 6. ábra stb.); a legmeglepőbb felfedezés az elmúlt években: *Nidomyia cana* (7. ábra).

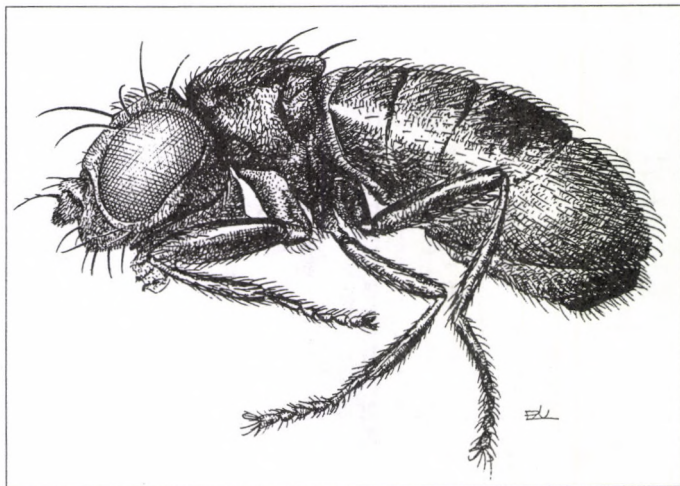
A taxonómus gyűjtő mindig az ún. ritka fajokat keresi. Ez azonban nem öncél, hanem a referenciaalap, a gyűjtemények fejlesztését szolgálja. Az állítólag létező, még ismeretlen állatfajok óriási többségének azonban még egyetlen példánya sincs begyűjtve. Levelező tagi székfoglalómban (Papp, 1993b) megmutattam, miért kevés a ritka fajok képviselője gyűjteményeinkben. Taxonómiai ismeret-alapunk erősen sztochasztikus! A gyakori fajoknál csak az a véletlen szerepe,



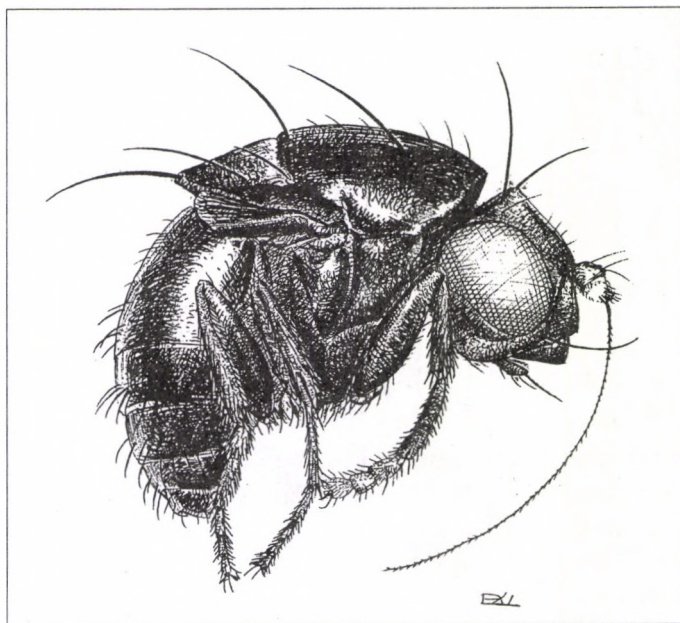
3. ábra. *Sphyracephala europaea* L. Papp et Földvári: a trópusi-szubtrópusi Diopsidae légy család első európai képviselője; Szegedről, a Maros árteréről írtuk le (Papp et al., 1997)



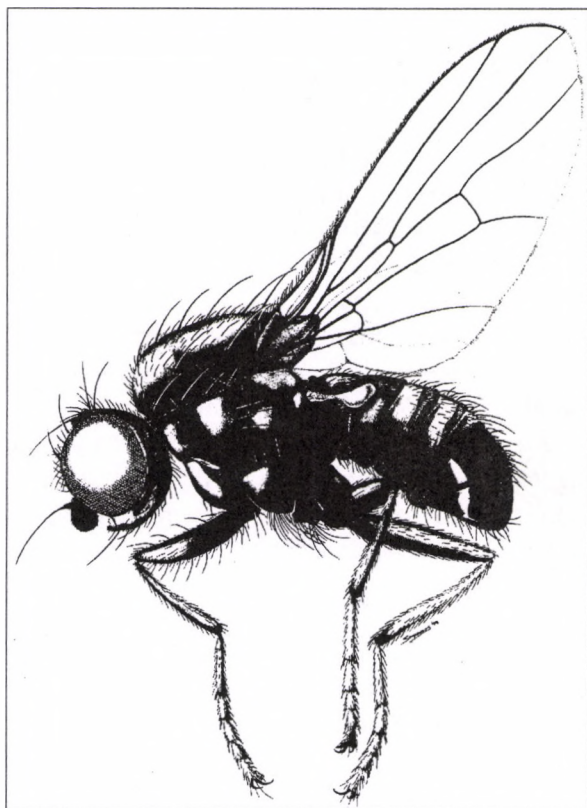
4. ábra.
Pseudopomyza atrimana (Meigen),
hím;
a *Pseudopomyzidae*
család egyetlen hazai
képviseelője. Hazánk-
ban egyetlen példányát
fogtam 1980-ban



5. ábra. *Tauromima mountwilhelmi* L. Papp, a „legritkább” légyfajok egyike: a genus egyetlen ismert fajának egyetlen ismert példánya. Balogh János gyűjtötte



6. ábra. A „legritkább légy” cím egy másik jelöltje: *Reunionia unica* L. Papp (testhossza 1,1 mm.)



7. ábra. A *Nidomyia cana* L. Papp, 1998 nemcsak eddig ismeretlen új faj, hanem új nemet és új tribust is képvisel. A Kiskunság déli részén ragadozómadár-fajok fészkeiben él (testhossza 2,5–3 mm)

hogy mely példány került a gyűjteménybe. A kevésbé gyakoriaknál már valószínűleg az is véletlenszerű, hogy a konkrét gyűjtőhelyek közül éppen honnét került be. Az igazán ritka fajok hosszú soránál – és a trópusiakra vonatkozóan ez fokozottan igaz – az is véletlenszerű, hogy éppen a konkrét fajból fogtunk egy vagy néhány példányt, míg az ugyanott és ugyanakkor jelen lévő sok egyéb ritkaságból egyetlenegy sem. Mivel a ritka légyfajok jó része mégiscsak speciális életmódú, igen nagy jelentősége van a sok lokális ponton (sok izolátumban), speciális módon végzett gyűjtéseknek. Itt utalok levelező tagi székfoglalómra, amely éppen ezért „A légyfogás elmélete” alcímet viselte.

Ritka fajok meglepő felfedezéséről igen hosszan tudnék beszámolni. A *Paramyia* genust a Palaearktikumból először hazánkban mutattam ki egyet-

len, az Aggteleki Nemzeti Parkban fogott példányra alapozott új faj alapján; több mint 100 példányát fogtam az orientálisnak hitt *Desmometopa microps* fajnak; mára már többszáz példányát fogtam egy új *Periscelis* fajnak Budapest legszemetesebb külvárosi erdejében, ugyanott Európára újként kimutattam a *Chymomyza procnemoides* észak-amerikai (nearktikus) *Drosophilidae* fajt. Egyetlen, Szendehely határában fogott hím példány alapján írtam le a *Cremifaniidae* légy család harmadik (2. európai) fajtát. Ha valaki közleményt nyújtana be „Ujabb pingvinfajok a kongói őserdőből” címmel, nemcsak kutatói kompetenciáját kérdőjeleznék meg. Néhány hónappal ezelőttig pedig úgy tudtuk, a *Prospantrum* legyecskéék előfordulási területe a pingvinekével majdnem azonos, sőt még szűkebb is. Még az idén megjelenik azonban közleményem 3 új, a trópusi Afrikából származó *Prospantrum* fajról.

További példák emlegetése helyett megnéztem az egyes nagy régiók légykatalógusaiban, mekkora azon fajok aránya, amelyeket egyetlen példányban, illetve esetleg több példányban, de csak egyetlen helyről ismerünk.

Az afrotropikus *Psilidae* 43 ismert faja közül 39, az afrotropikus trágyalegyek (*Sphaeroceridae*) kb. 320 faja közül kb. 210, az orientális *Heleomyzidae* 11 faja közül 9, a *Curtonotidae* 12 faja közül 7, a *Milichiidae* 40 faja közül 23, az orientális régióban élő, kártevőként is fontos aknázólegyek (*Agromyzidae*) fajainak fele (268 vs 138) csak egyetlen lelőhelyről van dokumentálva.

A gyakran nekem szegezett kérdés: mit mondhat a legyész, ha állatföldrajzról van szó? Nem tudok okosabb lenni, mint 8 évvel ezelőtti székfoglalómban: elsősorban a fajok képviseltségének/jelenlétének hiányával operáló indexeket utasítom el: az abszencia értékelhetetlen. A legkomolyabban figyelembe veendő intelem pedig, hogy bizonyos gyakoriság alatti fajpopulációk elterjedéséről nem érdemes kijelentéseket tenni.

Azt hiszem, az eddigiek alapján kitalálható válaszom arra a kérdésre, hogy mi a ritkaság helyes megközelítése. *Igen*, az a meggyőződésem, és az alapfogalomból adódik, hogy a ritkaságot csakis kvantitatív módon értelmes megközelíteni.

Az elmúlt években a könyvírás, könyvszerkesztés, sok egyéb elfoglaltság mellett – sokszor messzi azokon túl – a kvantitatív eljárások foglalkoztattak (a mindig nagyon érdekes gyűjtés, mintagyűjtés, terepi munka már a szórakozás kategóriájába esett). Bár a hazai zoológusok közül bizonyosan én közöltem az első taxon-frekvenciagörbét (1992-ben csonkított lognormálist, a marhalepényekben fejlődő legyekről), stati ztikai tudásomat elégtelennek tartottam arra, hogy korábbi adataimat eiegséges szinten feldolgozzam, vagy hogy tovább tudjak lépni a legyek kvantitatív cönológiájában. Nagyon nagy szerencsém volt, mert Izsák János személyében kitűnő partnert sikerült találnom. Eddigi közös publikációink jegyzéke egy egész oldalt tesz ki.

Először különféle diverzitási indexek numerikus tulajdonságairól (azok érzékenységről, konfidenciájáról) készítettünk közleményt (Izsák–Papp, 1994) almacsalétkes *Drosophilidae*-mintáim elemzésével. A mai témám szempontjából különösen azok az indexcsaládok érdekesek, amelyek az indexparaméter változtatásával érzékennyé vagy érzéketlenné tehetőek a ritka fajok frekvenciáinak hatására, illetve megmutatható, hogy az egyes indexek mely frekvenciatartományban mennyire érzékenyek.

A következő munkánk (Izsák–Papp, 1995) a kvadratikus entrópiaindexek alkalmazása volt, szintén *Drosophilidae*-mintákra. Ez az index az összes, mostanában elterjedt diverzitásindexszel ellentétben nemcsak a frekvenciákat, hanem az egyes elemek minőségét is figyelembe veszi azoknak egymástól való taxonómiai, életmódbeli stb. távolságain keresztül.

Régi tervem vált valóra, amikor olyan szimulációs modellt építhettünk, amellyel generált fajszámokat terepi adataimmal és más fajszámbecslő eljárásokkal vethettünk össze (Papp–Izsák–Ádám, 1998). Ezt részletesebben ismertetem. Ennek a munkának a mellékterméke (higgyék el, tényleg mellékterméke) eddigi leghíresebb cikkünk, amely az *Oikos*ban jelent meg, és amelyben e szimulációs modelleken végzett numerikus experimentáció révén mutattuk meg, hogy a Raunkiaer-féle, az előfordulási osztályokban tapasztalt bimodalitásnak nincs biológiai relevanciája, hanem az a csonkított lognormális vagy a logaritmikus sorozateloszlás egyenes következménye (Papp–Izsák, 1997).

Foglalkoztunk a diverzitási és koncentrátsági indexek összehasonlításával is (Izsák–Papp, 1998a). Erre is visszatérek még egy mondatban. Közleményt írtunk egy érdekes és értékes hasonlósági index, az ESS alkalmazásáról is, amelyet majd röviden ismertetek (Papp–Izsák, 1999). Végül társszerzője vagyok egy olyan közleménynek is, amely az ökológiában használatos diverzitási indexek és a biodiverzitási mértékek összekapcsolását tárgyalja (Izsák–Papp, 1998b).

Úgy tartom, hiba lett volna, ha előadásomban a kvantitív módszereket illetően részletekbe mennék, vagy valamennyi munkánkat ismertetném. Engedjék meg mégis, hogy munkáink néhány eredményét megmutassam.

Nemcsak fejtegetéseim, hanem a kvantitatív feldolgozás is lehetőleg szigorú protokoll szerint végrehajtott terepi mintagyűjtésekre alapul. Itt a száraz birkalegelőkön az egyes trágyacsomókon izolátoros számlálással nyert mátrix *részletét* mutatom (1. táblázat). Miután 122 légyfajt találtunk, a mátrixnak 122 sora van. A 32 oszlop mindegyike 20–20 izolátor összegzett adatait jelenti. Egy „nagyítás” (2. táblázat), amely csak a kunszentmiklósi mintákat és a kis trágyalegyek családja fajai egy részének egyedszámait mutatja. Egy-egy oszlop

Hazai száraz birkalegelők ürülékcsomóin izolátorokkal gyűjtött kétszárnyúak táblázatának részlete

	FP920603	FP920603	FP920916	FP921006	VB920513	VB920528	VB920528	VB930525	VB930909	VB930630	VB930914	KSZ910928	KSZ920519	KSZ920601	KSZ920616	KSZ920923	KSZ921013	KSZ930619	KSZ930602	KSZ930618	KSZ930622
<i>Cecidomyiidae</i> sp. 1.	3	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Sciariade</i> sp. 1.	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomidae</i> sp. 1.	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	7	2	0	1	0
<i>Chironomidae</i> sp. 2.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomidae</i> sp. 3.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Culicoides</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratopogoniade</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bibio hortulanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dilophus antipedalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dilophus febrilis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ectactia clavipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coboldia fuscipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Scatopse notata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Swammerdamella brevicornis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crossopalpus aenescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	2	4	3
<i>Crossopalpus flexuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crossopalpus humilis</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Crossopalpus nigrifella</i>	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Drapetis assimilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Drapetis flavipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10	0	0	0	5	2	3	0
<i>Trachydromia brevipennis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A legyek ritkaságáról

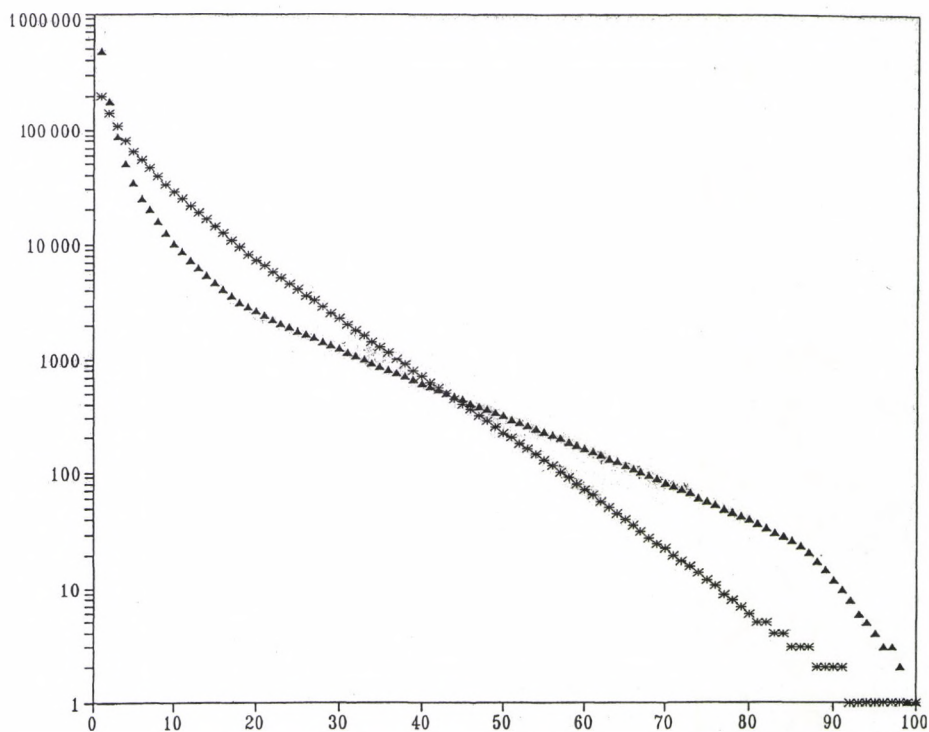
2. táblázat

Az 1. táblázat egy nagyítása: a kunszentmiklósi mintákban talált kis trágyalegyek fajaiknak egy része

Species	KSZ 910926	KSZ 920519	KSZ 920601	KSZ 920616	KSZ 920923	KSZ 921013	KSZ 930519	KSZ 930602	KSZ 930615	KSZ 930622	KSZ 930910
<i>Sphaerocera curvipes</i>	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Ischiolepta pusilla</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ischiolepta vaporariorum</i>	0	1	0	0	0	0	7	0	0	1	0
<i>Lotobia africana</i>	4	0	1	2	0	2	0	3	3	16	1
<i>Lotobia pallidiventris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Crumomyia nigra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lotophila atra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Copromyza equina</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Norrbomia costalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Norrbomia hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Norrbomia sordida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Norrbomia somogyii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

gyűjtései csak néhány órát, ám az identifikációval együtt akár több napot is igénybe vettek.

A szimulációs modell működését megpróbálom képszerűen leírni. Képzeljünk el egy nagy urnát, amelybe százféle golyót teszünk! Ilyen sokféle színt nehéz volna megkülönböztetni, ezért írunk a golyókra számokat. Tegyük az urnába pl. 1 millió golyót úgy, hogy a legnagyobb számban beletett golyókra 1-et, a második leggyakoribbra 2-öt írunk, és így tovább; a századik félelétől már csak 1 db golyó kerül az urnába. Természetesen akkor teremtünk hivatkozási alapot, ha az egyes féleségek frekvenciájának eloszlása (a frekvenciavektor) a lehető legpontosabban illeszkedik egy-egy ismert eloszláshoz. A 8. ábrán egy csonkított lognormális és egy logaritmus sorozateloszláshoz igen jól illeszkedő frekvenciasor van ábrázolva a frekvenciák nagyságának csökkenő sorrendjében. Az y tengely logaritmus beosztású. Keverjük el a golyókat, hogy csak a véletlen szabja meg az eredményt; majd húzzunk az urnából meghatározott számú golyót, és nézzük meg, melyik féleségből mennyi került pl. 500 kihúzott közé. A számítógép jó szoftverrel ezt persze igen gyorsan és tetszőleges alkalommal megteszi (az urnahasonlatra utalva:



8. ábra. A numerikus experimentációs cikk (Oikos, 79, 1, 191–194) két szimulációs modellje: egy lognormális (M480362, háromszögek) és egy logaritmikus sorozatú (M199112, csillagok)

visszatevéses módon). 50 és 100 „fajos” modelleket szerkesztettünk más-más frekvenciákkal, majd 250, 500 és 1000 egyedet választottunk 200-szor, 100-szor, illetve 50-szer. Az egyes modelleket vezető frekvenciájuk alapján azonosítottuk, pl. az előbb bemutatott csonkított lognormális modell az M480362-es, amelyben 100 fajból az 1 millió között a leggyakoribból 480 362 egyed van.

Az előfordulási osztályokban tapasztalható bimodalitás vizsgálatára két 50 fajos és egy 100 fajos csonkított lognormális, valamint egy 100 fajos logaritmikus sorozatmodellt (8. ábra) 20-20 tesztben futattunk, 1-1 tesztben összesen 50 000 golyót húztunk (azokat persze 250, 500 vagy 1000 kihúzása után „visszatettük és elkevertük”).

Úgy gondolom, bebizonyítottuk, hogy javasolt új eljárásunk még az egyébként értékes ES(m) fajszámbecslési eljárásnál is jobb (3. táblázat, vö.: 4. táblázat). Amikor a modelleket fajszámbecslésre használtuk, annyi golyót

A legyek ritkaságáról

húztunk ki 1-1 rekordként, amennyi példányt a terepen fogtunk. Ezt azonban 100-szor végeztettük el a géppel, így átlagot, minimum- és maximumértékeket tudunk megadni (4. táblázat).

3. táblázat

A várható fajszám ($ES(m)$) értéke és a talált fajszám egybevetése a kunszentmiklósi mintákban (bővebben: Papp et al., 1998)

	n	S_0	Community					
			KSZ 20		KSZ 21		M 305262/100	
KSZ 910926	20	12	8	A	6	A	9	A
KSZ 920519	78	24	16	A	12	A	16	A
KSZ 920601	175	22	23	*	17	A	22	*
KSZ 920616	68	19	15	A	11	A	15	A
KSZ 920923	8	6	5	*	4	A	5	*
KSZ 921013	48	12	12	*	9	A	13	*
KSZ 930519	543	25	40	F	30	F	31	F
KSZ 930602	4733	24	–		–		53	F
KSZ 930615	183	24	24	*	18	A	22	*
KSZ 930622	212	19	26	F	19	*	23	F
KSZ 930910	41	11	12	*	9	A	12	*
KSZ 930916	37	15	11	A	8	A	12	A
KSZ 930928	472	20	37	F	28	F	30	F
KSZ 931013	980	20	52	F	40	F	37	F
KSZ 940519	751	36	46	F	35	*	34	*
KSZ 940602	107	23	19	A	14	A	18	A
KSZ 940608	226	24	26	*	20	A	24	A
KSZ 940614	135	18	21	F	15	A	20	*
KSZ 940615	339	21	32	F	24	F	27	F
KSZ 940621	182	23	24	*	18	A	22	*
KSZ 940628	343	23	32	F	24	*	27	F

(n: egyedyszám, S_0 : talált fajszám, A: alulbecsült, F: felülbecsült, *: „jó” becslés: a különbség $\leq 0,1 \times$ a két érték nagyobbika)

Szimulációs eredmények: Modell 305262/100 és Modell 480362/100. A fajsza-
mok átlaga, minimuma és maximuma 100-100 szimulált mintában

Modell 305262/100

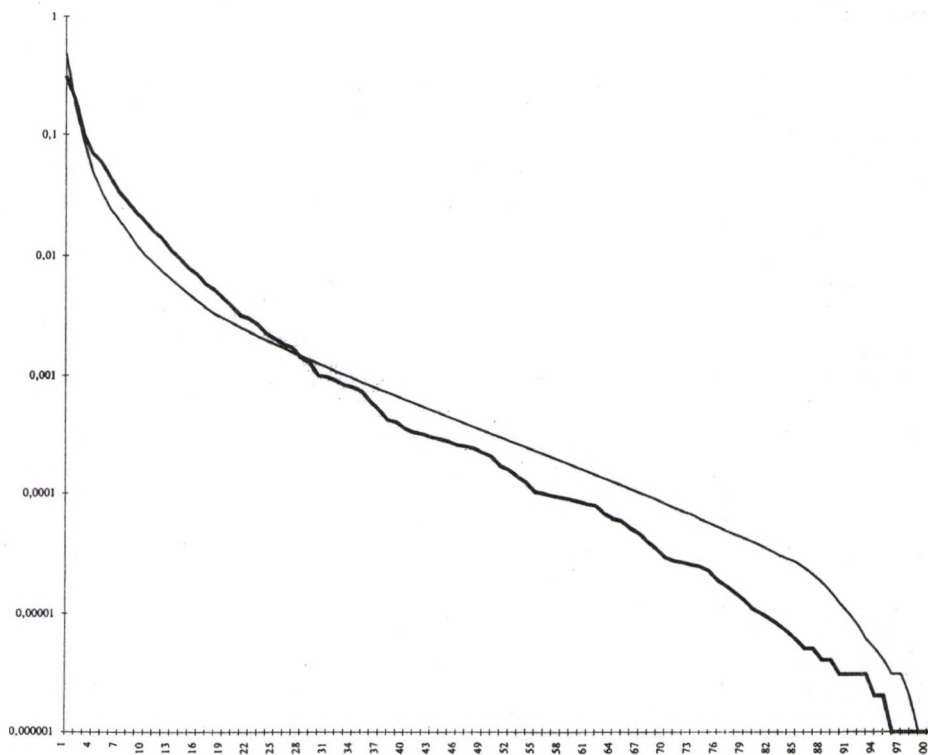
	n	S_0	Átlag	min.	max.	S^*
FP 920603	348	34	27,23	22	32	39,8
FP 920603	208	23	23,69	17	29	46,6
FP 921006	45	17	12,83	8	19	19,0
VB 920528	289	28	25,65	20	31	71,5
VB 920513	114	27	19,12	13	27	47,7
VB 920526	130	27	19,96	16	26	41,2
VB 930525	130	15	19,96	16	26	218,7
VB 930630	88	20	16,95	12	21	22,7
VB 930914	47	15	13,09	8	19	17,2
KSZ 920519	78	24	16,06	10	21	28,8
KSZ 920601	175	22	22,25	16	29	61,1
KSZ 920615	183	24	22,71	18	30	44,3
KSZ 930622	212	19	23,25	18	29	32,1
KSZ 930916	37	15	11,73	8	17	18,6
KSZ 940621	182	23	21,87	16	27	43,3

Modell 480362/100

	n	S_0	Átlag	min.	max.	S^*
KSZ 920601	175	22	20,94	16	28	61,1
KSZ 930519	543	25	33,17	25	41	72,7
KSZ 930615	183	24	21,67	14	27	44,3
KSZ 930622	212	19	22,92	17	32	32,1
KSZ 930928	472	20	31,44	25	37	122,6
KSZ 940519	751	36	37,51	29	46	54,6
KSZ 940615	339	21	27,73	21	34	210,7
KSZ940628	343	23	27,55	21	34	nem számított

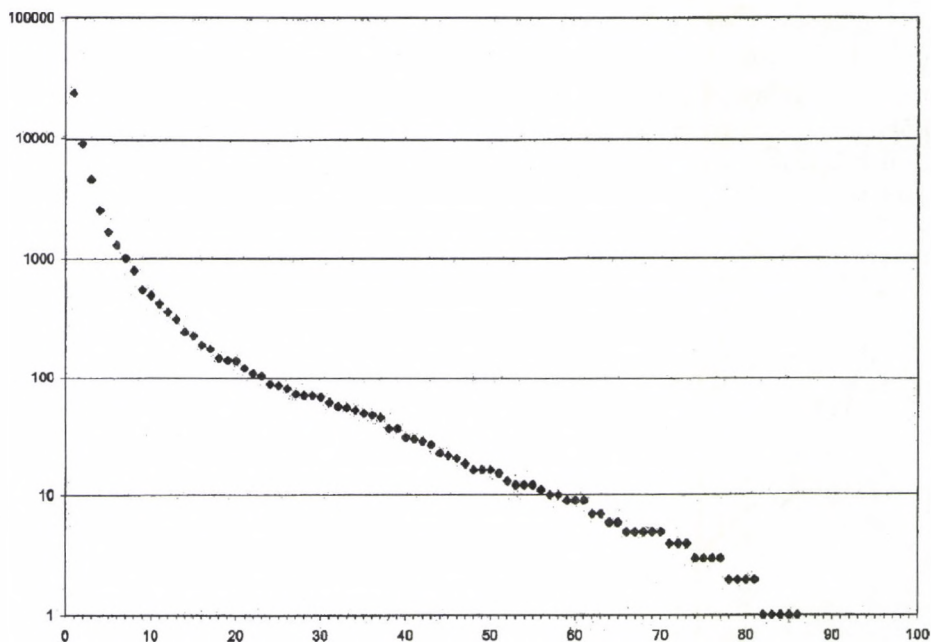
(S_0 : talált fajsza-
m, S^* az illesztési tesztből)

A felhasznált két modell nemcsak a vezető frekvenciában, hanem a középső (50. faj) frekvenciájában és a görbék középső, közel egyenes, alfa-szakasza meredekségében is eltér (9. ábra). Az elemzést az befolyásolja, hogy a kettő közül melyik frekvenciaeloszlást tartjuk valószínűbbnek a természetben. A szimulált fajszámoktól való *lényeges* eltérés az adott természetes szituációban a fajösszetételben a véletlentől való *lényeges* eltérést, azaz szisztémás okot jelenthet.



9. ábra. A fajszámbecslésnél használt két modell ($M\ 480362/100$, vékony vonal és $M\ 305262/100$, vastagabb vonal) frekvenciaeloszlása

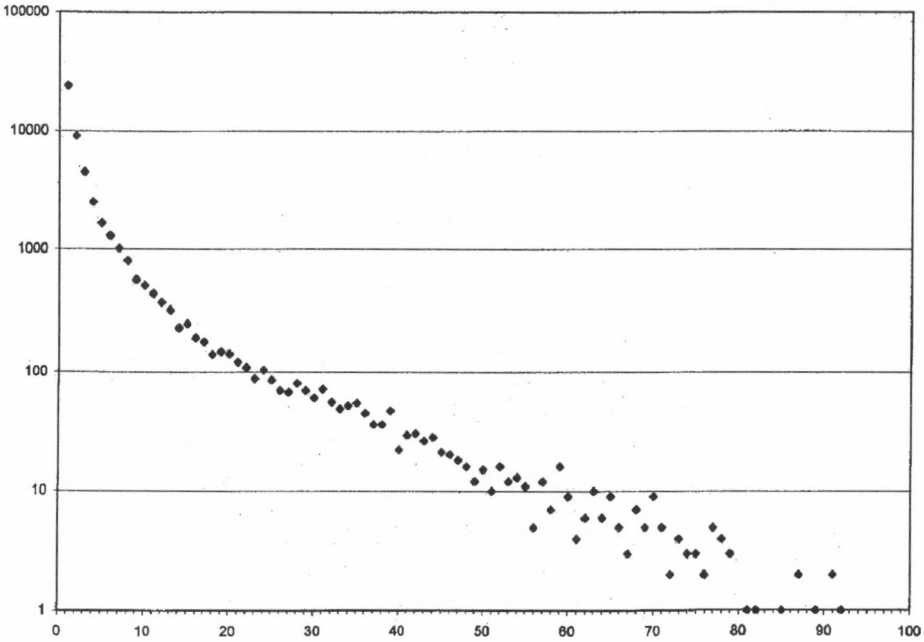
Hangsúlyozom, hogy munkánk a módszertani lehetőségre mutat rá, egy-egy mintasorozat elemzésekor tehát a fajszámban, a vezető frekvenciában, a középső (50. faj) frekvenciájában és a görbék középső, közel egyenes, alfa-szakasza meredekségében különböző modelleket kell szerkeszteni. Ez nagy munka, ezáltal azonban a közösségeknek a természetben lévő valódi fajösszetételére vonatkozó olyan utalásokat nyerhetünk, amelyeket egyelőre másként nem, és amelyek igen értékesek.



10. ábra. Az M480362 modellben 500-500 egyedat „húztunk” 100 alkalommal (összegyedszám 50 000), majd „csaltunk”: a fajokat egyedszám szerint sorba rendeztük. Sajnos, szükségképpen így járunk el minden terepi munkánkban

Eddigi közleményeinkben nem hangsúlyoztuk ugyan, de számunkra nyilvánvalónak tűnik, hogy a nagy fajszámú (diverz) közösségekkel dolgozó, a mintavételek száma és a begyűjthető egyedek száma tekintetében objektív körülmények (munkaidő, asszisztencia, pénz) által korlátozott kutatók korábbi gyakorlatukban nagyon sok helytelen következtetést vontak le, mert hagyták magukat becsapni Természet anyánk nagy véletlenjátéka által.

Alább az M480362-es modell 500-500 egyedszámmal való szimulációs adatait használom. Az 1. széria („test”) 100 recordjának összegzésével kapott 50 000 példány frekvenciáit tüntetem föl az előbb bemutatott módon (10. ábra). Ha a modell frekvenciagörbéjét ráfektetjük, az „Anya gyermekével; kiköpött anyja” szituációt látunk. *Az egész nem igaz!* Ha ugyanis a szimulált frekvenciákat az eredeti fajsorrendben tüntetjük föl, olyan csúnya képet kapunk, mint a 11. ábra. Már a 14-15. helyeken csere történne, lejjebb a véletlen egészen más sorrendet mutat, mint az eredeti volt. Pedig hát mi is mindig így járunk el, ha a valóságos adatainkat ábrázoljuk!



11. ábra. Ugyanezen eredmény, ha megtartjuk a fajoknak a modellben rögzített sorrendjét. Már a 14–15. helyen csere történik stb.

Számomra világos, hogy mindenki, aki eddig az egymást követő évek min-táinak fajösszetételét – a legegyszerűbben – a fajazonossági (Jaccard-) indexszel hasonlította össze, és a talált alacsony azonosságot „fajcsere”-ként interpretálta, tévedett. E modell 1–4. 100-as „test”-jéből egymás alatti párként, de egyébként véletlenszerűen választott 10 rekordpárnak számítottam ki a Jaccard-indexét (5. táblázat). Az 500 egyed 23-tól 37-ig változó számú fajt képviselt (a 100 helyett), a Jaccard-értékek pedig 0,405 és 0,591 közé estek. A régi szép cönológus-világ bonyolódni látszik: a feltételezett fajkészlet fajszámával és – tipikus esetben lognormális – frekvenciaeloszlásával egyező szimulációs modell adataiból kapott Jaccard-értékek és az azoktól szignifikánsan el nem térő természetbeli értékek bizony azt jelzik majd, hogy a természetben egyik évről a másikra a véletlen változásokon túl nem történt semmi (legalábbis mi nem találtunk semmit).

Az ESS („expected species shared”) hasonlósági index, amelyet talán „közösként várható faj”-nak fordíthatunk magyarra, számomra igen érdekes, mert paraméterének beállításával változtatható az érzékenysége a ritka fajok előfordulására.

Jaccard-index (fajazonosság)-értékek

<p>M480362 modell 500 egyed, 10 recordpár 23–37 faj</p> <p>$J_{i,i+1} = 0,405-0,591$</p>
<p>Száraz birkalegelők, 20-20 izolátor összege Kunszentmiklós, május 19-én: 1992: 78 légy, 24 faj, 1993: 543 légy, 25 faj, 1994: 744 légy, 36 faj</p> <p>$J_{2,3} = 15/34 = 0,44$ $J_{2,4} = 17/43 = 0,40$ $J_{3,4} = 15/46 = 0,33$</p>
<p>Ugyanott, egymást követő napokon (1994. jún. 14. és 15.) 14.: 135 légy, 18 faj, 15.: 339 légy, 21 faj</p> <p>$J_{1,2} = 11/28 = 0,39$</p>
<p>Két, 20-20-as sorozat egymás mellett (Forráspusztá, 1992. jún. 3.) 1: 348 légy, 34 faj; 2: 206 légy, 23 faj</p> <p>$J_{1,2} = 18/39 = 0,46$</p>

Szemléletesen úgy mutatható be, hogy két készletből véletlenszerűen, azonos számú egyedet fogunk ki (ez a szám az m paraméter), amely 1-től a kisebbik készletünk fele egyedszámáig választható, és megnézzük, hogy abban hány közös fajt találtunk. Mi a száraz birkalegelők trágyacsomókon végzett izolátoros légy-számlálás és a léglankton tálcspadákban való „kiüledése” légyadatait hasonlítottuk össze. Izsák János ötlete alapján az egymás után következő gyűjtőnapok adatain dolgozva tapasztalatot nyerhettünk a trágyacsomók és a léglankton legyei fajösszetételének stabilitására vonatkozóan. Előbb a képletek, majd a kiszámított értékek (6. táblázat), illetve az $m = 20$ és az $m = 50$, azaz a ritka fajokra legérzékenyebb paraméterű index számadatainak ábrázolása (12. ábra: A–D).

$$ESS(A, B, m) = \sum_i (1 - (1 - p_{Ai})^m)(1 - (1 - p_{Bi})^m),$$

ahol p_{Ai} és p_{Bi} az i -edik faj előfordulási valószínűségének várható értéke az A és a B mintában ($m = 1, 2, \dots$)

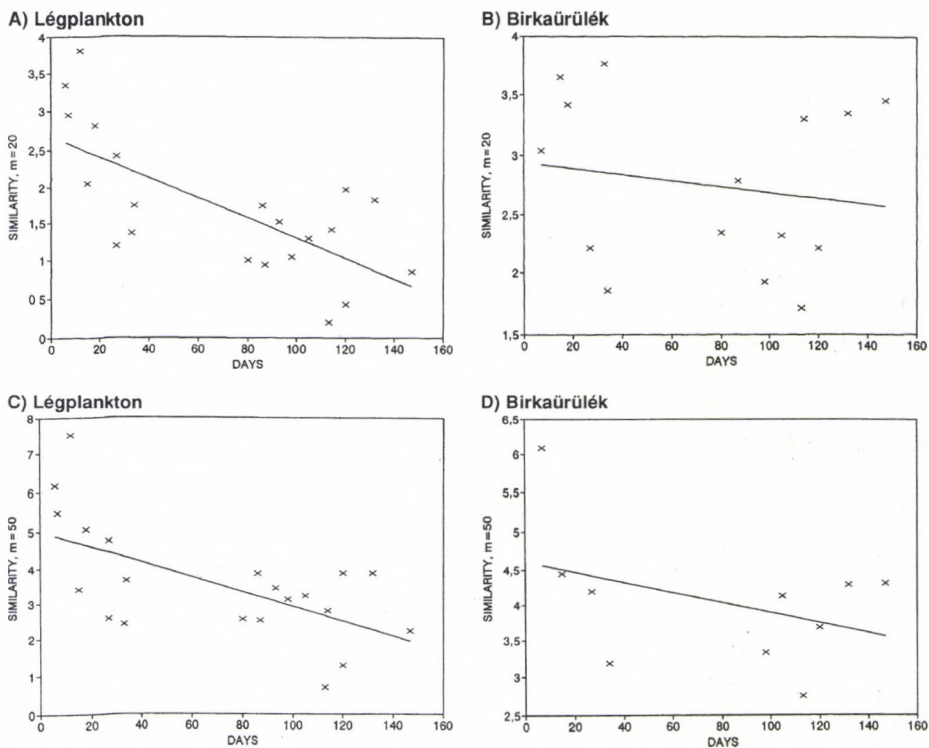
A legyek ritkaságáról

6. táblázat

Az „expected species shared” értékei a léglankton és a birkaürülék izolátoros légymintáinak párpain és az önhasonlóság értékei

ΔD	Léglankton			Birkaürülék			
	m = 1	m = 20	m = 50	m = 1	m = 20	m = 50	
6	0,080	3,347	6,162	0,154	–	–	
7	0,080	2,944	5,467	0,324	3,038	6,084	
12	0,055	3,807	7,502	0,141	–	–	
15	0,281	2,052	3,408	0,236	3,652	4,440	
18	0,045	2,805	5,033	0,161	3,413	–	
27	0,106	2,416	4,736	0,117	2,210	4,191	
27	0,041	1,191	2,562	0,084	–	–	
33	0,062	1,363	2,417	0,090	3,765	–	
34	0,082	1,749	3,654	0,093	1,852	3,187	
80	0,011	0,999	2,556	0,219	2,342	–	
86	0,022	1,751	3,855	0,151	–	–	
87	0,007	0,939	2,523	0,287	2,796	–	
93	0,021	1,525	3,448	0,197	–	–	
98	0,009	1,047	3,127	0,147	1,922	3,337	
105	0,015	1,296	3,230	0,200	2,324	4,133	
113	0,004	0,196	0,698	0,065	1,708	2,476	
114	0,016	1,422	2,797	0,107	3,304	–	
120	0,034	1,974	3,865	0,090	2,213	3,684	
120	0,003	0,420	1,266	0,173	–	–	
132	0,030	1,836	3,875	0,125	3,351	4,291	
147	0,010	0,847	2,231	0,210	3,453	4,314	
Önhasonlóság ($\Delta D = 0$)							
D	M						
19	05	0,160	4,626	10,975	0,284	3,653	5,456
15	06	0,260	3,608	S 6,864	0,412	3,336	8,218
22	06	0,177	4,556	8,988	0,298	3,862	7,159
10	09	0,249	4,422	7,315	0,240	6,437	–
16	09	0,201	4,663	9,732	0,142	–	–
28	09	0,168	4,952	8,506	0,308	3,652	4,844
13	10	0,749	1,609	2,917	0,272	4,079	5,085

(D: nap, M: hónap, ΔD : időkülönbség napokban)



12. ábra. Az „expected species shared” értékek ábrázolása az időkülönbség függvényében
 A) légplankton, m = 20; B) birkaürülék, m = 20; C) légplankton, m = 50; D) birkaürülék, m = 50

Az ESS legkisebb varianciájú torzítatlan becslése

$$\hat{ESS}(A, B, m) = \sum_{i=1}^s \left[1 - \left(\frac{N_A - n_{Ai}}{N_A} \right) / \left(\frac{N_m}{N_A} \right) \right] \cdot \left[1 - \left(\frac{N_B - n_{Bi}}{N_B} \right) / \left(\frac{N_m}{N_B} \right) \right],$$

ahol N_A, N_B a teljes mintanagyság, n_{Ai} és n_{Bi} az i -edik faj frekvenciája az A és B mintában.

Ha az ESS -t elméleti maximumával osztjuk $(ESS(A,A,m) + ESS(B,B,m)/2)$, a *normalizált expected species similarity indexet*, a $NESS$ -t kapjuk (Grassle–Smith, 1976). A $NESS$ 0 és 1 közé esik: $0 \leq NESS(A,B,m) \leq 1$.

Egy harmadik index, a *dissimilarity index* ($DISS$) a fajok várható száma, amelyek csak a populációk egyikében fordultak elő, a $NESS$ -indexből könnyen levezethető mint

$$DISS(A,B,m) = ESS(A,A,m) + ESS(B,B,m) - 2 ESS(A,B,m).$$

A léglankton illesztett egyenese nemcsak nagyobb negatív meredekségű, hanem az illesztés a három közül egyiknél sem, míg a trágyacsomókon mindhárom paraméternél szignifikáns. Tehát ez a módszer elég érzékeny arra is, hogy kimutassa a trágyacsomók pionír, a jól szervezett közösségekéhez viszonyítva instabil légyközösségének bizonyos fokú időbeli stabilitását.

A ritkaság kvantitatív megközelítésének természetesen még sok más útja is van. Azt gondolom, a paraméteres diverzitási és hasonlósági indexek, amelyeknek megmutatjuk a ritka fajokra való érzékenységet (más esetekben az érzéketlenség hasznos), az eszköztár elengedhetetlen részei. Lehet azonban, hogyha valaki ökoszisztémák működését hasonlítja össze, jobban jár, ha csak a közös fajokat veszi tekintetbe, a ritkák „büdös végét” levágja (sok fajt és kevés, rendetlen egyedeket veszít), majd valamely koncentrátsági indexet alkalmaz, mert az informatívabb lehet. A részletekre most nem térhetek ki.

A ritkaság okainak feltárásakor a források szűkösségét mint magyarázó elvet biztosan elvethetjük. A valóságban mind a növényevő, mind a holt szerves anyagokat fogyasztó (szaprofág, koprofág stb.) repülő rovarok forrásai az igényekhez képest rendszerint bőséges mennyiségben vannak meg. Ezt a legyekre vonatkozóan számos adattal magam is megmutattam.

Nem a ritkaság direkt vizsgálatát jelenti, de könnyen érthető módon erősen átfedő kapcsolatban van vele a legutóbbi 4 évben, a hazai középhegységi erdőkben a pontszerű táplálékforrások guildjein végzett gyűjtéssorozat. Azt találtuk, hogy a valóságban a föllet objektumok (csigatetemek, vadak trágyája, taplógombák, penészes kalaposgombák, fák sebei stb.) igen jelentős része egészen egyszerűen „üres” volt. A látszólag nagyon megfelelő forrásokon nem találtunk sem legyet, sem bogarat (tehát a forrásra „jellemző” domináns fajok egyedeit sem). Az a fajkészlet, amely 1-1 konkrét forrásfajtán megjelenhet mint fogyasztó egyed vagy akár mint szubsztrátot kihasználó, abban fejlődő fajpopuláció, a legtöbb forrás tekintetében igen nagy. Ennek a készletnek realizált részét 1-1 kiválasztott helyen való mintagyűjtés-sorozattal kaphatjuk, de csak többéves munkával van esély arra, hogy a fajkészlet számottevő részét feltárjuk.

Az eredmények általánosíthatóságának megítélésénél másfelől különös óvatosságra int az a tény, hogy többször egy-egy fajta, az emberi szemlélet számára „azonos” pontszerű forráson helyről helyre majdnem teljesen különböző fajösszetételű összletet találtunk (tehát, mintha csak „satellite” fajok lennének, „core” fajok nélkül).

Egyik legfontosabb eredményünk talán az, hogy meggyőző adatsorokkal demonstráltuk: a pontszerű táplálékforrásokon – legalábbis bizonyos fajtáin – az egyes fajok abundanciája nemcsak a konkrétan ható környezet paraméte-

reitől, hanem az illető térpont rovarpopulációinak közeli múltjától (históriájától) is függ. A Szendehely, Keskenybükki-patak völgyében, az Aranyoskút-forrás alatt 3 éven át az év közel azonos napjain speciális csapdákkal éticsiga-tetemeken gyűjtött, illetve azokból kinevelt legyek elemzése alapján tettem a fenti kijelentést. A magyarázat kézenfekvő: a közel pontszerű forrásokban fejlődő populációk diszperziójából, terelés nélkül, csak igen hosszú idő alatt alakulhatna ki egyenletes eloszlás (amely periódus valószínűleg hosszabb az egyedek élettartamánál). Egy „közel múltbeli” csigadögön igen nagy számú légy fejlődik, ha pedig e pont közelében friss dög támad, több állat jelenik meg rajta, mint egy másik, a faj számára *egyebekben megfelelőbb* ponton.

Arra a kérdésre, hogy az egyes táplálékforrásokon mennyire ismétlődő a fajösszetétel, a dominánsnak-szubdominánsnak talált fajok egyedszámai alapján lehet-e valódi strukturális jellegeket tulajdonítani a „közösségeknek”, igenlő választ kevés esetben adhatunk (*Fomes fomentarius* taplókon a *Hirtodrosophila confusa*, ősz végén rókaürülékek esetében az *Oldenbergiella seticerca* meghatározóan domináns, sok más példát nem is igen mondhatunk). Az esetek többségében megjósolhatatlan nemcsak a fajösszetétel, hanem a domináns-szubdomináns fajok neve is.

Még a szemre azonos táplálékforrások legyeinek fajösszetételében is sokszor igen nagy különbségeket kaptunk, tehát a források egymáshoz való hasonlíthatósága, általános fogalmi megragadhatósága (a „konnexus” fogalom értelme) kétséges számomra. „Kívülről befelé” (esetünkben az erdőkről) gondolkodva érdemes megtartanunk abban a kvalitatíve pontos megközelítésben, ahogyan azt Balogh János klasszikus könyvében tette. A táplálékforrások pontos minősége, nagysága, perzisztenciája, a megújulás valószínűsége, illetve a „megújulás” konkrét helyeinek véletlenszerű változása, az egyes fajok evolúciósan kialakult vagilitása és összetett képessége az új források megtalálására, *valamint az adott helyen az adott időben rendelkezésre álló fajkészlet* mind nagyon fontos tényezők, amelyek meghatározzák a létező forrásokon megjelenő fajpopulációk aktuális frekvenciáját. Most még csak ott tartunk (velem együtt ez emberiség is), hogy *elkezdjük a jelenségek szintjén e guildék frekvencia-eloszlásának megismerését.*

A pontszerű táplálékforrások guildjeit mint színes, helyről helyre változó mintázatot képzelhetjük el a stabil közösségi textúrát megjelenítő abundáns és domináns erdei fajpopulációk struktúrájában. A vizsgált középhegységi patak völgyi erdőknek a kétszárnyúak körében is megvannak a domináns növényevő populációi (bükkösökben a *Mikiola fagi*, gyertyános tölgyesekben több faj együttese), illetve az avar lebontásában (felaprózásában) jelentős

fajok, mint a *Bibio marci*, több *Tipula* és *Fannia* faj, számos, bár kevésbé gyakori korhadéklégy- (*Lauxaniidae*) faj, sok apró árnyékszúnyog (*Sciaridae*) stb. Ezekhez képest a pontszerű táplálékforrások/on/ban élő fajpopulációk ritkák és „rendetlenek”, ritkaságuk miatt jelentéktelenek az anyagforgalomban és energiaáramlásban. Miután jelenlétük (sok száz faj!) esetleges, bizonyosan helytelen volna bármiféle meghatározó szerepet tulajdonítanunk ezeknek az erdei ökoszisztémákban (a rendszermodellekbe mint zajforrás vagy funkció nélküli elemek építhetők be). A redukcionista számára létezésük önmagában baj. Ha azonban törekvünk a természet valódi struktúráinak, a földi biodiverzitás gazdagságának megismerése, a pontszerű táplálékforrások rovar-guildjeit is tanulmányoznunk kell.

Bár az eddigi eredmények még nem alkalmasak arra, hogy a pontszerű táplálékforrások légy-guildjeiről erős általánosításokat tehessünk, úgy látszik, a források alapvető tulajdonságai alapján kétfajta csoport elkülöníthető:

a) azon források guildjei, amelyek mint microsite-ok évről évre ugyanott újulnak meg; ilyenek pl. a taplógombák;

b) olyan források guildjei, amelyek véletlenszerűen bárhol megjelenhetnek; ilyenek az ürülékek vagy a döglött csigák guildjei. Fontosnak tartom megjegyezni, hogy a kétféle csoport állatai diverzitásában nem látok különbségeket.

Valószínűnek látszik, hogy a ritka rovarfajok magas arányának egyik oka, hogy nagyon változatos és önmagukban is ritka, pontszerű táplálékforrások igen nagy számú ritka fajt tartanak fent. Amint többféle forrással megmutattam, a ritkaság első sorban nem arra vezethető vissza, hogy a kisméretű forrás kevés egyedet képes felnevelni. Ezek, bár valóban nem lehetnek oly számosak, mint az erdei avarban fejlődő fajok vagy a vegetáció milyenségét meghatározó domináns növényfajok fitofágjai, emberi mértékkel mérve kicsiny tömegű (méretű) forrásból irdatlan egyszámban termelődhetnek ki.

Egyetlen éti csigából 774 púposlegyet neveltem. Egy 15 cm átmérőjű faodúban talált lódarázsészek kevesebb mint 4 literes fészekalzatából 16 fajhoz tartozó 1295 kétszárnyú bűjt ki 1997-ben. Idén egy másik odú törmelékéből, amelyben szintén lódarázsészek volt, majd erdei egerek (*Apodemus sp.*) költöztek bele, már több mint 6000 légy példányt neveltünk. Egyetlen, kb. 50 g-os gombatermőtestből több mint 500 kicsi légy fejlődött (50 000 mg vs 500*5 mg = 2500 mg élősúly). A *Laetiporus sulphureus* tapló egyetlen közepes méretű termőtestjéből több mint 7000 hollyvát gyűjtöttük. Ezek a példák mutatják a másik oldalról, hogy egy-egy erdőben honnét támad mégis oly sok és sokféle légy és más rovar.

Sokkal fontosabbnak látszik az a szempont, hogy a véletlenszerűen jelentkező forrásokat majdnem véletlenszerűen találják meg a szaporító példányok.

Amint már említettem, a keresés közben a példányok óriási tömege elvész. Nem csoda, hogy a fenti a) csoport egyik évről a másikra való reprodukáltsága messze jobb, mint a b) csoporté.

Egy közleményünkben (Papp-Ádám, 1996, 95) diagramban foglaltuk össze, miként is láthatja egy kis koprofág légy a környezetét. Most úgy gondoljuk, ez más életmódú legyekre is érvényes lehet. A repülő legyek (vagy más rovarok) „új” (utódjaik felnövekedéséhez alkalmas) forrásokat keresnek kikelésük után, és egyedeik többsége ennek a keresésnek során vész (pusztul) el. Azok, amelyek alkalmas forrást találnak, igyekeznek a forrással kapcsolatban maradni (kémiai, szagstimulusok révén). Ennek kétféle következménye van az ilyen rovarok kutatói számára: ha a legyeket zavarás éri, csak rövid távolságra menekülnek el, hogy azután azt újra megtalálhassák, illetve, hogy viszonylag hosszú időnek kell eltelnie ahhoz, hogy ott összeverődjenek, vagy újra összegyülekezzenek. Különösen hűvös őszi időben nem várhatunk sok és változatos légyközösséget pl. friss trágyán: a szagok lassabb terjedésének következménye, hogy a verbuválódás ideje is hosszabb a trágya környezetéből.

Szemléletileg igen fontos az a becslésünk, amely szerint – legalábbis a két-szárnyúak, valószínűleg a bogarak tekintetében is – *a pontszerű táplálékforrások fajpopulációi adják a vizsgált erdők fajdiverzitásának többségét*. A becslés részleteit közleményben foglalom össze; addig is bárkit megismertethetek e becslés részleteivel.

Mindössze két olyan mintaterületem volt, amelyre nézve ilyen összegzést elvégezhettem (a Fáni-völgy a Vértesben, illetve a Keskenybükki-patak völgye a Börzsönyben). Számszerű, a pontos becslés látszatát keltő adatok helyett, kérem, fogadják el az alábbi megfontolásokat. Dely-Draskovits 128 fajt nevelt kalaposgombák termőtestjeiből. Egy 3 éves program során 180 fajt gyűjtöttem humánfécészen középhegységi erdők patak völgyeiben, ugyanazon helyeken 150 fajt almacsalétken (ezek között 40 *Drosophilidae* fajt). Ha a mostani 4 év gyűjtéseinek eredményeit ezekhez adjuk, és megállapítjuk, hogy egy-egy fajkészletben alig van átfedés, igen nagy számok jönnek ki. Márpedig nem állíthatjuk, hogy a taplógombák, a fák kicsorgó nedve, a döglött csigák, illetve kismérsők, a néhány fészek (madár és rovar), az erdei állatok ürüléke kiteszi az erdőkben fellelhető „pontszerű” táplálékforrások egészét. Például fajok százai fejlődnek a korhadó fában: Dely-Draskovits et al. (1991) becslése szerint a nem növényevő erdei fajpopulációk 80%-a ebben fejlődik (a szám talán túlzás, de máris bizonyos, hogy a korhadó fa kiemelkedő szerepet játszik az erdők állatai diverzitásának fenntartásában).

Miután mindegyik most vizsgált forrás holt szerves anyag, a becslés fontos része, hogy milyen arányban léteznek fitofág, ragadozó-parazitoid-parazita és

holt szerves anyagokban fejlődő fajpopulációk. Korábban közzétett becslésem szerint (Papp, 1993b) a hazai, feltehetően 9500–10 000 fajt számláló légyfauna 16%-a fitofág, kb. 25% tartozik a ragadozó-parazitoid kategóriákba (az igazi paraziták száma elenyésző), így a fajok 59%-a fejlődik holt szerves anyagokban.

A fentieket egyben végiggondolva, még ha egy-egy, sok hektárnyi közép-hegységi erdei patakvölgyben legalább 1000, legfeljebb 2000 légyfaj képviselőit tételezzük is föl, a pontszerű táplálékforrásokon megjelenő, illetve azokban fejlődő fajképviseletek száma többséget jelenthet.

Véleményem szerint az egy-egy állatközösségben található ritka fajok arányára vonatkozó legtöbb eddigi becslés hibás eredményű volt. Egy ilyen becslést csak akkor szabad megkockáztatni, ha a szigorúan kiválasztott helyen több éven keresztül rendszeres, a pontszerű táplálékforrásokra is kiterjedő mintavételezés (gyűjtőmunka) folyt. *A ritka fajok aránya a körülményekből fakadóan mindig alulbecsült.* A vizsgálatok adott szakaszában ismerjük a domináns-szubdomináns fajok mindegyikét, számosat a közepesen gyakoriakból, a ritkák hosszú-hosszú sorának azonban csak az „elejét” (az ideális frekvenciasorban nem feltétlenül csak a dominánsokhoz közelebb állókat). Egy ritka növény oligofág fogyasztója vagy egy kevésbé gyakori fitofág légy parazitoidja természetesen a holt szerves anyagokban fejlődőkkel egyenrangúan és hasonló mértékben lehet ritka.

Szándékosan nem érintem annak a kérdésnek konkrét eredményeimre való vonatkoztatását, hogy mi a diverzitás és az „ökoszisztéma funkciója” közötti viszony, jöllehet, adataimból és azok interpretálásából kiolvasható bizonyos válasz. Állást tudok foglalni viszont abban a kérdésben, hogy szabad-e biomonitoring céljaira az ilyen életmódú jószágokat vagy részben ismeretlen életmódú állatcsoportokat kijelölni. Az ismeretlen ökológiai hátterű vagy egyik évről a másikra hektikus egyedszámváltozásokat produkáló fajpopulációk nem indikálhatják a környezet (környezeti paraméterek) makrováltozásait sem. Jobb ezt belátnunk, és mentálisan elviselnünk, hogy „kimaradunk” bizonyosfajta megbízásokból, semmint tisztességesen feltett biomonitorozási kérdésekre használhatatlan vagy hamis válaszokat adnunk.

A bevezetőben rámutattam, hogy milyen kevés általánosítható van a „ritkaság”, a „ritka fajok” tudományos fogalmi körül. Ha ez igaz, van-e okunk bármiféle általános megállapításokat keresgélni e fajok evolúciójáról? Elismérem, az alábbi gyöngé diszkusszióban inkább a ritka rovarok olyan, közösnek mondható *ökológiai* sajátosságait hangsúlyozom, amelyek fontosak lehetnek evolúciós tekintetben is.

A rovarok ritkaságának ilyenfajta elemzése néhány triviális tényből indulhat ki:

1. A potenciális és az aktuális populációnagyság az evolválódó fajoknak ugyanolyan fontos tulajdonsága, mint bármelyik morfológiai, élettani vagy más tulajdonság; (2.) a rovarfajok többsége ritka; (3.) minden faj ritka, amikor éppen keletkezik. Igen, a 3. pont nem mindig igaz, azaz vannak olyan fajátalakulások, amelyek nagy populációkban történnek, de ezek elemzését nem tartom jelen előadásomhoz szorosan tartozónak.

A ritka fajok génfrekvenciájára ható evolúciós faktorok közül a mutációk és a meiotikus sodródás pontosan olyan, mint a gyakori fajoknál. A migráció csak azoknál a fajoknál fontos, amelyek állandó forrásokat aknáznak ki, hiszen az új tűnékeny források (mint a kisebb döglött állatok, friss trágya stb.) megtalálására irányuló szétszóródás a migrációnak a szokásos értelemben való figyelembevételét inoperatívvá teszi. Igazából azt gondolom, hogy a génsodródás játssza a legfontosabb szerepet a ritka fajok speciációjában azáltal, hogy véletlenszerűen kiemelkedően fitt populációkat képes produkálni. Az ilyen esemény valószínűsége nagyon kicsiny, de a lehetséges esetek száma magas.

A ritka fajok ökológiailag interpretálható általános tulajdonságaiból az alábbiakat emelem ki:

A gyakori fajokkal szöges ellentétben, amelyeknél a kompetitív fajok populációi, meghatározott ragadozó fajok populációi, illetve a többé-kevésbé specifikus paraziták fontos tényezők az egyedszám korlátozásában, a ritka fajok egyedeinek többsége új források felkutatására irányuló aktivitásuk során vész el. Ennélfogva terjedésükben/szétszóródásukban (dispersal) a sztochasztikus folyamatok sokkal fontosabbak számukra annál, mint amit egy nagyon erős szelekciós nyomás jelentene elterjedési területük 1-1 térpontján. Másrésztől, egy ilyenfajta ritka fajnak jó terjedési potenciállal kell rendelkeznie, és fajtársfelismerő rendszerének is kifinomultnak kell lennie (a szelekció tehát ebben az irányban működik). Ezért azután az itt mondottak a röpképes legyekre vagy talán a repülő rovarokra érvényesek.

A ritka fajok nem vesznek részt kompetitív folyamatokban. Csak azért hívtam ezeket „törvényen kívülieknek”, mivel kis túlzással szólva *ott*, azokban a közösségekben, ahová ezeket tartozni véljük, tartósan egyetlen közösségi kényszerfeltétel hat rájuk: ne lépjenek túl egy bizonyos egyedszámot. Lokális kihalásaik és lokális rekolonizációjuk nemcsak hogy általános folyamatoknak számít, hanem úgy fogalmazhatunk, hogy ez a létmódjuk! Szükségtelen hozzátennem, hogy a gyakori fajok mércéjén mérve ez rengeteg kutatási problémát jelent, pl. ha meg szeretnénk határozni elterjedési területüket stb.

Sohasem mondtam, de még csak nem is gondoltam, hogy a ritka fajok populációira ne hatnának kényszerfeltételek. Mindössze arról van szó, hogy a ritka fajok létükkel tiltakoznak a limitáltság buta, leszűkítő értelmezése ellen, amelyben csak a kompetíciós, a predációs és néhány más, a mai nap könnyen modellezhető limitáltsági komponens kap értelmet. *A ritka rovarok egyedszámára ható legerősebb kényszerfeltételek azokon a közösségeken kívül érvényesülnek, ahová e lényeket tartozni véljük. Nem véletlen tehát 2-es sz. mottóm választása.*

Talán ma már közismert tételnek tekinthető, hogy a ritka fajok nemcsak 1-1 guilden belül vannak többségben, hanem az egyes taxonómiai csoportokon belül is. Ezt a jelenséget különféle nevű „szabályokként” írták le az ökológia hőskorában, pl. a Monard-szabály, a Monard–Balogh-szabály, azaz egy-egy genus csak 1 gyakori fajjal van képviselve a közösségekben, illetve egy meghatározott közösségen belül az egy genushoz tartozó fajok többsége ritka (Papp, 1993b). És éppen a gyakori faj populációi (amelyeknek ökológiai sajátosságai hasonlóak, ugyanazok a ragadozói és parazitái) védőernyőt képeznek a ritkák fölött. A ritka fajokat relatív gyakoriságuk arányában zsákmányolják és parazitálják, ebből adódik a ritka fajok törvényen kívüli – bizonyos vonatkozásokban *látszólag* kényszerfeltételek nélküli – pozíciója. Helytelen tehát arra gondolni például, hogy a ritka rovarparazitoidok ritka fajok parazitoidjai; olyannak lenni túlságosan „drága” volna.

Azok a speciációs folyamatok, amelyek ritka fajokból ritka fajokat produkálnak, közönségesek, és könnyen folynak, de legtöbbször jelentéktelenek is a földi makroevolúció fő vonalainak meghatározásában. Legfeljebb arra gondolhatunk jogosan, hogy sokkal több faj pusztult ki a Földről, mint korábban képzeltük. Természetesen a rovarok evolúciós története során elő kellett fordulnia olyan eseteknek, amikor egy ritka faj gyakorivá vált. A gyakori fajnak azonban kompetitív, predációs és más kölcsönhatásokban kell rátermettnek bizonyulnia. A rovarfajok többsége azonban nem fogadja el ezeket a kihívásokat, és ezért ritka marad.

Egy gyakran mutatkozó faj evolúciós fejlődése érési folyamat. *In statu nascendi* a mi szempontunkból érdekes fajok a fizikai (földrajzi) vagy/és ökológiai térben izolálva vannak (és alacsony egyedszámban léteznek). Amikor azonban egy ilyen faj izoláltsága megszűnik/feloldódik, potenciái és a reá ható kényszerfeltételek (a már létező fajokkal való kompetíciós, predációs és más kölcsönhatások révén) fogják meghatározni a speciáció további lépéseit. *Ebből a nézőpontból tekintve a ritka fajok éretlen fajok:* még (soha) nem érték el tartósan a konfrontációk fázisát (annyi, mint a kritikus fölötti egyedszámot). A gyakori fajok védernyője alatt azonban a ritkák fel vannak mentve a legtöbb közösségi kényszerfeltétel alól, így az anyatermészet fejlesztő laboratóriumának olcsó

objektumai. Bizonyos vagyok abban, hogy az „ígéretes szörnyetegek” a „próba – szerencse” elvét használva ritka fajok leszármazottai voltak. Elismerve tehát, hogy a makroevolúció menetét lényegesen a gyakori fajok határozzák meg, a ritkaság a próbálkozásoknak, kalandozásoknak jó feltétele lévén, az „ígéretes szörnyetegek” valószínűbben ritka fajokból származnak (azon feltételek között az anyatermészet erőfeszítéseit nem korlátozza kompetíció, és kevésbé korlátozza a predáció és a parazitáltság). A makroevolúció e színterét kártyajátékként felfogva, itt igen nagy számú játékos nagyon nagy számú kártyával játszik. Így némelyiknél összejöhet a royal flush.

Befejezés előtt még egy kis kiegészítés. Könnyen belátható, hogy a széles földrajzi elterjedésű, széles élőhely-toleranciájú és helyenként nagy lokális populációkat képező fajok is előfordulhatnak *lokálisan ritkaként!* Például elterjedésük határán, niche dimenzióik szélét reprezentáló habitatokban stb. Valóban, a legritkábban feltett kérdések egyike az alacsony abundancia problémái között, hogy azok a fajok, *amelyek egyébként képesek magas egyedszámú (domináns stb.) populációkat fenntartani, más közösségekben is előfordulnak, ám ott alacsony frekvenciákat mutatnak föl.* (Jól ismert példa a házilégy előfordulása közép-európai marhalegelőkön: ott kivételesen ritka.) Lehet, hogy ez a körülmény a gyakori fajok evolúciós stratégiájának fontos eleme: azokban az „idegen” közösségekben más fajok tartják föléljük a védernyőt. Az mindenesetre bizonyos, hogy számos közösségben „váltógazdaság” működik azon fajok között, amelyek képesek gyakoricént élni. Ez fontos egyensúlyozó közösségi toleranciatényező az egyes környezeti tényezők éves, szezonális vagy más változásaira. Ilyen példát mutattam levelező tagi székfoglalómban, ahol a hazai gabonaföldeken károsító (részben abundáns) aknázólégyfajok 3 egymást követő évben tapasztalt frekvenciáit tüntettem föl.

A ritkaság fogalmának általánosíthatóságában kimutatott problémák, a ritka rovarok életmódjának, életmenet-stratégiáinak és más evolúcióbiológiai sajátosságainak rendkívül nagy diverzitása nehézzé (ha nem lehetetlenné) teszi a ritka rovarok evolúciós aspektusaira vonatkozó általános érvényű kijelentések megtételét. Ami már most sejthető, hogy a „nagy” ökológiai invariancia-elvek, a populációgenetika általános modelljei és a speciációra vonatkozó uralkodó teóriák nem érvényesek vagy nem alkalmazhatók rájuk módosítás nélkül. *Csak hogy ez a kitétel nem jelenti azt, hogy ezeket a modelleket és teóriákat revidálni volna szükséges.* Mindazok érvényesek a gyakori (kulcs-) fajokra vonatkozóan, amelyek kontroll alatt tartják a meghatározó földi biotikus folyamatokat, az anyag- és energiaáramlást, és amelyek a biológiai természetű kényszerfeltételeket képezik. Másrésztől azonban *a minden fajra való általánosítás bizonyosan nem érvényes.*

Tudatában vagyok annak, nagyon nehéz megemészteni azt a tényt, hogy a *Föld állatfajainak többségét adó rovarok fajainak többsége ritka és az ökológiai folyamatok szempontjából jelentéktelen*. Amikor azonban a makroevolúció revolúciós jellegű momentumait vizsgáljuk, gondoljunk mindig a ritka fajokra, a törvénytelen kívüliekre, a makroevolúció forgácsaira! Még egyszerűbben és általánosabban: ha a földi biodiverzitás valódi szerkezetét kívánjuk megismerni, kutatásuk mégis elengedhetetlen. Hutchinson sóhajos kérdésére tehát (Oh, Santa Rosalia, miért van oly sok faj a Földön?) az a legpontosabb válasz, hogy *csak! Mert ilyen a földi élővilág szerkezete (pontosabban: textúrája)*. Természetesen azoknak az okoknak az elemzése, amelyek mindezt lehetővé teszik, nagyon is aktuális és komoly, kutatni való problémákat jelent.

A székfoglaló furcsa, nem demokratikus műfaj, amellyel nem jár együtt formális vita. Ezért székfoglaló keretében talán nem is illik megvitátást igénylő témákat tárgyalni. Hogy most mégsem érzem magam nagyon illetlennek, az abból az elfogultságból ered, hogy a ritka legyekről előbb mondottakat nagyrészt evidenciának érzem. Némi túlzással azt mondhatom, hogy a ritkaság problémája ma még botránykőnek számít az ökológiában. Aki belebotlott, leporolta magát, és utána igyekezett kikerülni. Apró, végül a *Tisciában* megjelent cikkecském (Papp, 1999) egyes bírálói mindenféle nagy elméletek elemzését kérték számon rajtam. Azok mind jól formázott hipotézisek, tehát adott összefüggésben való elemzésük észt kívánó rutinmunka lett volna. Az olyan kijelentések azonban, hogy a légyfajok többsége ritka, hogy csekély számuk és előfordulásuk esetlegessége miatt nem lehetnek jelentősek, evidenciák lévén, nem bizonyítást, hanem belátást igényelnek. Ún. „negatív” teszteket ajánlhatnák: például, hogy bármely kellően nagy frekvencialistában (százezer körüli összegyűjtés stb.) nagy biztonsággal meg tudom jósolni a fajok több mint feléről, hogy sem az adott mintavételi szituációban, sem másutt, sohasem fogják túllépni a ritkasági frekvenciát. A jóslás eredménye néhány év munkájával ellenőrizhető.

Ha többet nem is, annyit talán el tudok fogadtatni Önökkel, hogy a ritka rovarok különleges sajátosságaik miatt speciális megközelítést igényelnek az ökológiában. Ezért most, az ökológiai tudományok differenciálódásának idején (másutt, csúnyábban azt mondtam: „az ökológia most éli kibontakozási válságát”), nos, talán éppen most időszerű a jóslás, hogy ki fog épülni a raritológia mint szakterület (Papp, 1998b). Művelői, a mindenre elszánt raritológusok azok az alázatos, szorgalmas és türelmes ökológusok lesznek, akik a ritka rovarok és egyéb ritka élőlények tanulmányozását vállalják.

Szabott időm lejárván, most már csak a köszönetnyilvánítások következhetnek. A ritka legyek vizsgálata ma még igen magányos foglalkozás. A köz-

vetlen munkában csak azon két kollégám és barátom segített, akiknek már előbb köszönetet mondtam. Köszönet illeti azonban kedves feleségemet és egész aranyos, létszámra sem jelentéktelen családomat, akik oly hosszú ideje és olyan jól viselik el bogaraimat (legyeimet).

Engedjék meg azonban, hogy e szükségképpen kissé ünnepélyes szituációban körültekintsek: a Biológiai Tudományok Osztályára (amelynek közel 9 éve vagyok tagja) és kissé azon kívülre is. Az évek során az osztály munkájában a tolerancia, az empátia, a kollektív bölcsesség megnyilvánulásait igen sokszor tapasztaltam kiélezett, nehéz helyzetekben is. Ez vonatkozik azoknak a döntés-előkészítő, bíráló stb. bizottságoknak a többségére is, amelyekben közreműködtem. A bölcs ugyan nem ilyen szituációkra értette, amit mondtam,* én azonban ide is érvényesnek éreztem. Egyszerűen kifejezve: tartós és napi bajaink, az állandó anyagi és más nehézségek közepette mégsem volt rossz magyar biológusnak lenni közöttetek.

Irodalom

- Dely-Draskovits, Á., Papp, L., Pfarr, U., Vogel, M.: The role of decaying and dead wood in the life of forest dipterans. *Abstr. ECE/SIEEC, Gödöllő*, 1991, 41.
- Gaston, K. J.: *Rarity*. Chapman & Hall, London, 1994.
- Hanski, I.: Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 1982, 38, 210–221.
- Izsák, J., Papp, L.: Numerical properties of jackknifed diversity indices tested on loose sets of coenological samples (Diptera, Drosophilidae). *Coenoses*, 1994, 9 (2), 59–67.
- Izsák, J., Papp, L.: Application of the quadratic entropy indices for diversity studies on drosophilid assemblages. *Environmental and Ecological Statistics*, 1995, 2, 213–224.
- Izsák, J., Papp, L. (1998a): Diversity and concentration indices in ecology. *Coenoses*, 1998, 13 (1), 29–32.
- Izsák, J. and Papp, L. (1998b): A possible link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Index 98, Workshop on Environmental Indicators and Indices, Abstract Book*. Nature Park, Sölk Valley Austria, 1998, 17.
- Nee, S., Gregory, R. D. & May, R. M.: Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos*, 1991, 62, 83–87.
- Papp, L.: Drosophilid assemblages in mountain creek valleys in Hungary (Diptera: Drosophilidae) I. *Folia ent. hung.*, 1992, 53, 139–153.
- Papp, L. (1993a): Flies (Diptera) visiting human faeces in mountain creek valleys in Hungary. *Parasitol. hung.*, 1993, 25, 85–96.

* „Miért, te mit hittél? Talán azt, hogy a tudósok az Édenkertben vannak? Tévedsz! Fordítva: az Édenkert van a tudósokban.” (A sátoraljaújhelyi Ráv Mose Teitelbaum bölcsességeiből.)

- Papp L. (1993b): *A repülő rovarok abundanciájáról (A légyfogás elmélete)*. Akadémiai székfoglaló, 1991. ápr. 30. Értékezések, emlékezések. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1993, 46 p.
- Papp, L.: Dipterous assemblages of sheep-run droppings in Hungary (Diptera) I.: Qualitative results. *Folia ent. hung.*, 1995, 56, 153–162.
- Papp, L. (1998a): Nidomyiini, a new tribe, genus and species of Borboropsidae (Diptera), with the redefinition of the family. *Acta zool. hung.*, 1998, 44 (4), 297–310.
- Papp, L. (1998b): Dipterous guilds of small sized feeding sources in forests of Hungary, 327. In Farina, A., Kennedy, J. & Bossu, V. (eds): *Proceedings, VII International Congress of Ecology, Florence, 19–25 July 1998, Italy*.
- Papp, L.: „Outlaws”: some evolutionary aspects of rarity in insects. *Tiscia*, 1999, 31, 1998, 29–33.
- Papp, L., Ádám, L.: High insect diversity in a poor habitat (dry sheep-runs in Hungary). *Folia ent. hung.*, 1996, 57, 171–196.
- Papp, L., Izsák, J.: Bimodality in occurrence classes: a direct consequence of lognormal or logarithmic series distribution of abundances – a numerical experimentation. *Oikos*, 1997, 79, 1, 191–194.
- Papp, L., Földvári, M., Paulovics, P.: Sphyracephala europaea sp. n. (Diptera: Diopsidae) from Hungary represents a family new to Europe. *Folia ent. hung.*, 1997, 58, 137–146.
- Papp, L., Izsák, J., Ádám, L.: Dipterous assemblages of sheep-run droppings: number of species observed, estimated and generated by simulation. *Acta zool. hung.*, 43, 1997 (3), 191–205.
- Papp, L., Izsák, J.: The „expected species shared” measure to compare composition of dipterous aerial plankton and sheep dung fly communities. *Acta zool. hung.*, 1999, 45, 2, 115–123.
- Rabinowitz, D.: Seven forms of rarity. In Synge, H. (ed.): *The biological aspects of rare plant conservation*, 1981, Wiley, Chichester.
- Rabinowitz, D., Cairns, S., Dillon, T.: Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In Soulé, M. E. (ed.): *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. 1986, 182–204.
- Rosenzweig, M. L.: *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, 1995, 436.