



**A genetikai variabilitás szerkezete a
Maculineaalcon-fajcsoport (Lepidoptera:
Lycaenidae) Kárpát-medencei populációiban**

Doktori (Ph.D.) értekezés

Bereczki Judit

Debreceni Egyetem
Természettudományi és Technológiai Kar
Debrecen, 2008

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK **Biológia Tudományok** Doktori Iskola **Biodiverzitás** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (Ph.D.) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2008. 11. 21.

.....
Bereczki Judit

Tanúsítom, hogy Bereczki Judit doktorjelölt 2002-2008 között a fent megnevezett Doktori Iskola **Biodiverzitás** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2008. 11. 21.

.....
Dr. Pecsénye Katalin
tanszékvezető egyetemi docens

Tanúsítom, hogy Bereczki Judit doktorjelölt 2002-2008 között a fent megnevezett Doktori Iskola **Biodiverzitás** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2008. 11. 21.

.....
Prof. Dr. Varga Zoltán
egyetemi tanár

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	1
1.1. Konzervációbiológiai kutatások és jelentőségük.....	1
1.2. Mikroevolúciós folyamatok a populációkban és populációrendszerekben	3
1.3. A variabilitás vizsgálata természetes populációkban	7
1.4. A <i>Maculinea</i> -nemzetség fajainak ökológiai jellegzetességei	11
1.5. A <i>Maculinea</i> -nemzetség nevezéktana és a <i>M.alcon</i> -fajcsoport taxonómiai helyzete	15
1.6. Célkitűzések	18
2. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK.....	19
2.1. A minták előkészítése és feldolgozása	19
2.2. Gyűjtőhelyek	19
2.3. Az enzimpolimorfizmus vizsgálata	20
2.4. Statisztikai analízisek	21
3. TÁPNÖVÉNY ÉS FÖLDRAJZI RÉGIÓK SZERINTI DIFFERENCIÁLÓDÁS ..	23
3.1. Bevezetés.....	23
3.2. Eredmények.....	24
3.3. Eredmények megvitatása.....	36
4. TÁPNÖVÉNY ÉS FÖLDRAJZI ALRÉGIÓK SZERINTI DIFFERENCIÁLÓDÁS A <i>MACULINEA</i> <i>ALCON</i>-FAJCSOPORT ÉSZAK-MAGYARORSZÁGI POPULÁCIÓIBAN.....	39
4.1. Bevezetés.....	39
4.2. Eredmények.....	40
4.3. Eredmények megvitatása.....	49
5. A GENETIKAI VARIABILITÁS TÉRBELI ÉS IDŐBELI SZERKEZETE A <i>MACULINEA</i> <i>ALCON</i>-FAJCSOPORT ÉSZAK-MAGYARORSZÁGI POPULÁCIÓIBAN.....	52
5.1. Bevezetés.....	52
5.2. Eredmények.....	53
5.3. Eredmények megvitatása.....	62
6. A GENETIKAI VARIABILITÁS SZINTJÉNEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA KÉT UGYANAZT A TÁPNÖVÉNYT HASZNÁLÓ, DE ELTÉRŐ MÉRETŰ POPULÁCIÓBAN	64
6.1. Bevezetés.....	64
6.2. Eredmények.....	65
6.3. Eredmények megvitatása.....	74
7. ÖSSZEFOGLALÁS.....	76
8. SUMMARY.....	80
10. IRODALOM.....	84
11. PUBLIKÁCIÓS LISTA	97
FÜGGELÉK	102

1. BEVEZETÉS

1.1. Konzervációbiológiai kutatások és jelentőségük

Az utóbbi évtizedekben egyre intenzívebben jelentkező antropogén hatások a természetes életterek beszűkülését, feldarabolódását, bizonyos fajok népességeinek méretbeli csökkenését, a populációk fragmentálódását és izolációját eredményezték (Opdam, 1988; Diamond, 1989; Settele és mtsai, 1996; Thomas, 2000; Ricketts, 2001; Ries és Debinski, 2001; Bergmann és mtsai, 2004; Binzenhöfer és mtsai, 2005). Ezek a folyamatok nagymértékben hozzájárultak a veszélyeztetett növény- és állatfajok számának drasztikus növekedéséhez (IUCN, 2008), amelynek következtében a gyakorlati természetvédelem számára kiemelkedő jelentőségűvé váltak a konzervációbiológiai kutatások. Ezek elsősorban a veszélyeztetett fajok populációira irányulnak, melyek közül többen indikátor szerepet töltenek be. Az indikátorfajok jelenléte, illetve populációméretük ingadozása jelzi az adott társulásban lezajló változások trendjeit. Rendszeres megfigyelésük révén képet kaphatunk a teljes közösség vagy a közösség bizonyos részének diverzitásáról (Erhardt, 1985; Noss, 1990; Simberloff, 1998a, b; Fleishman és mtsai, 2005).

A nappali lepkék (Lepidoptera: Papilionoidea) a fragmentált élőhelyek érzékeny indikátorai közé tartoznak (Erhardt, 1985; Murphy és Wilcox, 1986; Erhardt és Thomas, 1991; Launer és Murphy, 1994; New, 1997; Steffen-Dewenter és Tschartnke, 2000; Weibull és mtsai, 2000; Shreeve és mtsai, 2001; Thomas, 2005). A Lycaenidae családba tartozó hangyaboglárka fajok (*Maculinea* van Eecke, 1915) egész Európában veszélyeztetettek illetve védettek (FÜGGELÉK 1.), ami igen speciális életmódjuknak és élőhelyeik beszűkülésének köszönhető.

Egyedfejlődésük során két nélkülözhetetlen erőforrásra van szükségük: az adott *Maculinea*-faj számára megfelelő tápnövény illetve speciális hangyagazda fajok jelenlétére (Elmes és Thomas, 1987a, 1992; Thomas és mtsai, 1989, 1993; Schlick-Steiner és mtsai, 2004). A hangyaboglárkák ún. ernyőfajok (Shrader-Frechette és McCoy, 1993; Lambeck, 1997; New, 1997; Fleishman és mtsai, 2000), amelyek speciális és összetett élőhely igényükkel sok más faj igényeit is megjelenítik. Szigorúan lokalizált populációkban élnek gyakran limitált egyedszámmal (Thomas, 1984a; Thomas és mtsai, 1989). Az élőhely fragmentáció és izoláció miatt Európa-szerte megfigyelhető tendencia a *Maculinea*-fajok népességeinek nagymértékű csökkenése (Wynhoff, 1998). Mindezek következtében populációik rendkívül érzékenyek az élőhelyek minőségére, így gyakran használják őket indikátorfajokként (Thomas és Settele, 2004).

A konzervációbiológiai kutatások jelentőségére éppen az egyik hangyaboglárka fajjal kapcsolatos esettanulmány világított rá. A nagypöttyös hangyaboglárka [*Maculinea arion* (Linnaeus, 1758)] angliai populációinak nagymértékű megfogyatkozására már a XX. század elején felfigyeltek (Thomas, 1980), így a faj védelme érdekében 1930 és 1970 között öt rezervátumot hoztak létre Angliában, de sajnos minden tudományos megalapozás nélkül. Így a populációk annak ellenére is kipusztultak, hogy az iniciális tápnövényként szereplő kakukkfű fajok (*Thymus* L.) és az egyedfejlődésben nélkülözhetetlen szerepet játszó hangyagazdák (*Myrmica* Latreille, 1804) is jelen voltak. (Ez utóbbiak fészkeiben fejlődnek imágóvá a hernyók.) Mindezek hatására intenzív populációökológiai kutatások kezdődtek el, amelyek feltárták, hogy ez a lepkefaj rendkívüli módon specializálódott, és természetes élőhelyein csak a *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 fészkeiben tud kifejlődni. Ez a

hangyafaj csak a meredek, alacsony fűvű, délies kitettségű hegyoldalakon fordul elő Angliában (Thomas, 1980). Miután felhagytak ezeknek a területeknek a legeltetésével, a gyepek átlagos magassága néhány centiméterrel magasabb lett, így a *Myrmica sabuleti* más, a nagypöttyös hangyaboglárka számára alkalmatlan *Myrmica*-fajok szorították ki. Kiderült tehát, hogy ennek a lepkefajnak a megőrzéséhez intenzív legeltetésre van szükség. A nagypöttyös hangyaboglárka ugyan kipusztult Angliából, de ezeknek a kutatási eredményeknek a segítségével sikerült visszatelepíteni Európa délebbi területeiről.

Ez a példa is kiválóan szemlélteti, hogy a természetvédelemben nagyon fontos a tudományos megalapozottság, mert a jelenségek háttérében álló okok ismerete nélkül sok esetben nem lehet a megfelelő intézkedéseket végrehajtani.

A konzervációbiológiai kutatásoknak napjainkban két fő területe van: (i) annak a megállapítása, hogy a természetvédelmi szempontból fontos populáció(k) képvisel(nek)-e önálló evolúciós egységet (ESU); (ii) a populációk jelenkori genetikai struktúrájának kialakulása milyen történeti és evolúciós okokra vezethető vissza (filogeográfia).

1.2. Mikroevolúciós folyamatok a populációkban és populációrendszerekben

A konzervációbiológiai kutatások egyik fontos részterülete annak vizsgálata, hogy a veszélyeztetett fajok populációiban milyen evolúciós erők hatnak, és ezek hogyan befolyásolják a populációk genetikai variabilitásának mértékét és szerkezetét. A genetikai diverzitás képezi ugyanis a változó környezeti feltételekhez való alkalmazkodás alapját, vagyis ez határozza meg az adott populáció evolúciós potenciálját.

Az evolúciós erők hatását egyetlen populáción belül vizsgálva megállapítható, hogy a genetikai változás intenzitása szempontjából a genetikai sodródás (drift) és a szelekció hatása kiemelkedő jelentőségű, ugyanis mindkettő rendkívül jelentős és gyors változásokat hoz létre a populációk génkészletében. Különösen igaz ez azokra a kis, izolált populációkra, amelyek a fragmentált élőhelyek mozaikfoltjaiban helyezkednek el.

A genetikai sodródás véletlenszerű folyamatok összessége, amelyek eredményeképpen jelentős genetikai változások mehetnek végbe anélkül, hogy ezek együtt járnának a populációk adaptációjának fokozódásával. Kis populációkban a véletlen hatások felerősödnek, a drift pedig hosszú távon erodálja a populációk variabilitását a ritka allélok elvesztése, illetve a gyakoriak fixálódása révén (Hedrick, 1985; Hartl, 1998; Pecsénye és mtsai, 2006). A kis populációkban a genetikai sodródás mellett fellépő beltenyésztés szintén csökkenti a genetikai variabilitást azáltal, hogy a genotípusgyakoriságokat eltolja a homozigótaság fokozódásának irányába. A két hatás tehát összefonódik, és bizonyos értelemben felerősíti egymást. A kis populációméret tehát a drift és a beltenyésztés felerősödésén keresztül veszélyezteti a populáció fennmaradását.

A genetikai sodródás hatása azonban nemcsak a populációméret csökkenésének következtében fokozódhat, hanem az is lehetséges, hogy az adott faj életmenetéből adódóan eleve erőteljes. Igaz ez például az r-stratégista tarkalepke fajokra (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), amelyeknek a nőtényei petéiket 1 vagy 2 nagy csomóba rakják le, ráadásul a hernyók az első 3 lárvastádiumban közös szövedékben együtt fejlődnek. A sztochasztikus eseményekből fakadó káros hatások tehát egy nőtény csaknem valamennyi utódját egyszerre érinthetik, vagyis

populációikban a véletlen hatások felerősödnek (Weidemann, 1995; Pecsénye és mtsai, 2007b). A már említett *Maculinea*-fajok közül mindenekelőtt az *alcon*-fajcsoportban figyelhető meg a genetikai sodródás erőteljes hatása. Ezen fajok egyedfejlődése során ugyanis legalább két ízben lép fel erőteljes palacknyak-effektus: egyrészt akkor, amikor az iniciális tápnövény leveleire lerakott petékből kibújó hernyók nem tudnak a magházba bejutni, másrészt pedig akkor, amikor a hangyadolgozók nem találják meg, és nem tudják adoptálni a lepótyogó hernyókat (Malicky, 1968). Ráadásul mind a magházban, mind pedig a hangyafészekben való fejlődés nagy kockázattal jár az ott fellépő kompetíciós hatások miatt (ld. 1.4. alfejezet: 14-15. o.). Így a lárvális stádiumban az erőteljes genetikai sodródás mellett szelekciós hatások is érvényesülnek.

A másik kiemelkedő jelentőségű evolúciós erő a szelekció, amely a környezet és a populáció közötti kölcsönhatás eredménye, és aminek a következménye a populáció egyre fokozódó adaptációja. A szelekció valójában annak köszönhető, hogy az egyedek (fenotípusok) viabilitása és fertilitása az adott környezetben különböző. A szelekció hatása annál intenzívebb, minél nagyobb különbségek vannak az egyes fenotípusok rátermettségében az adott környezetben. Ebben az esetben gyorsan és hatékonyan alakul át a populációk genetikai összetétele.

A fajok azonban nem egyetlen populáció formájában vannak jelen a természetben, hanem populációrendszerekben. Egy populációrendszerben a sztochasztikus folyamatok a rendszer tagjainak egyre nagyobb mértékű differenciálódását idézik elő (Frankham és mtsai, 2002; Allendorf és Luikart, 2007). Differenciálódáshoz vezethet a szelekció is, ugyanis ha a populációk eltérő környezetben élnek, akkor különböző irányú és

erősségű szelekciós hatásoknak vannak kitéve, amelyek eredményeképpen a populációk genetikai összetétele különbözővé válik. Ezzel egyidejűleg azonban egy populációrendszerben számolni kell a populációk közötti migráció következtében fellépő génáramlással is. Minél erősebb a génáramlás, annál inkább ellensúlyozza a differenciálódást. Izoláció hatására azonban az elszigetelődött populációk migrációs lehetőségei korlátozódnak, vagy teljesen meg is szűnnek. Ebben az esetben a differenciálódás és a génáramlás egyensúlya eltolódik a differenciálódás irányába. A genetikai differenciálódás és a génáramlás tehát egymással ellentétes folyamatok, és végeredményben ez a két hatás alakítja ki a genetikai variancia mintázatát (Beebee és Rowe, 2004).

A varianciának abban az esetben alakul ki földrajzi mintázata, ha a közeli populációk között (pl. egy földrajzi régió belül) a génáramlás hatása erősebb, mint a távoli populációk között (pl. különböző földrajzi régiók között). Ha egy populációrendszerben a drift hatása erőteljes, akkor abban magas szintű a differenciálódás. Ha a migráció általi génáramlás nem tudja ellensúlyozni a nagymértékű genetikai differenciálódást, akkor az még az egymáshoz viszonylag közeli populációk között is jelentős mértékű lesz (Bereczki és mtsai, 2005; Pecsénye és mtsai, 2005, 2006), vagyis a genetikai variancia nem fog földrajzi mintázatot mutatni. A variabilitásnak abban az esetben sem lesz földrajzi mintázata, ha az adott faj egyedeinek nagyon intenzív a diszperziója, így a rendkívül hatékony génáramlás következtében a populációrendszer tagjai nagyon hasonlóak lesznek.

Az élőhely fragmentáció nemcsak azért káros, mert a beszűkült élettér következtében nagymértékben lecsökken a populációk egyedszáma, hanem azért is, mert a megmaradt habitatfoltok az adott faj

számára kedvezőtlen élőhelyekkel vannak elválasztva, amelyek migrációs barrierekként viselkednek, és a populációkat elszigetelik egymástól. Ez a jelenség figyelhető meg több lepkefaj esetében, amelyek olyan gyepekben élnek, melyeket különböző kiterjedésű erdős területek választanak el egymástól. Ez utóbbiak diszperziós barrierekként működnek, így erősen befolyásolják a populációk genetikai struktúrájának alakulását (Meglész és mtsai, 1998a, b, 1999; Keyghobadi és mtsai, 1999; Schmitt és mtsai, 2000).

A genetikai variabilitás szerkezetének kialakításában tehát alapvetően az említett evolúciós erők játszanak szerepet. Kutatásaim során azt vizsgáltam, hogy ezek az elemi folyamatok hogyan alakítják ki az általam vizsgált lepkefajok genetikai struktúrájának mintázatát.

1.3. A variabilitás vizsgálata természetes populációkban

A természetes populációk struktúrája csak úgy jellemezhető megfelelő módon, ha különböző vizsgálatok eredményei alapján komplex képet alakítunk ki róla. Ezért fontos a genetikai variabilitás szerkezetének a feltárása a demográfiai és ökológiai vizsgálatok mellett.

A genetikai variabilitás különböző szinteken jelentkezhethet: (i) morfológiai szintű variabilitás; (ii) kromoszómális polimorfizmus; (iii) enzimpolimorfizmus; (iv) DNS-szintű variabilitás.

A genetikai variancia monitorozására munkám során az enzimpolimorfizmus vizsgálatát alkalmaztam. Az egyugyanazon lokuszon előforduló allélok által kódolt enzimfehérjék változatai (alloenzimek) elektroforézis alkalmazásával választhatók el (Richardson és mtsai, 1986; Murphy és mtsai, 1990; May, 1992). Az elektroforézis a töltéssel rendelkező molekuláknak elektromos erőterben való

elmozdulásán alapuló elválasztástechnikai eljárás, melynek során a különböző méretű és töltésű fehérjék vándorlási sebességük alapján különülnek el. A gélelektroforézist követően a vizsgált lokuszok által meghatározott allélikus enzimváltozatok specifikus hisztokémiai eljárások révén megfesthetők, így a géntermékek közvetlenül vizsgálhatók. Mivel az alloenzimek kodomináns öröklődést mutatnak, ezért a különböző genotípusok elkülöníthetők. Az enzimmintázat alapján meg lehet határozni a populációk genotípus- és allélgyakoriságait. Ezeknek az ismeretében egyrészt a variabilitás mértékét jellemző paraméterek (ld. lokuszonkénti átlagos allélszám, polimorf lokuszok aránya, átlagos heterozigóta gyakoriság, multilokusz genotípusok átlagos száma) számolhatók, másrészt különböző statisztikai módszerek és az azoknak megfelelő programcsomagok segítségével a variabilitás szerkezetét is elemezhetjük.

A genetikai variancia szerkezetének vizsgálata során azt analizáljuk, hogy a variancia hogyan oszlik meg a populációk hierarchiájának különböző szintjein. Amikor ugyanis több populációt vizsgálunk, máris két hierarchiaszintünk van. Ennek megfelelően a genetikai variancia két komponensre tagolódik, a populáción belüli és a populációk közötti komponensre. Ez utóbbi relatív nagysága mutatja meg, hogy a vizsgált populációk mennyire különülnek el genetikailag egymástól, vagyis mennyire differenciáltak. Ráadásul a legtöbb esetben maguk a populációk is csoportosíthatók valamilyen hierarchikus rendező elv alapján, például tartozhatnak különböző földrajzi régiókhoz vagy különböző taxonokhoz. Így a populációk közötti variancia komponensét tovább bonthatjuk a populációcsoportokon belüli (földrajzi régióon vagy taxonokon belüli) és populációcsoportok közötti (földrajzi régiók illetve taxonok közötti)

komponensekre. Ezzel a lépéssel tulajdonképpen azt tudjuk meghatározni, hogy melyik szinten nő meg jelentősen a differenciálódás mértéke egy többlépcsős hierarchikus rendszerben.

Az enzimpolimorfizmus vizsgálat alkalmazásának előnyei és hátrányai egyaránt vannak. A módszer előnyei közé tartozik, hogy az enzimpolimorfizmusra vonatkozóan nagy mennyiségű adat áll rendelkezésünkre a különböző állatcsoportok esetében (Hartl és mtsai, 1993; C. Thomas és mtsai, 1998; Schmitt, 1999; Schmitt és Seitz, 2001, 2002a, b; Aagard és mtsai, 2002; Schmitt és mtsai, 2002, 2003; Grobler és mtsai, 2003; Schmitt és Hewitt, 2004; Bargelloni és mtsai, 2005; Hartl és mtsai, 2005; Estonba és mtsai, 2006), és mivel ez az egyik első variabilitást vizsgáló molekuláris szintű eljárás, nagyon komoly statisztikai módszeregyüttes van birtokunkban, melynek segítségével a populációstruktúra részletesen és sokoldalúan feltárható. Fontos előny az is, hogy a módszer relatív olcsósága miatt részben nagyszámú enzimlokuszra (aminek segítségével az eredmények a genom egészére jobban extrapolálhatók), részben pedig nagyszámú mintára (ami viszont a struktúraelemzés finomhangolását teszi lehetővé) alkalmazható. A lokális populációk finomszerkezetének tanulmányozása mellett nagy földrajzi léptékben is alkalmas a variabilitás szerkezetének leírására.

A módszernek azonban hátrányai is vannak. Egyrészt a rovarok esetében megoldhatatlan a destruktivitás nélküli mintavétel (bár nagy szaporaságukra való tekintettel a mintavétel meghatározott keretek között a populációk veszélyeztetése nélkül is kivitelezhető), ami különösen a veszélyeztetett fajok esetében igényel rendkívüli körültekintést. A mintavételezést az is nehezíti, hogy az egyedek begyűjtése után a minták hűtéséről folyamatosan gondoskodni kell, hiszen az enzimek

denaturálódása a működésképtelenségüket eredményezi. Másrészt a DNS szintjén meglevő teljes diverzitásnak mindössze 22%-a mutatható ki az enzimek elektroforetikus vizsgálatával, mivel a pontmutációknak mintegy 32%-a szinonim kodont eredményez, illetve az aminosavcserek csak akkor mutathatók ki gélelektroforézis segítségével, ha együtt járnak a fehérje töltésváltozásával. További kérdés, hogy valóban reprezentatív mintának tekinthető-e a vizsgálatok tárgyát képező kb. 20-30 lokusz. A struktúrgének számát tízezres nagyságrendűnek feltételezve a vizsgálatok a lokuszoknak csak néhány ezrelékét érintik, ráadásul a struktúrgének a teljes genomnak csupán 0,5%-át teszik ki. Az enzimlokuszok variabilitása a DNS-szintű változatossághoz képest korlátozott mértékű, ami különösen a gerinceseknél jellemző, az alacsony szintű variabilitás pedig kevés információt hordoz. Különösen igaz ez az emlősökre, amelyeknél az enzimpolimorfizmus szintje alacsony. Néhány veszélyeztetett faj esetében szinte egyetlen vizsgált lokusz sem mutatkozott polimorfnak. Ebből a szempontból más molekuláris markerek, például a mikroszatellitek használata jobb eredményekhez vezethet, ugyanakkor a mikroszatellit lokuszok kidolgozása például a lepkék esetében nagy nehézségekbe ütközik (Nève és Megléc, 2000). A rovarok számos családjában azonban az enzimpolimorfizmus vizsgálata révén is magas szintű variabilitást tapasztalunk (Schmitt, 1999; Nève és mtsai, 2000; Schmitt és mtsai, 2000, 2005, 2006a, b; Aagaard és mtsai, 2002; Vanderwoestijne és Baguette, 2002; Cassel és Tammaru, 2003; Joyce és Pullin, 2003; Habel és mtsai, 2005; Bereczki és mtsai, 2005, 2006; Hill és mtsai, 2006; Louy és mtsai, 2007; Pecsenye és mtsai, 2007a, b; Schmitt és Müller, 2007).

Mivel a boglárkalepkék (Lepidoptera: Lycaenidae) még a gerinctelenekhez képest is különösen magas szintű polimorfizmussal jellemezhetők az enzimlokuszokon, ezért a módszert alkalmasnak találtam a genetikai variancia szintjének és szerkezetének elemzésére.

1.4. A *Maculinea*-nemzetség fajainak ökológiai jellegzetességei

A *Maculinea*-nemzetségnek Európában tradicionálisan öt fajtát különböztetik meg (1. TÁBLÁZAT, FÜGGELÉK 2., FÜGGELÉK 3.), melyek mindegyike rendkívül speciális életmódot folytat (1. ÁBRA).

Faj	Általános elterjedés	Élőhely	Initiális tápnövény	Hangyagazda	Repülési idő
lápi hangyaboglárka <i>Maculinea alcon</i> ([Denis&Schiffemüller], 1775)	Közép-és Kelet-Európa, Dél-Szibéria	mocsaras rétek, nedves kaszálók (síkvidékektől középhegységekig)	<i>G. pneumonanthe</i> , <i>G. asclepiadea</i>	<i>My. scabrinodis</i> , <i>My. salina</i> , <i>My. vandeli</i>	július közepé- augusztus közepe
karszti hangyaboglárka <i>Maculinea rebeli</i> (Hirschke, 1904)	Európa, Kis-Ázsia	száraz és félig száraz gyepek, hegyi legelők (domb-és hegyvidékek)	<i>G. cruciata</i> , <i>G. pneumonanthe</i> , <i>G. lutea</i> , <i>G. austriaca</i>	<i>My. schenki</i> , <i>My. sabuleti</i> , <i>My. scabrinodis</i> , <i>My. lonae</i> , <i>My. speciosides</i>	június közepé- július közepe
nagypöttyös hangyaboglárka <i>Maculinea arion</i> (Linnaeus, 1758)	Nyugat-Európa, Kelet-Szibéria	meleg, száraz gyepek, erdőszegélyek	<i>Thymus spp.</i> , <i>Origanum vulgare</i>	<i>My. sabulen</i> (?)	május-július
vérfü vagy kispöttyös hangyaboglárka <i>Maculinea teleius</i> (Bergsträsser, 1779)	Közép-és Kelet-Európa, Dél-és Kelet-Szibéria, Észak-Mongólia	vérfüves láprétek	<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>My. rubra</i> , <i>My. scabrinodis</i> , <i>My. salina</i> , <i>My. gallienii</i> , <i>My. speciosides</i>	július közepé- augusztus vége
zanót vagy sötét hangyaboglárka <i>Maculinea nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)	Közép-és Kelet-Európa, Dél-Szibéria, Észak-Mongólia	vérfüves láprétek	<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>My. rubra</i> , <i>My. scabrinodis</i>	július-augusztus

1. TÁBLÁZAT: A *Maculinea*-genus európai fajai és jellemzőik (Wynhoff, 1998; Tartally és Csösz, 2004, valamint Tartally, 2008 alapján). (Vastag betűvel emeltem ki a boglárkalepkék fő magyarországi hangyagazdáit.)

Iniciális tápnövény fajok:

DICOTYLEDONOPSIDA: GENTIANACEAE – *Gentiana asclepiadea* L. (Fecsketárnics), *Gentiana cruciata* L. (Szent László-tárnics), *Gentiana lutea* L. (Sárga tárnics), *Gentiana pneumonanthe* L. (Kornistárnics), *Gentianella austriaca* (A. & J. Kern.) Holub (Hegyi tárnicska); *DICOTYLEDONOPSIDA: LABIATAE* – *Origanum vulgare* L. (Szurokfű), *Thymus* L. (Kakukkfű); *DICOTYLEDONOPSIDA: ROSACEAE* – *Sanguisorba officinalis* L. (Őzi vérfű).

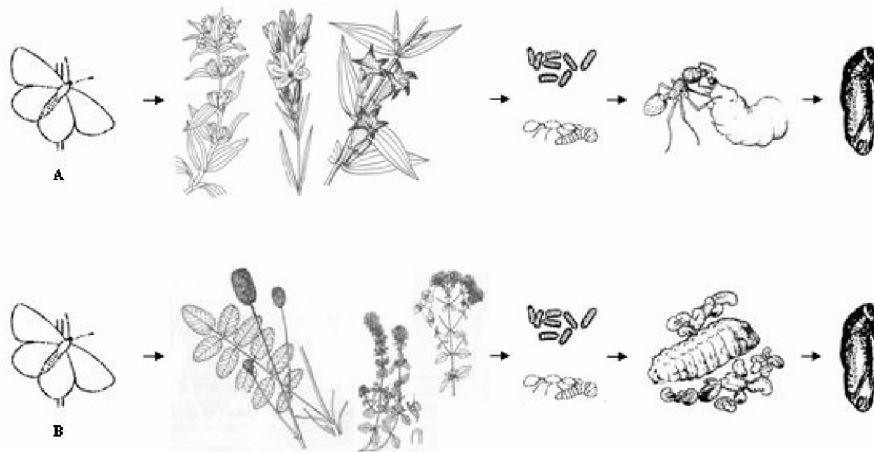
Hangyagazda fajok:

HYMENOPTERA: FORMICIDAE – *Myrmica gallienii* Bondroit, 1920; *Myrmica lonae* Finzi, 1926; *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758); *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861; *Myrmica*

salina Ruzsky, 1905; *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846; *Myrmica schencki* Viereck, 1903; *Myrmica specioides* Bondroit, 1918; *Myrmica vandeli* Bondroit, 1920.

A megtermékenyített nőstények a specifikus tápnövényre rakják le egyesével a petéiket, majd az ezekből kikelő lárvák az első három lárvastádiumban a tápnövény éretlen magvaival táplálkoznak. Ebben a kb. 2-3 hétig tartó időszakban a lárvák végleges testtömegüknek mindössze 5-10%-át érik el (Elmes és mtsai, 1991a, b; Thomas és Wardlaw, 1992). Az iniciális tápnövényen eltérő hatások érik a különböző fajok lárváit. A *Maculineaalcon*-fajcsoport esetében a nőstények nem kizárólag a virágokra és a bimbókra petéznek, így a petéből kibújó hernyók jelentős része nem tud a magházba bejutni, és korai stádiumban elpusztul. Mivel a többi *Maculinea*-faj nőstényei a még ki nem nyílt virágzatba (*M. arion*), illetve közvetlenül az iniciális tápnövény virágfejeire (*M. teleius*, *M. nausithous*) petéznek, a korábban említett sztochasztikus hatás kevésbé vagy egyáltalán nem érvényesül. Minden *Maculinea*-faj esetében számolni kell azonban a magházban zajló, esetenként jelentős mértékű kompetícióval is. Mindezek hatására a lerakott peték számához képest jóval kevesebb hernyó éri el a 3. lárvastádiumot. Ezt követően leereszkednek a talajra és várják, hogy bizonyos *Myrmica*-fajok dolgozói felfedezzék és adoptálják őket (Purefoy, 1953; Thomas, 1976), így a negyedik lárvastádiumtól a kikelésig fullánkos vöröshangyák (*Myrmica* spp.) fészkeiben fejlődnek az esetek többségében körülbelül 10-11 hónapig (Thomas és mtsai, 2000), de bizonyos hernyók 2 évig is fejlődhetnek (J. Thomas és mtsai, 1998; Schönrogge és mtsai, 2000). Ezalatt nyerik el végleges testtömegüknek a 98-99%-át (Elmes és mtsai, 1991a). Az adoptálásra váró lárvák dorzális nektár- és póruskupola szervekkel rendelkeznek, valamint a hangyadolgozók hangját is képesek

utánozni (Elmes és mtsai, 1991a; De Vries és mtsai, 1993). Ahhoz, hogy az adoptáció megtörténjen, a hernyó és hangya között közvetlen fizikai kapcsolat szükséges (Elmes és mtsai, 1991a). Ha egy-két napon belül nem kerülnek be a megfelelő hangyafaj fészkébe, akkor a hernyók elpusztulnak (Thomas, 1995). A bábozódás a kirepülés előtt két-három héttel kezdődik el. Valamennyi hangyaboglárka faj univoltin.



1. ÁBRA: A *Maculinea*-fajok életciklusa. **A:** mimikrizáló („kakukk”) fajok; **B:** predátor fajok (Thomas és Wardlaw, 1990; Elmes és mtsai, 1991b, valamint J. Thomas és mtsai, 1998 alapján).

A *Maculinea*-fajok myrmecophiliájának a lárvák hangyabolyban való viselkedése alapján két típusa van (1. ÁBRA).

(i) A mimikrizáló („kakukk”) fajok (*M.alcon*, *M.rebeli*) lárvái a hangyalárvák viselkedését illetve feromonjait utánozva (Akino és mtsai, 1999; Elmes és mtsai, 2002; Schlick-Steiner és mtsai, 2004; Schönrogge és mtsai, 2004) a hangyadolgozókkal tápláltatják magukat. A dolgozók által visszaöklendezett folyadékot illetve hangyapetéket fogyasztanak (Chapman, 1918; Ellferich, 1963; Elmes és mtsai, 1991a). Ezek a hernyók a hangyafészkek speciális parazitáinak tekinthetők, bár ez a parazitizmus

nem teljesen egyoldalú, hiszen a dolgozók édes váladékot kapnak „cserébe” a hernyóktól (Wardlaw és mtsai, 2000). Amennyiben nem áll rendelkezésre megfelelő mennyiségű táplálék, akkor a hernyók hangyalárvákkal kezdenek el táplálkozni (Elmes és mtsai, 1991a, b).

(ii) A predátor fajok (*M. arion*, *M. teleius*, *M. nausithous*) a hangyafészkekbe kerülve magukkal a hangyalárvákkal táplálkoznak. A *M. nausithous* esetében a hernyók életmódja valószínűleg átmenetet mutat a „kakukk” és a predátor típus között (Fiedler, 1990; Thomas és Elmes, 1998; Stankiewicz és Sielezniew, 2002; Thomas és Settele, 2004).

A hangyafészkek eltartó képessége különbözik a mimikrizáló és a predátor típusok esetében. Míg egy hangyafészkekben több tíz mimikrizáló lárvá is kifejlődhet (Als és mtsai, 2002; Tartally és mtsai, in press), addig a predátor típusú lárvák közül csak 1-2 juthat el a bebábozódásig anélkül, hogy veszélyeztetné a fészek sorsát (Thomas és Wardlaw, 1992). Ezzel kapcsolatban azonban újabb adatok is vannak, melyek szerint egy hangyafészkekben közel 30 predátor típusú lárvá is kifejlődhet (Tartally és Varga, 2005).

A terepi tapasztalatok alapján azonban megállapítható, hogy a hangyafészkek többségébe jóval több hernyó kerül be, mint amennyit a boly képes lenne eltartani, így a lárvák között versengés alakul ki (Hochberg és mtsai, 1992, 1994; Thomas és Wardlaw, 1992). A két különböző viselkedésű hernyótípust az intraspecifikus kompetíció két különböző formája jellemzi. A „kakukk” fajok lárvái esetében a 'contest' típusú kompetíció figyelhető meg, vagyis amennyiben korlátozott mennyiségű táplálék illetve kevés számú gondozó hangya áll rendelkezésre, akkor a dolgozók kiválasztanak néhány hernyót, amelyeket táplálnak, így ezek az egyedek életben maradnak (Thomas és mtsai,

1993). A predátor hernyókra a 'scramble' típusú versengés jellemző, vagyis ha az adoptált lárvák mennyisége meghaladja a fészek eltartóképességét, akkor a hernyók mortalitása akár 100%-os is lehet, pláne miután a táplálékhiány sokszor az egész hangyakolónia továbbköltözésével párosul (Thomas és Wardlaw, 1992).

A hangyafészkekben nemcsak az intra-, hanem az interspecifikus kompetícióra is találhatunk példát, ugyanis a hangyakolóniákat a *Maculinea*-fajok hernyóin kívül a *Microdon myrmicae* Schönrogge, Barr, Wardlaw, Napper, Gardner, Breen, Elmes & Thomas, 2002 (Diptera: Syrphidae) lárvái is parazitálják. Köztük és a lepkehernyók között versengés léphet fel a közösen birtokolt forrásokért (Schönrogge és mtsai, 2002; Bonelli és mtsai, 2005; Thomas és mtsai, 2005).

A hangyabolyokban az említett szociálpazsiták mellett parazitoid darázsfajok (Hymenoptera: Ichneumonidae) is kifejlődhetnek. A *Neotypus*-fajok Förster, 1869 nőtényei az iniciális tápnövényen fejlődő fiatal hernyókba petéznek, míg az *Ichneumon*-fajok Linnaeus, 1758 nőtényei behatolnak a *Myrmica*-fészkekbe, és a már adoptált hernyókba helyezik bele a petéiket (Thomas és Elmes, 1993; Hochberg és mtsai, 1996, 1998).

1.5. A *Maculinea*-nemzetség nevezéktana és a *M.alcon*-fajcsoport taxonómiai helyzete

A *Maculinea*-fajokra egyes szerzők (Settele és mtsai, 1995; Fauna Europaea, 2008) a *Glaucopsyche* Scudder, 1872 genusnevet használták. Kiderült azonban, hogy ez a besorolás filogenetikai szempontból sem a molekuláris jellegek (Als és mtsai, 2004), sem a morfológiai és ökológiai sajátosságok alapján (Pech és mtsai, 2004) nem helytálló. A *Maculinea*-fajokat is magában foglaló monofiletikus egység legkorábbi érvényes

elnevezése *Phengaris* Doherty, 1891. Ez a név azonban ázsiai genus-típusfajra vonatkozik, és használata az európai lepidopterológiai irodalomban még nem terjedt el. A Zoológiai Nevezéktan Nemzetközi Bizottsága (ICZN, 2007) még nem hozott döntést ebben a kérdésben. Tekintettel arra, hogy a nemzetközi ökológiai és evolúcióbiológiai irodalomban a *Maculinea* név az általánosan elterjedt, ezért én is ezt használom a dolgozatomban.

A *Maculineaalcon*-fajcsoporton belül tradicionálisan két fajt különítenek el: a lápi (*Maculineaalcon* [Denis & Schiffermüller], 1775) és a karszti hangyaboglárkát [*Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904)], mégpedig iniciális tápnövényeik és hangyagazdáik alapján (1. TÁBLÁZAT). Morfológiailag azonban átfedő tulajdonságokkal rendelkeznek, nem sikerült sem a szárnyak, sem az ivarszervek jellegeit illetően egyértelmű elkülönítő jelleget találni (Bernardi, 1947; Beuret, 1949, 1954; Kaaber, 1964; Urbahn, 1964; Ebert és Rennwald, 1991).

Az iniciális tápnövény-használat és a külső morfológiai karakterek gyakran ellentmondásosak. Néhány *G. pneumonanthe*-t használó, észak-magyarországi populáció (ld. Zempléni-hegység) egyedei „rebeloid” jelleget mutatnak, a nőtények az elülső szárnyaikon kék tükörrel és erőteljes discalis foltokkal rendelkeznek. Ezzel ellentétben a *G. cruciata*-t használó erdélyi populációk nőtényei általában „alconoid” típusú, egyszínű feketésbarnák (Bálint, 1985), akárcsak a Szlovéniai Karsztról, Montenegróból és Albánia északi részéről [ld. *M.alcon sevastos* (Rebel & Zerny, 1931)], valamint Nyugat-Bulgária hegyvidékeiről származó balkáni populációk többsége (Kolev, 2002).

Mindkét fajon belül különböző alfajokat írtak le földrajzi változatosságuknak megfelelően, főleg az Alpokból (Beuret, 1954) és

Dél-Kelet-Európa hegyvidéki területeiről (Fruhstorfer, 1917; Rebel és Zerny, 1931; Szabó, 1956; Bálint, 1985, 1986).

A Közép- és Nyugat-Magyarország nedves élőhelyein előforduló populációkat a Bécsi-medencéből leírt nevezéktani törzsalakkal azonosítják, és úgy tartják számon mint nominotipikus *M.alconalcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775), a xeromesophil élőhelyeken élő populációkat pedig mint *M.rebelixerophila* Berger, 1946, *M.xerophila* (Bálint, 1985, 1986) vagy *M.alconcuriosa* (Szabó, 1956). Ez utóbbit a Bükk-hegységből írták le (Varga, 1961). A Dunántúl déli részéről illetve az Erdély meszes alapkőzetű élőhelyeiről származó populációkra hivatkoznak úgy mint a balkáni *M.alcontolistus* (Fruhstorfer, 1917), illetve mint az Erdélyi-hegység endemikus alfaja, a *M.alconlimitanea* (Bálint, 1985). A legújabb filogenetikai és taxonómiai kutatások eredményei (Als és mtsai, 2004; Fric és mtsai, 2007; Pech és mtsai, 2007) azonban azt bizonyítják, hogy a *M.alcon* és a *M.rebeli* nem különül el faji szinten, sőt a *M.rebeli* név taxonómiai szempontból sem elfogadható (Kudrna és Belicek, 2005), ezért a *M.alcon* és *M.rebeli* nevek a dolgozatban csak mint technikai megjelölések szerepelnek a *G.pneumonanthe*-t és a *G.cruciata*-t iniciális tápnövényként használó populációk megkülönböztetésére.

A *Maculineaalcon*-fajcsoport taxonómiai helyzete tehát tisztázásra szorul, emellett a téma konzervációbiológiai és természetvédelmi jelentősége nagy. Ezeknek a lepkéknek a sajátos életmenete több tényező együttes meglétét igényli adott élőhelyen – tápnövény illetve hangyagazda jelenléte – arról nem is beszélve, hogy a hernyókat adoptáló hangyáknak szintén speciális élőhely igényük van. Mindezeknek a tényezőknek az együttes figyelembevételével lehet csak a megfelelő

természetvédelmi intézkedéseket kidolgozni és végrehajtani a fajcsoport populációinak és azok élőhelyeinek védelme érdekében.

1.6. Célkitűzések

Célom a *Maculineaalcon*-fajcsoport különböző populációkból származó egyedeinek részletes genetikai analízise volt. Vizsgálataim eredményeként komplex képet vártam a fajcsoport genetikai variabilitásának mértékéről és szerkezetéről.

Dolgozatom négy fő témakörének legfontosabb kérdései:

(i) Van-e elkülönülés a különböző tápnövényeket használó populációk között, illetve van-e a differenciálódásnak földrajzi mintázata a Kárpát-medence nagy régióit tekintve?

(ii) Elkülönülnek-e egymástól kisebb földrajzi léptékben az *alcon*- illetve a *rebeli*-típusú populációk, valamint milyen mértékű a genetikai differenciálódás a földrajzi alrégiók között?

(iii) Milyen a térbeli és az időbeli differenciálódás mintázata a különböző típusú tápnövényeket használó populációk esetében?

(iv) Van-e különbség a genetikai variabilitás mértékében két eltérő méretű, de ugyanazt a tápnövényt használó populáció között?

2. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

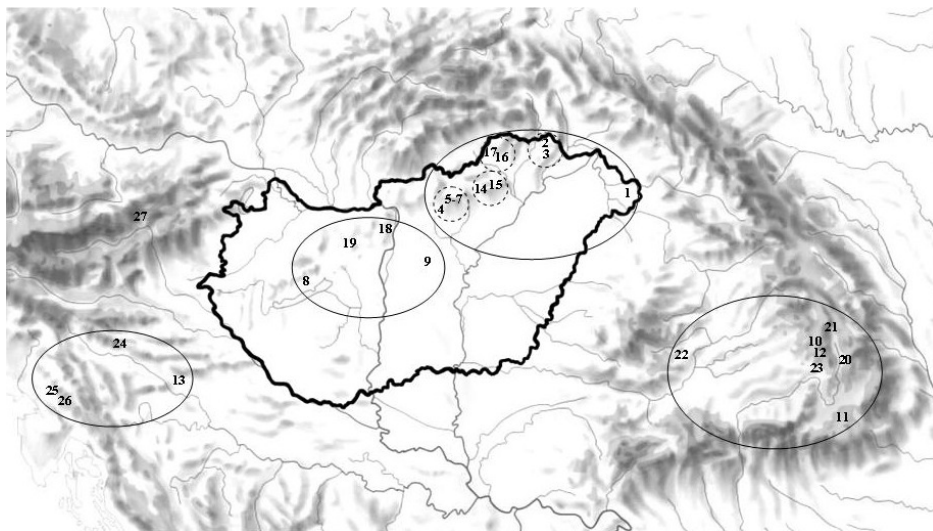
2.1. A minták előkészítése és feldolgozása

Az egyedek befogása lepkehálóval történt általában a rajzási időszak utolsó fázisában, majd még élő állapotban folyékony nitrogénbe tettük őket. A mintákat a laboratóriumi feldolgozásig -80°C -on tároltuk (a fagyasztás az enzimek működőképességének megóvása érdekében volt szükséges). A genetikai vizsgálatokhoz a tort és potrohot használtam fel, melyekből külön-külön készítettem homogenizátumot minden egyed esetében.

A tor homogenizálásához $300\text{ }\mu\text{l}$ /egyed, a potrohéhoz $200\text{ }\mu\text{l}$ /egyed homogenizáló oldatot (FÜGGELÉK 4.) használtam fel. Az ilyen módon előkészített mintákat $10\,000$ -es fordulatszámon, $+4^{\circ}\text{C}$ -on, 10 percig centrifugáltam, majd a felülúszót tiszta Eppendorf-csövekbe pipetázva a műveletet megismételtem. A homogenizátumokat a vizsgálat további menetének megfelelően osztottam szét (tor: $2 \times 60\text{ }\mu\text{l}$ és $3 \times 30\text{ }\mu\text{l}$, potroh: $1 \times 60\text{ }\mu\text{l}$ és $2 \times 30\text{ }\mu\text{l}$).

2.2. Gyűjtőhelyek

Vizsgálataimhoz 50 mintát gyűjtöttünk 1999 és 2005 között Közép-Európa öt nagy földrajzi régiójának 27 populációjából (2. ÁBRA, FÜGGELÉK 8.), melyek közül 13 populáció egyedei a *G. pneumonanthe*-t, 14 pedig a *G. cruciata*-t használják iniciális tápnövényként.



2. ÁBRA: Gyűjtőhelyek. (Folytonos vonallal vannak körülrajzolva a nagy földrajzi régiókhoz tartozó populációk, szaggatott vonallal pedig az egyes észak-magyarországi alrégiókhoz tartozók. A mintahelyek iniciális tápnövény illetve földrajzi régiók szerinti beosztását a FÜGGELÉK 8. tartalmazza.)

1. Fülesd; 2. Drahos-rét; 3. Gyertyánkút; 4. Gyilkos-rét; 5-7. Jáger-rét, Nyikom, Tugár-rét; 8. Balatonhenye; 9. Kunpeszér; 10. Hargita; 11. Sacele; 12. Tolvajos; 13. Celje; 14. Bükk-fennsík; 15. Bükk-szentkereszt; 16. Kuriszlán; 17. Tohonya; 18. Nagy-Szénás; 19. Vérteskozma; 20. Csíksomlyó; 21. Gyilkos-tó; 22. Torockó; 23. Vargyas; 24. Kamnik; 25. Trnovski Gozd; 26. Nanos-fennsík; 27. Hochschwab.

2.3. Az enzimpolimorfizmus vizsgálata

Poliakrilamid gélelektroforézis segítségével 16 különböző enzimlokuszt vizsgáltam meg, melyek közül 11-et a torból (glutamát-oxálacetát-transzamináz-1 (*Got1*), glutamát-oxálacetát-transzamináz-2 (*Got2*), glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz (*G6pdh*), α -glicerofoszfát-dehidrogenáz (*Gpdh*), hexokináz (*Hk*), izocitrát-dehidrogenáz (*Idh*), malát-dehidrogenáz (*Mdh*), malik enzim (*Me*), foszfo-glüko-izomeráz (*Pgi*), foszfo-glüko-mutáz (*Pgm*), szuperoxid-dizmutáz (*Sod*)), 5-öt pedig a potrohból (akonitáz (*Acon*), alkalikus foszfatáz (*Acph*), aldehyd-oxidáz (*Aox*), észteráz (*Est*), glutamát-dehidrogenáz (*Gdh*)) készített homogenizátumokból nyertem ki.

A homogenizátumokat az adott enzim kimutatásához szükséges mennyiségben (5-10-15 μ l-enként) vittem fel a gélre, melyet elektródpufferrel feltöltött cellákba helyeztem. Az elektródpuffer a gélpufferrel együtt elektromos erőteret tart fenn a gélben, és így biztosítja a töltéssel rendelkező fehérjemolekulák vándorlását. Az általam alkalmazott puffer rendszereket a FÜGGELÉK 5. tartalmazza. Az enzimek láthatóvá tétele és azonosítása különböző hisztokémiai eljárásokkal történt (FÜGGELÉK 6.).

A megfigyelt enzimmintázatok (FÜGGELÉK 7.) alapján azonosítottam az egyedek genotípusát, majd populációnként és lokuszonként genotípus- és allélgyakoriságot számoltam. Ezt követően statisztikai programok alkalmazásával további elemzéseket végeztem.

2.4. Statisztikai analízisek

A variabilitás mértékének megállapítása céljából meghatároztam a polimorfizmus mutatóit (lokuszonkénti átlagos allélszám (n_A), polimorf lokuszok aránya (P), átlagos heterozigóta gyakoriság (H), multilokus genotípusok átlagos száma (G)), valamint az egyes populációkra, földrajzi régiókra és alrégiókra vonatkoztatva az összállélszámot, illetve a különböző gyakoriságú allélok megoszlását.

A genetikai variancia megoszlását F-statisztika (Wright, 1978) segítségével elemeztem, melynek során három indexet számítottam ki: a populáció teljes genetikai varianciáját jellemző F_{IT} -t, a populáción belüli variancia komponenst reprezentáló F_{IS} -t, és a populációk közötti komponenst jellemző fixációs indexet (F_{ST}). Az analíziseket az FSTAT 1.2 programcsomag segítségével hajtottam végre (Goudet, 1995).

A populációk differenciálódásának megállapítására Fisher-féle exakt tesztet végeztem a GENEPOP 1.2 program segítségével (Raymond és Rousset, 1995a, b), valamint megállapítottam a differenciálódás különböző mérőszámait (fixációs index (F_{ST}), Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok átlaga (D), privát allélok gyakorisága (q), allélgyakoriságok szórása (s_p)).

Molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) segítségével (Excoffier és mtsai, 1992; Weir, 1996) a teljes genetikai varianciát komplex módon analizáltam: felosztottam mintákon belüli, populációkon belüli – minták közötti, populációk közötti (földrajzi (al)régió) illetve taxonon belüli, valamint földrajzi (al)régiók illetve taxonok közötti) komponensekre. Az analíziseket az Arlequin 2.000 programcsomaggal (Schneider és mtsai, 2000) végeztem.

A populációk közötti Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokat (Cavalli-Sforza és Edwards, 1967) a BYOSIS-1 1.7 program (Swofford és Selander, 1981) segítségével számítottam ki. A genetikai távolságok mátrixa alapján UPGMA dendrogramot szerkesztettem (Sneath és Sokal, 1973).

A populációk allélgyakoriságai alapján főkomponens analízist végeztem, amelynek során a kiindulási változók közül elsőként a legnagyobb varianciahányadot lefedő komponenst kerestem meg, majd ezt követően a megmaradó varianciát legjobban magyarázó másodikat, és így tovább. A főkomponens analízis segítségével tehát lecsökkentettem a változók számát, és a kevesebb változó által meghatározott faktortérben vizsgáltam, hogy a populációk mennyire különülnek el egymástól. Az analízist R 4.0 programcsomaggal végeztem, amelyet sokváltozós és térbeli analízisekre dolgoztak ki (Casgrain és Legendre, 2001).

3. TÁPNÖVÉNY ÉS FÖLDRAJZI RÉGIÓK SZERINTI DIFFERENCIÁLÓDÁS

3.1. Bevezetés

A *Maculineaalcon*-fajcsoporton belül alapvetően két fajt, illetve számos alfajt írtak le, mint azt már az 1.5. alfejezetben kifejtettem. A két faj taxonómiai különválasztását elsősorban ökológiai bélyegekre (élőhely, iniciális tápnövény, hangyagazda) alapozzák. Morfológiai tulajdonságaik a szárnyakat illetve az ivarszerveket illetően átfedők, valamint az iniciális tápnövény-használat és a külső morfológiai karakterek is gyakran ellentmondóak. Első lépésben tehát a fajcsoportra vonatkozó újabb eredmények fényében (Als és mtsai, 2004; Pech és mtsai, 2004) azt vizsgáltam meg, hogy a genetikai adatok megerősítik-e a korábbi faji elkülönítést, vagy ellenkezőleg, a faji differenciálódás hiányával állnak összhangban.

Mint arra már az 1.2. alfejezetben utaltam, a *Maculinea*-fajokra általánosságban jellemző az életmenetből adódó nagymértékű sztochaszticitás. Populációikban tehát erőteljes genetikai sodródásra lehet számítani, ami viszont magas szintű differenciálódáshoz vezethet abban az esetben, ha azt a migráció következtében fellépő génáramlás nem tudja ellensúlyozni. A variabilitás földrajzi mintázatának kialakulása is alapvetően a genetikai differenciálódás és a génáramlás intenzitásától függ. Ha a közeli populációk között (pl. egy földrajzi régió belül) a génáramlás hatása erősebb, mint a távoli populációk között (pl. különböző földrajzi régiók között), akkor a varianciának lesz földrajzi mintázata. Ha egy populációrendszerben a drift hatása erőteljes, és ha a migráció általi génáramlás nem tudja ellensúlyozni a genetikai sodródás következtében létrejött nagymértékű genetikai differenciálódást, akkor az még az

egymáshoz viszonylag közeli populációk között is jelentős mértékű lesz (Bereczki és mtsai, 2005; Pecsénye és mtsai, 2005, 2006). Ebben az esetben tehát a genetikai variancia nem fog földrajzi mintázatot mutatni. Második lépésben tehát arra a kérdésre kerestem a választ, hogy a *Maculinea alcon*-fajcsoport esetében a genetikai variabilitásnak van-e földrajzi mintázata a Kárpát-medence nagy földrajzi régióit tekintve.

Vizsgálataimhoz a Kárpát-medence 5 nagy földrajzi régiójából 1999 és 2003 között gyűjtött mintákat használtam fel, amelyek 27 populációból származtak (2. ÁBRA). A mintahelyek iniciális tápnövény illetve földrajzi régiók szerinti beosztását a FÜGGELÉK 8. tartalmazza.

3.2. Eredmények

A 16 vizsgált lokuszból 15 rendelkezett alternatív allélokkal egy vagy több mintában. A malik enzim (*Me*) teljesen monomorf volt az összes populációban.

		N	n _A	P	H	G	F _{IS}	S
Tápnövény	<i>G. pneumonanthe</i> (19)	19,7	1,4	31,9	0,097	15,47	0,165*	p<0,00455 (11)
	<i>G. cruciata</i> (21)	23,2	1,5	33,4	0,093	17,71	0,192*	p<0,00333 (15)
Régió	Észak-Magyarország (21)	23,1	1,5	34,2	0,102	18,24	0,196*	p<0,00385 (13)
	Közép-Magyarország (5)	18,0	1,5	31,3	0,089	13,00	0,149*	p<0,00556 (9)
	Erdély (8)	19,7	1,5	30,5	0,087	14,63	0,153*	p<0,00455 (11)
	Szlovénia (5)	20,4	1,4	30,0	0,078	15,60	0,240*	p<0,00714 (7)
	Alpok (1)	28,7	1,4	37,5	0,124	23,00	-0,010	ns
	Teljes (40)	21,6	1,5	32,7	0,095	16,65	0,181*	p<0,00333 (15)

2. TÁBLÁZAT: Az enzimpolimorfizmus paraméterei két hierarchia típusra (tápnövény illetve földrajzi régiók szerint) átlagolva. A kategóriák után zárójelben szereplő értékek a minták számát adják meg.

N – lokuszonkénti átlagos mintaszám; **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **P** – polimorf lokuszok aránya; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **G** – multilokusz genotípusok átlagos száma; **F_{IS}** – a mintákon belüli varianciát jellemző index; **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrekció után a zárójelben szereplő lokusszámra megadva, ns – nem szignifikáns.

A polimorfizmus mutatói a mintákon belüli variancia átlagos szintjét jelezték (2. TÁBLÁZAT): a lokuszonkénti átlagos allélszám (n_A) az összes minta átlagát tekintve 1,5, a polimorf lokuszok aránya (P) 32,7, az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) 0,095, a multilokusz genotípusok átlagos száma (G) pedig 16,65 volt. A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) átlagos értéke szignifikáns heterozigóta hiányt mutatott. (A lokuszonkénti átlagos mintaszámokat, a polimorfizmus mutatóit és az F_{IS} -értékeket az egyes populációkra lebontva a FÜGGELÉK 9. tartalmazza.)

A mintákat kétféle módon csoportosítottam:

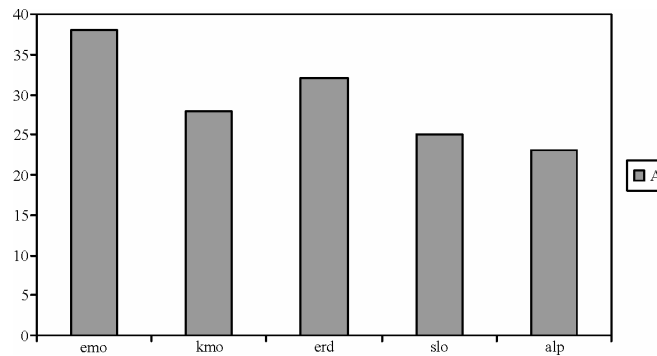
- (i) tápnövény szerint: a tradicionális taxonómiai felosztást alapul véve megkülönböztettem *alcon*-típusú populációkat, amelyek a *G. pneumonanthe*-t, és *rebeli*-típusú populációkat, melyek a *G. cruciata*-t használják iniciális tápnövényként (a populációk iniciális tápnövény szerinti beosztását a FÜGGELÉK 8. tartalmazza);
- (ii) földrajzi régiók szerint: a minták Közép-Európa 5 nagy régiójából származtak (a populációk régiók szerinti besorolását a FÜGGELÉK 8. tartalmazza).

A polimorfizmus mutatói az *alcon*- és a *rebeli*-típusú populációkban hasonlóak voltak. A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) a populációk mindkét csoportjában szignifikáns heterozigóta hiányt mutatott.

A földrajzi régiók vonatkozásában megállapítható, hogy a polimorf lokuszok aránya (P), az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) és a multilokusz genotípusok száma (G) a többi régióhoz viszonyítva kiugróan magas volt a hochschwabi mintában (Alpok). Egyedül ebben a populációban figyelhető meg az, hogy a mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) negatív értéket vesz fel, vagyis a populációban

heterozigóta többlet van, de ez nem szignifikáns. Az észak-magyarországi régiót a maradék hárommal összevetve a polimorfizmus magasabb szintje figyelhető meg az előbbieken említett három mutató (P, H, G) tekintetében. A szlovéniai régióban a legalacsonyabb heterozigóta gyakoriság (H) a legnagyobb mértékű heterozigóta hiánnyal párosult. Az alpi régió kivételével az összes többiben szignifikáns heterozigóta hiány (F_{IS}) mutatkozott.

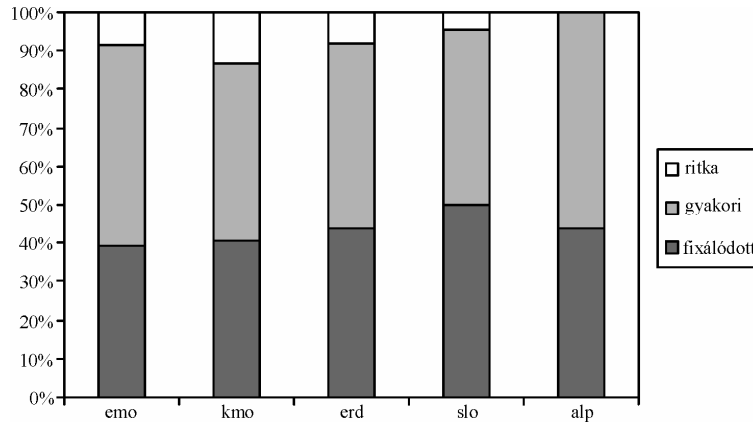
Az egyes földrajzi régiók allélkészletének feltérképezése érdekében régióként megállapítottam az összállélszámot, és összehasonlítottam a különböző gyakorisággal előforduló allélok megoszlását. Három kategóriát különítettem el: (i) ritka allél ($0 < p < 0,05$); (ii) gyakori allél ($0,05 < p < 1$); (iii) fixálódott allél ($p = 1$).



3. ÁBRA: Az allélok száma a különböző földrajzi régiók mintái esetében. Régiók: **emo** – Észak-Magyarország; **kmo** – Közép-Magyarország; **erd** – Erdély; **slo** – Szlovénia; **alp** – Alpok.

Az összállélszám (3. ÁBRA) 23 és 38 között változott. A legmagasabb az észak-magyarországi régióban volt, a legalacsonyabb pedig a hochschwabi populációban. Figyelembe kell azonban azt is venni, hogy az egyes régiókban jelentősen különbözött a vizsgált populációk száma.

A gyakori és fixálódott allélok megoszlása (4. ÁBRA) hasonló volt az egyes régiókban. Ritka allélokat a hochschwabi populációban nem mutattam ki, a többi régióban arányuk 4 és 11% között változott, a legalacsonyabb a szlovéniai, a legmagasabb a közép-magyarországi régióban volt.



4. ÁBRA: A különböző gyakoriságú allélok megoszlása a különböző földrajzi régiókba tartozó populációk esetében.

Kategóriák: **ritka** – $p < 0,05$; **gyakori** – $0,05 < p < 1$; **fixálódott** – $p = 1$. Régiók: **emo** – Észak-Magyarország; **kmo** – Közép-Magyarország; **erd** – Erdély; **slo** – Szlovénia; **alp** – Alpok.

A populációk közötti genetikai differenciálódás mértékét a Wright-féle F-statisztika, illetve a populációk differenciálódásának exakt tesztje révén analizáltam.

Az F-statisztika indexeinek (3. TÁBLÁZAT) a lokuszokra vonatkozó átlagértékeit figyelembe véve a következő megállapítások tehetők. A teljes genetikai varianciát jellemző index (F_{IT}) a minták variabilitásának relatíve magas szintjét jelezte. A fixációs index (F_{ST}) valamivel magasabb volt a mintákon belüli varianciát jellemző indexnél (F_{IS}), vagyis a teljes genetikai variancia nagyobb része esett a populációk közötti komponensre, amiből arra következtethetünk, hogy a populációk (illetve az egyugyanazon populációból, de különböző évekből származó minták)

jól elkülönültek egymástól. A differenciálódás egy kivételével az összes lokusz esetében szignifikáns volt. Az F_{IS} átlagos értéke mintákon belüli szignifikáns heterozigóta hiányra utalt.

A populációk differenciálódásának exakt tesztje (3. TÁBLÁZAT) a minták homogenitásának valószínűségét mutatta. Az összes lokuszt figyelembe véve látható, hogy a minták homogenitásának valószínűsége kicsi, vagyis azok jól elkülönülnek egymástól, ami alátámasztja az előbbiekben tett megállapításaimat.

Lokusz	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt
Acon	0,435*	0,136*	0,346*	***
Acph	0,304*	0,045*	0,272*	***
Aox	0,141*	0,074*	0,072	***
Est	0,753*	0,508*	0,498*	***
Gdh	0,268*	0,192*	0,095	***
Got1	-0,011	0,059*	-0,075	***
Got2	-0,010	0,028*	-0,039	ns
G6pdh	0,000	0,039*	-0,040	ns
Gpdh	-0,001	0,006	-0,007	ns
Hk	0,105*	0,152*	-0,056	***
Idh	0,184*	0,174*	0,012	***
Mdh	0,050	0,174*	-0,150	***
Me	-	-	-	-
Pgi	0,195*	0,120*	0,084	***
Pgm	0,034	0,081*	-0,050	***
Sod	-0,003	0,095*	-0,108	***
Teljes	0,353*	0,211*	0,181*	***

3. TÁBLÁZAT: Az F-statisztika eredményei és a populációk differenciálódásának exakt tesztje.

F_{IT} – a teljes genetikai variáciát jellemző index; F_{ST} – a minták közötti variáciát jellemző index; F_{IS} – a mintákon belüli variáciát jellemző index.

Szignifikanciaszintek – *: $p < 0,00357$; ***: $p < 0,00007$ (Bonferroni-korrektúra után 14 lokuszra megadva); ns – nem szignifikáns.

A továbbiakban kiszámoltam a differenciálódás különböző mérőszámait (4. TÁBLÁZAT) az előzőekben már ismertetett kétféle hierarchia típusra (tápnövény és földrajzi régiók).

		F_{ST}	S	D	q	s_p
Tápnövény	<i>G. pneumonanthe</i>	0,200*	$p < 0,00455$ (11)	0,175	0,086	0,195
	<i>G. cruciata</i>	0,120*	$p < 0,00333$ (15)	0,154	0,044	0,147
Régió	Észak-Magyarország	0,156*	$p < 0,00385$ (13)	0,162	0,047	0,168
	Közép-Magyarország	0,346*	$p < 0,00556$ (9)	0,213	0,060	0,221
	Erdély	0,207*	$p < 0,00455$ (11)	0,163	0,037	0,157
	Szlovénia	0,175*	$p < 0,00714$ (7)	0,144	0,238	0,151
Teljes		0,211*	$p < 0,00357$ (14)	0,190	0,040	0,185

4. TÁBLÁZAT: A differenciálódás különböző mérőszámai a két hierarchia típus (tápnövény illetve földrajzi régiók szerint) esetében.

F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; D – átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok a minták között; q – a privát allélok gyakorisága; s_p – az allélgyakoriságok szórása a minták között (csak azok az allélok lettek figyelembe véve, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től); S – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrektúra után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva.

Az *alcon*-típusú populációkra megállapított fixációs index értéke jóval meghaladta a *rebeli*-populációkra számolt F_{ST} -értéket, vagyis az utóbbiak kevésbé különültek el egymástól, mint az előbbieik.

Ha a földrajzi régiók szerinti hierarchiát vesszük alapul, akkor azt láthatjuk, hogy a közép-magyarországi régió populációi esetében kiugróan magas volt az F_{ST} értéke az átlaghoz képest, ami a minták nagymértékű differenciálódását jelezte ebben a régióban. Az F_{ST} értéke a legkisebb az észak-magyarországi régióban volt, tehát ennek a mintái különültek el egymástól a legkevésbé.

A minták közötti átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok alapján szintén elmondhatjuk azt, hogy az *alcon*-típusú populációk jobban differenciálódtak egymástól, mint a *rebeli*-típusúak.

A földrajzi régiók vonatkozásában megállapítható, hogy a legnagyobb genetikai távolságok a közép-magyarországi minták között voltak, a legkisebbek pedig a szlovéniai minták között.

A privát allélok gyakorisága átlagosan igen alacsony (4%) volt. Sem a különböző tápnövényeket használó, sem az eltérő földrajzi régiókhoz tartozó populációk esetében nem tért el jelentősen az átlagtól,

kivéve a szlovéniai régiót, ahol ezen allélok gyakorisága kiugróan magas (23,8%) volt.

Az allélgyakoriságok szórásának (s_p) kiszámításához csak azokat az allélokat használtuk fel, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től, így összességében 5 lokusz (*Acon*, *Acph*, *Aox*, *Est*, *Idh*) 12 allélját vettük figyelembe.

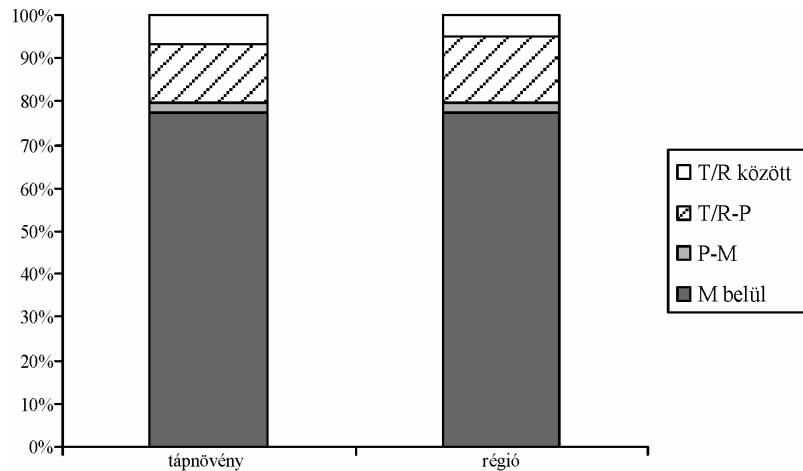
Az allélgyakoriságok szórása az *alcon*-típusú populációkban valamivel meghaladta az átlagot, míg a *rebeli*-típusúakban jóval az átlagérték alatt maradt, ami arra utal, hogy az előbbieken a genetikai sodródás hatása jobban érvényesül.

A földrajzi régiók szerinti felosztást figyelembe véve azt láthatjuk, hogy a közép-magyarországi régióban az allélgyakoriságok szórása kiugróan magas volt, vagyis a régiók közül itt a legnagyobb a drift hatás.

A továbbiakban molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) révén analizáltam a teljes genetikai variancia megoszlását (5. ÁBRA): felosztottam mintákon belüli, egy populációból származó minták közötti és populációk közötti komponensekre. A populációk közötti komponenst tovább bontottam tápnövények közötti, illetve földrajzi régiók közötti alkomponensekre.

A teljes genetikai variancia legnagyobb hányadát mind a tápnövény, mind a földrajzi régiók szerinti hierarchiában a mintákon belüli (az egyedek közötti) komponens magyarázta, mindkét esetben egyenlő arányban (77,4%). Az egy populációból, de különböző évekből származó minták (generációk) közötti különbségekből adódó variancia komponens nagysága szintén megegyezett a két hierarchiatípus esetében (2,2%). A populációk közötti különbség összességében a variancia 20,4%-a volt,

ami kb. harmadrészen (32,6%) a tápnövények közötti, kb. negyedrészen (25,1%) pedig a régiók közötti különbségekből adódott.

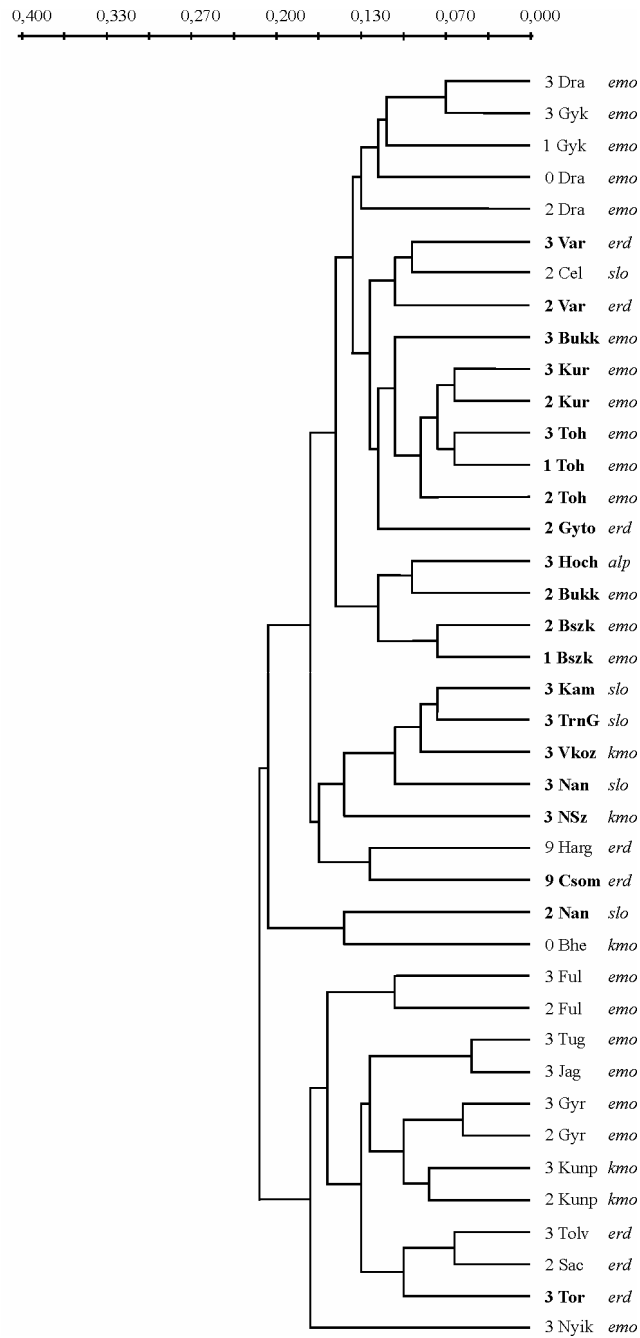


5. ÁBRA: Az AMOVA eredményei a két hierarchia típus (tápnövény illetve földrajzi régiók szerint) esetében.

Variancia komponensek: **T/R között** – tápnövények/régiók közötti; **T/R-P** – tápnövényen/régióon belül a populációk közötti; **P-M** – populáción belül a minták közötti (évek közötti eltérés); **M belül** – mintán belül az egyedek közötti.

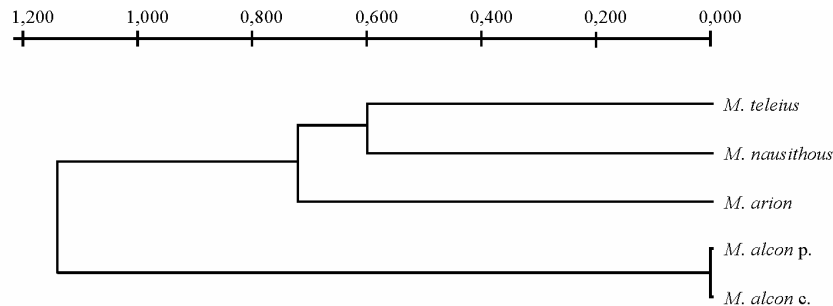
A következő lépésben Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogramot (6. ÁBRA) szerkesztettem.

A dendrogramon látható, hogy a különböző tápnövényeket használó populációk mintái elszórtan helyezkednek el a különböző ágakban. A különböző földrajzi régiókhoz tartozó minták is véletlenszerűen oszlanak el az ágak között. Az egy populációból, de különböző évekből származó minták nem minden esetben csoportosulnak ugyanabba az ágba.



6. ÁBRA: A Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogram a *Maculineaalcon*-fajcsoport mintái esetében. A számok a gyűjtés idejének évét jelölik. Vastag betűvel emeltem ki a *rebeli*-típusú populációkat. A dőlt betűs rövidítések a régiókat jelölik. A populációk és régiók rövidítései a FÜGGELÉK 8. tartalmazza.

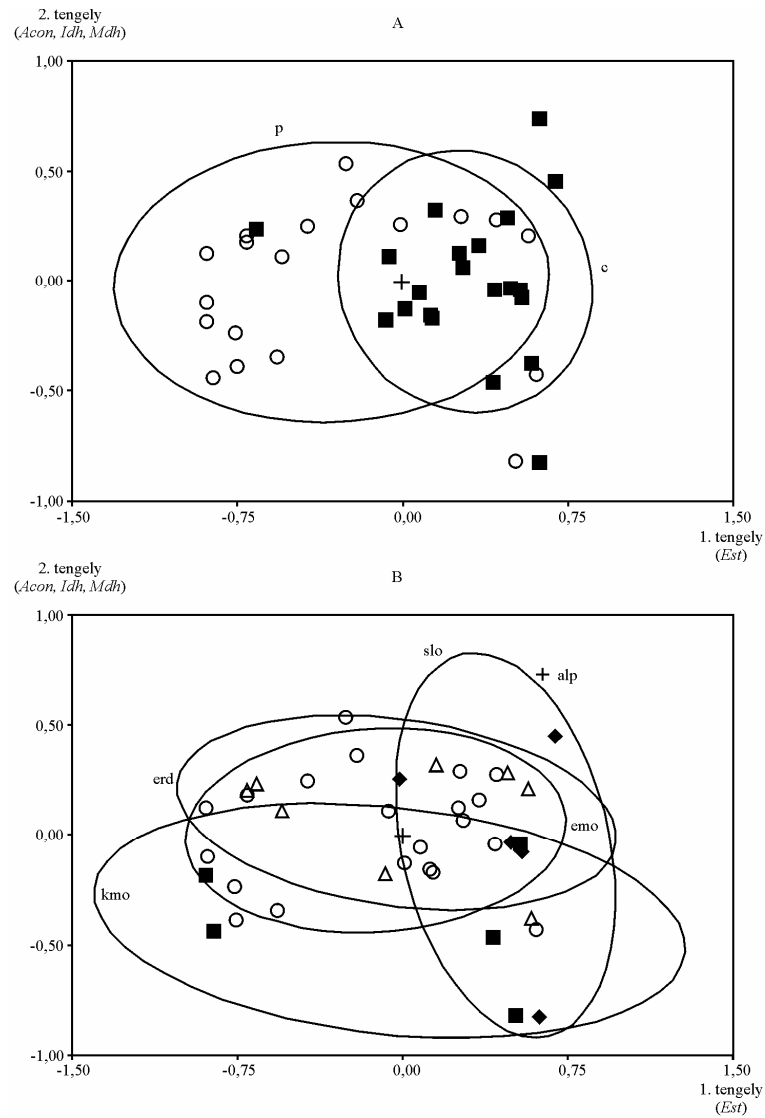
Az összes *Maculinea*-fajt ábrázoló dendrogramon (7. ÁBRA) látható, hogy a különböző fajok jól elkülönülnek egymástól, míg a *Maculineaalcon*-fajcsoport különböző tápnövényeket használó populációi között minimális szintű a differenciálódás.



7. ÁBRA: A Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogram a *Maculinea*-fajok esetében. Jelölések: *M.alcon p.* – *G.pneumonanthe*-t használó populációk; *M.alcon c.* – *G.cruciata*-t használó populációk.

Az allélok gyakorisága alapján főkomponens analízist (PCA) végeztem (8. ÁBRA), amelynek során lecsökkentettem a változók számát, és a kevesebb változó által meghatározott faktortérben vizsgáltam, hogy a különböző tápnövényeket használó, illetve az eltérő földrajzi régiókba tartozó populációk milyen mértékben különülnek el egymástól.

A mintákat tápnövény szerint csoportosítva átfedő pontfelhőket kaptam (8.A ÁBRA). Az *alcon*-típusú populációk jobban szétszóródnak a faktortérben, míg a *rebeli*-típusú populációk kompaktabb tömböt alkotnak. Ez megegyezik azzal, hogy az *alcon*-típusú populációkban magasabb volt az F_{ST} értéke és az átlagos genetikai távolság, mint a *rebeli*-típusú populációkban.



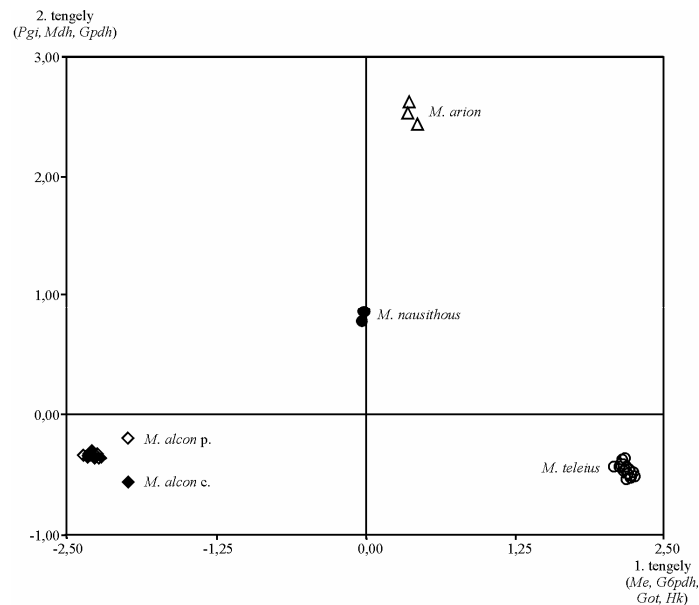
8. ÁBRA: A főkomponens analízis eredményei. Minden pont egy mintát reprezentál a változók redukált terében. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 10. tartalmazza.) Az első két tengely a teljes variancia 62,5%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban az *Est* enzim lokusza vesz részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg az *Acon*, *Idh* és *Mdh* enzim lokuszok.

A. Az ellipszisek az adott tápnövényt használó populációk 95%-át tartalmazó burkológörbék. Jelölések: **p** – *G. pneumonanthe*-t használó populációk; **c** – *G. cruciata*-t használó populációk.

B. Az ellipszisek az adott földrajzi régióhoz tartozó populációk 95%-át tartalmazó burkológörbék. Jelölések: **emo** – Észak-Magyarország; **kmo** – Közép-Magyarország; **erd** – Erdély; **slo** – Szlovénia; **alp** – Alpok.

A földrajzi régiókat megjelenítő pontfelhők (8.B ÁBRA) is nagymértékű átfedést mutatnak. Az észak-magyarországi és az erdélyi régió majdnem teljes átfedésben van egymással, és a 2. tengely mentén valamelyest elkülönülnek a közép-magyarországi régiótól. A szlovéniai régió mintái beolvadnak a többi minta közé. A hochschwabi populáció a szlovén minták közelében helyezkedik el. A földrajzi mintázatnak tehát csak halvány jelét tapasztaltam.

A főkomponens analízist elvégeztem az összes *Maculinea*-fajra is (9. ÁBRA). A különböző fajokat reprezentáló szimbólumok jól elkülönülten helyezkednek el a változók redukált terében, míg a *Maculineaalcon*-fajcsoport különböző tápnövényeket használó populációi egy tömör halmazt alkotnak.



9. ÁBRA: A főkomponens analízis eredményei. Minden pont egy mintát reprezentál a változók redukált terében. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 11. tartalmazza.) Az első két tengely a teljes variancia 88,3%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban a *Me*, *G6pdh*, *Got* és *Hk* enzimek lokuszai vesznek részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg a *Pgi*, *Mdh* és *Gpdh* enzim lokuszok. *M. alcon p.* – *G. pneumonanthe*-t használó populációk; *M. alcon c.* – *G. cruciata*-t használó populációk.

3.3. Eredmények megvitatása

A genetikai variabilitás szintje a *Maculineaalcon*-fajcsoport esetében alacsonyabbnak bizonyult más vizsgált boglárkalepke fajokhoz képest [ld. *Plebeius argus* (Linnaeus, 1758): C. Thomas és mtsai, 1998; *Polyommatus coridon* (Poda, 1761), *Polyommatus bellargus* (Rottemburg, 1775), *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775): Schmitt, 1999; Schmitt és Seitz, 2001, 2002a, b; Schmitt és mtsai, 2002, 2003; Schmitt és Hewitt, 2004; *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793): Aagard és mtsai, 2002].

Az *alcon*- illetve a *rebeli*-típusú populációk között nem mutatkozott faji szintű elkülönülés egyik statisztikai analízis során sem. A különböző tápnövényeket használó populációk mintái elszórtan helyezkednek el a dendrogram különböző ágaiban. Az összes *Maculinea*-fajt ábrázoló dendrogramon a különböző fajok jól elkülönülnek egymástól, míg a *Maculineaalcon*-fajcsoport különböző tápnövényeket használó populációi között minimális szintű a differenciálódás. A nominotipikus hochschwabi *rebeli*-populációból származó minta a dendrogram egy aláágába klasztereződött más (Bükk hegységből származó) *rebeli*-típusú mintákkal. A mintákat tápnövény szerint csoportosítva a főkomponens analízis során is átfedő pontfelhőket kaptam. Az összes *Maculinea*-fajt tartalmazó PCA-ábrán a különböző fajokat reprezentáló szimbólumok jól elkülönülten helyezkednek el a változók redukált terében, míg a *Maculineaalcon*-fajcsoport különböző tápnövényeket használó populációi egy tömör halmazt alkotnak. A hochschwabi minta nem különül el élesen más régiók mintáitól. Bár néhány szlovéniai és erdélyi *rebeli*-típusú minta helyezkedik el legközelebb hozzá a változók redukált

terében, de a szomszédságában szlovéniai, erdélyi és észak-magyarországi *alcon*-minták is megtalálhatók.

Hasonló eredményt kaptak Als és mtsai (2004), akik mitokondriális (citokró-m-oxidáz I, II) és nukleáris gének (elongációs faktor 1- α) szekvencia analízise révén elemezték a *Maculinea*-fajok közötti filogenetikai kapcsolatokat. Az általuk készített dendrogramon Európa különböző régióiból származó *alcon*- illetve *rebeli*-egyedek klasztereződtek ugyanabba az ágba, amiből azt a következtetést vonták le, hogy az *alcon*- illetve a *rebeli*-típusú populációk között az iniciális tápnövény és hangyagazda tekintetében fennálló különbségek sokkal inkább lokális adaptációk, semmint elkülönülő fajok közötti különbségek. Ugyanerre a következtetésre jutottak Pech és mtsai (2004), akik összesen 91 morfológiai és ökológiai karakter segítségével vizsgálták ugyanezt a kérdést. Megállapították, hogy a nyugat-palearktikus elterjedésű *alcon*-típusú populációk közelebb állnak az európai *rebeli*-típusú populációkhoz, mint az ázsiai *Maculineaalcon*-taxonokhoz.

A statisztikai analízisek eredményeiből az is nyilvánvalóvá vált, hogy a *Maculineaalcon*-fajcsoport populációi nagymértékben elkülönülnek egymástól. A populációk közötti különbségek egy része az egymást követő generációk közötti különbségekből adódott, ami a genetikai sodródás hatásának és a generációnként fellépő, ismétlődő palacknyak-effektusoknak tulajdonítható. Ez a hatás az obligát mirmekofília következménye: a virágokból kipotyogó hernyóknak csak a töredékét adoptálják a hangyák, azok a hernyók viszont, amelyek nem jutnak be a hangyafészekbe, elpusztulnak. A fluktuáló 'bottle-neck'-ek sztochasztikus változásokhoz vezethetnek a populációk allélfrekvenciáiban, amit csak részben tud kompenzálni a populációk

közötti génáramlás még egy földrajzi régióon belül is. Ezek a folyamatok eredményezhetik az egyértelmű trend hiányát a földrajzi régiók differenciálódását illetően, mint azt a dendrogramon és a főkomponens analízis során is láthattuk.

4. TÁPNÖVÉNY ÉS FÖLDRAJZI ALRÉGIÓK SZERINTI DIFFERENCIÁLÓDÁS A *MACULINEAALCON*-FAJCSOPORT ÉSZAK-MAGYARORSZÁGI POPULÁCIÓIBAN

4.1. Bevezetés

Miután a *Maculineaalcon*-fajcsoporton belül nem tudtam kimutatni sem faji szintű, sem egyértelmű regionális elkülönülést, ezért szükségesnek tartottam tovább elemezni a differenciálódás mintázatát kisebb földrajzi léptékben.

A *Maculinea*-fajok életmenetéből adódó nagymértékű sztochaszticitás eredménye a populációk közötti erőteljes differenciálódás, ami abban az esetben vezet egyértelmű szubrégiós tagolódáshoz, ha egy alrégióon belül a populációk között intenzív a migráció általi génáramlás. Ha a génáramlás nem tudja ellensúlyozni a differenciálódást, akkor egy alrégióon belül is nagy különbségek lesznek a populációk között, vagyis a variabilitás nem fog földrajzi mintázatot mutatni.

Vizsgálataimhoz az észak-magyarországi régióban 2000 és 2003 között gyűjtött mintákat használtam fel (ld. FÜGGELÉK 12.), ezek ugyanis földrajzilag jól definiálható alrégiókba tömörülnek. Arra a kérdésre kerestem a választ, hogy kisebb földrajzi léptékben elkülönülnek-e egymástól az *alcon*- illetve a *rebeli*-típusú populációk, valamint hogy van-e köztük egyértelmű szubrégiós tagolódás genetikailag.

4.2. Eredmények

A 16 vizsgált lokusból 3 esetében (*Gdh*, *G6pdh*, *Me*) nem találtam alternatív allélokat az elemzett mintákban.

A minták polimorfizmusának szintje átlagos volt (5. TÁBLÁZAT): a lokuszonkénti átlagos allélszám (n_A) az összes minta átlagát tekintve 1,5, a polimorf lokuszok aránya (P) 34,1, az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) 0,102, a multilokusz genotípusok átlagos száma (G) pedig 18,24 volt. A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) átlagos értéke szignifikáns heterozigóta hiányt mutatott.

		N	n_A	P	H	G	F_{IS}	S
Tápnövény	<i>G. pneumonanthe</i> (12)	20,8	1,4	32,8	0,105	16,75	0,160**	$p < 0,0025$ (4)
	<i>G. cruciata</i> (9)	26,0	1,5	35,4	0,097	20,22	0,233*	$p < 0,005$ (10)
Alrégió	Szatmári-síkság (2)	25,6	1,4	25,0	0,086	17,50	0,068	ns
	Zempléni-hegység (5)	15,1	1,4	33,8	0,114	14,00	0,134*	$p < 0,00625$ (8)
	Mátra (5)	24,6	1,4	35,0	0,104	19,20	0,207*	$p < 0,00625$ (8)
	Bükk hegység (4)	16,8	1,5	39,1	0,097	14,00	0,156*	$p < 0,00556$ (9)
	Aggteleki-karszt (5)	33,4	1,6	32,5	0,096	25,20	0,260*	$p < 0,005$ (10)
Teljes (21)		23,1	1,5	34,1	0,102	18,24	0,197*	$p < 0,00385$ (13)

5. TÁBLÁZAT: Az enzimpolimorfizmus paraméterei két hierarchia típusra (tápnövény illetve alrégiók szerint) átlagolva. A kategóriák után zárójelben szereplő értékek a minták számát adják meg.

N – lokuszonkénti átlagos mintaszám; **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **P** – polimorf lokuszok aránya; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **G** – multilokusz genotípusok átlagos száma; **F_{IS}** – a mintákon belüli varianciát jellemző index; **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrekciónál után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva, ns – nem szignifikáns.

A mintákat kétféle módon csoportosítottam:

(i) tápnövény szerint: a tradicionális taxonómiai felosztást alapul véve megkülönböztettem *alcon*-típusú populációkat, amelyek a *G. pneumonanthe*-t, és *rebeli*-típusú populációkat, melyek a *G. cruciata*-t használják iniciális tápnövényként (a populációk iniciális tápnövény szerinti beosztását a FÜGGELÉK 12. tartalmazza);

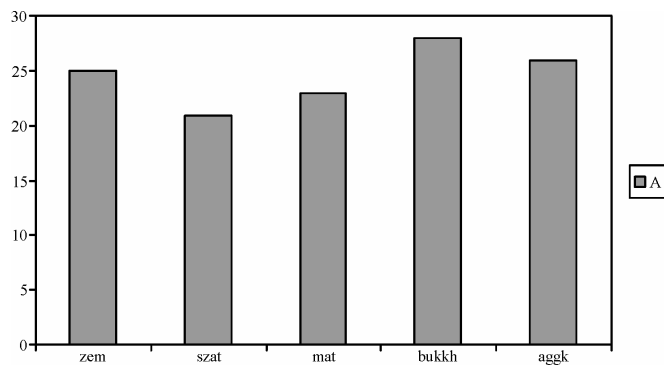
(ii) földrajzi alrégiók szerint: a minták Észak-Magyarország 5 alrégiójából származtak (a populációk szubregionális besorolását a FÜGGELÉK 12. tartalmazza).

A genetikai variabilitás paraméterei valamivel magasabb polimorfizmus szintet jeleztek a *rebeli*-típusú populációkban, mint az *alcon*-típusúakban, kivéve az átlagos heterozigóta gyakoriságot (H). A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) a populációk mindkét csoportjában szignifikáns heterozigóta hiányt mutatott.

A polimorfizmus paraméterei az alrégiók vonatkozásában nem mutattak egyértelmű tendenciát. A polimorf lokuszok aránya (P) a Bükk hegységben volt a legnagyobb, az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) a zempléni alrégióban, a lokuszonkénti átlagos allélszám (n_A) és a multilokusz genotípusok átlagos száma (G) pedig az aggteleki-karszti populációkban. A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) a Szatmári-síki alrégió kivételével szignifikáns heterozigóta hiányt mutatott, az Aggteleki-karszt mintái esetében pedig kiugróan magas volt.

Az egyes alrégiók allélkészletének feltérképezése érdekében megállapítottam az alrégiónkénti allélszámot, és összehasonlítottam a különböző gyakorisággal előforduló allélok megoszlását. Három kategóriát különítettem el: (i) ritka allél ($0 < p < 0,05$); (ii) gyakori allél ($0,05 < p < 1$); (iii) fixálódott allél ($p = 1$).

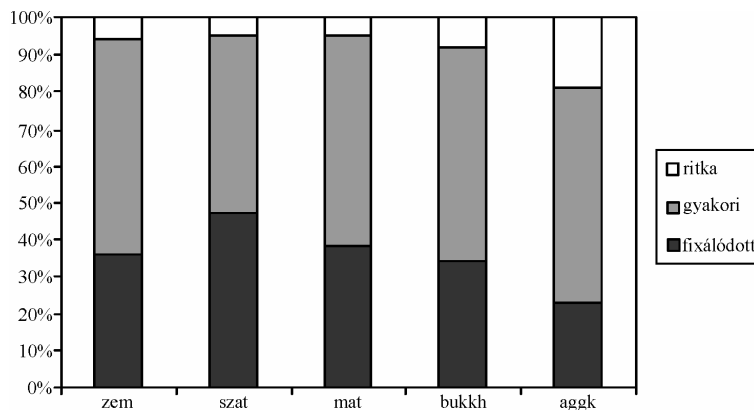
Az összállélszám (10. ÁBRA) 21 és 28 között változott. A legmagasabb a bükki, a legalacsonyabb a Szatmári-síki alrégióban volt.



10. ÁBRA: Az allélok száma a különböző földrajzi alrégiók mintái esetében.

Alrégiók: **szat** – Szatmári-síkság; **zem** – Zempléni-hegység; **mat** – Mátra; **bukkh** – Bükk hegység; **aggk** – Aggteleki-karszt.

A különböző gyakoriságú allélok eltérő arányban fordultak elő az egyes alrégiókban (11. ÁBRA). A fixálódott allélok aránya a Szatmári-síki alrégióban volt a legnagyobb, míg a gyakori alléloké a zempléniben. A ritka allélok aránya a zempléni, Szatmári-síki és mátrai alrégiók esetében közel azonos volt (kb. 5%). A ritka allélok a legnagyobb arányban az aggteleki-karszti mintákban voltak jelen, így ebben az alrégióban volt a legalacsonyabb a fixálódott allélok aránya (kb. 19%).



11. ÁBRA: A különböző gyakoriságú allélok megoszlása a különböző alrégiókba tartozó populációk esetében.

Kategóriák: **ritka** – $p < 0,05$; **gyakori** – $0,05 < p < 1$; **fixálódott** – $p = 1$. Alrégiók: **szat** – Szatmári-síkság; **zem** – Zempléni-hegység; **mat** – Mátra; **bukkh** – Bükk hegység; **aggk** – Aggteleki-karszt.

A populációk közötti genetikai differenciálódás mértékét a Wright-féle F-statisztika, illetve a populációk differenciálódásának exakt tesztje révén analizáltam.

Lokusz	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt
Acon	0,438*	0,137*	0,350*	***
Acph	0,212*	0,049*	0,172	***
Aox	0,197*	0,090*	0,117*	***
Est	0,712*	0,366*	0,546*	***
Gdh	-	-	-	-
Got1	-0,013	0,074*	-0,094	***
Got2	-0,017	0,023*	-0,041	ns
G6pdh	-	-	-	-
Gpdh	-0,001	0,006	-0,007	ns
Hk	-0,006	0,057*	-0,067	***
Idh	0,130*	0,079*	0,055	***
Mdh	-0,051	0,132*	-0,211	***
Me	-	-	-	-
Pgi	-0,009	0,004	-0,013	ns
Pgm	0,042	0,054*	-0,012	***
Sod	-0,004	0,095*	-0,109	***
Teljes	0,321*	0,156*	0,196*	***

6. TÁBLÁZAT: Az F-statisztika eredményei és a populációk differenciálódásának exakt tesztje.

F_{IT} – a teljes genetikai varianciát jellemző index; F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; F_{IS} – a mintákon belüli varianciát jellemző index.

Szignifikanciaszintek – *: $p < 0,00385$; ***: $p < 0,00008$ (Bonferroni-korrekció után 13 lokuszra megadva); ns – nem szignifikáns.

Az F-statisztika indexeinek (6. TÁBLÁZAT) a lokuszokra vonatkozó átlagértékei alapján a következő megállapítások tehetők. A totális genetikai varianciát jellemző index (F_{IT}) a minták variabilitásának relatíve magas szintjét jelezte. A teljes genetikai variancia nagyobb része a populációkon belüli komponensre (F_{IS}) esett. Az átlagos F_{IS} -érték azt mutatta, hogy a mintákon belül szignifikáns heterozigóta hiány van. A teljes genetikai varianciának a kisebb része esett a populációk (minták) közötti komponensre (F_{ST}).

A populációk differenciálódásának exakt tesztje (6. TÁBLÁZAT) a minták homogenitásának valószínűségét mutatja. Az összes lokuszt

figyelembe véve a minták közötti differenciálódás szignifikánsnak mutatkozott. A lokuszokat külön-külön elemezve 13-ból csak 10 esetben (76,9%) volt a minták homogenitásának valószínűsége kicsi. Ugyanakkor az összes Kárpát-medencei mintában 15 lokusból 12-nél (80%) találtunk szignifikáns mértékű differenciálódást (ld. 28. o.).

A továbbiakban kiszámoltam a differenciálódás különböző mérőszámait (7. TÁBLÁZAT) az egyes alrégiók esetében külön-külön, illetve az összes mintára.

Alrégió	F_{ST}	S	D	q	s_p
Zempléni-hegység	0,044*	$p < 0,00625$ (8)	0,118	0,052	0,106
Szatmári-síkság	0,049**	$p < 0,002$ (5)	0,108	0,183	0,051
Mátra	0,082*	$p < 0,00625$ (8)	0,118	0,050	0,144
Bükk hegység	0,041*	$p < 0,00556$ (9)	0,109	0,046	0,105
Aggteleki-karszt	0,011*	$p < 0,005$ (10)	0,075	0,010	0,067
Teljes	0,156*	$p < 0,00385$ (13)	0,182	0,047	0,149

7. TÁBLÁZAT: A differenciálódás különböző mérőszámai az alrégiókra átlagolva.

F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; D – átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok a minták között; q – a privát allélok gyakorisága; s_p – az allélgyakoriságok szórása a minták között (csak azok az allélok lettek figyelembe véve, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től); S – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrektúra után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva.

A szignifikáns F_{ST} -értékek jelzik, hogy az egyes alrégiókban belül a minták egyértelműen differenciálódnak egymástól. A fixációs index a mátrai alrégióban kiugróan magas volt, ami azt mutatja, hogy ebben az alrégióban a populációk nagyobb mértékben különböznek egymástól, mint a többiben.

A minták közötti átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok is a mátrai, illetve a zempléni alrégióban voltak a legnagyobbak, a bükki és a Szatmári-síki minták esetében közel azonos mértékűek voltak, míg az aggteleki-karszti alrégió mintái között voltak a legkisebbek a genetikai távolságok.

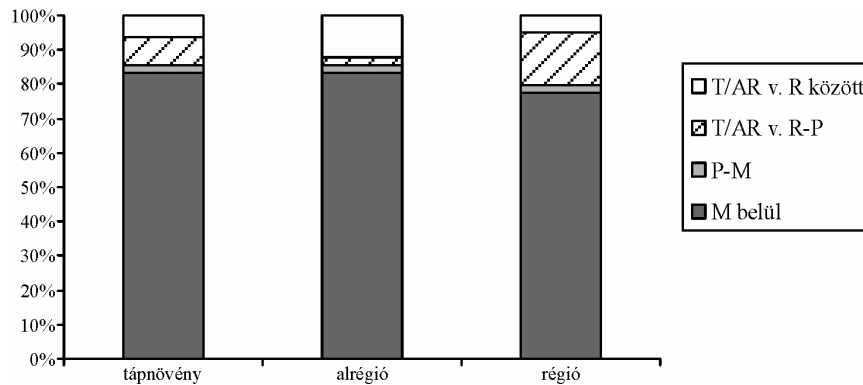
A privát allélok gyakorisága átlagosan igen alacsony (5%) volt. A Szatmári-síki alrégióban az átlaghoz képest kiugróan magas volt az arányuk (18,3%), míg az aggteleki-karszti alrégióban jóval az átlag alatt maradt (1%).

Az allélgyakoriságok szórásának (s_p) kiszámításához csak azokat az allélokat vettem figyelembe, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től, így összességében 4 lokusz (*Acon*, *Acph*, *Aox*, *Idh*) 8 allélját használtam fel. Az allélgyakoriságok szórása tekintetében szintén a mátrai alrégióban kaptam kiugróan magas értéket, vagyis a genetikai sodródás hatása ebben a szubrégióban jelentkezett a legintenzívebben.

A továbbiakban molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) révén analizáltam a teljes genetikai variancia megoszlását (12. ÁBRA): felosztottam mintákon belüli, egy populációból származó minták közötti és populációk közötti komponensekre. A populációk közötti komponens tovább bontottam tápnövények közötti, illetve földrajzi alrégiók közötti alkomponensekre.

A teljes genetikai variancia legnagyobb hányadát mind a tápnövény, mind az alrégiók szerinti hierarchiában a mintákon belüli (az egyedek közötti) komponens magyarázta (83,2%). Az egy populációból, de különböző évekből származó minták (generációk) közötti különbségekből adódó variancia kismértékű volt (2,3%). A populációk közötti különbség összességében a variancia 14,4%-a volt, ami kb. felerészben (56,7%) a tápnövények közötti, és kb. $\frac{3}{4}$ arányban (85,3%) az alrégiók közötti különbségekből adódott. Összehasonlításképpen ismét feltüntettem az összes Kárpát-medencei minta varianciájának földrajzi régiók szerinti hierarchiáját. A Kárpát-medence nagy földrajzi régióit tekintve éppen

fordított arányt kaptam: a populációk közötti variancia $\frac{3}{4}$ -e a régiókon belül, és nem azok között jelentkezett.

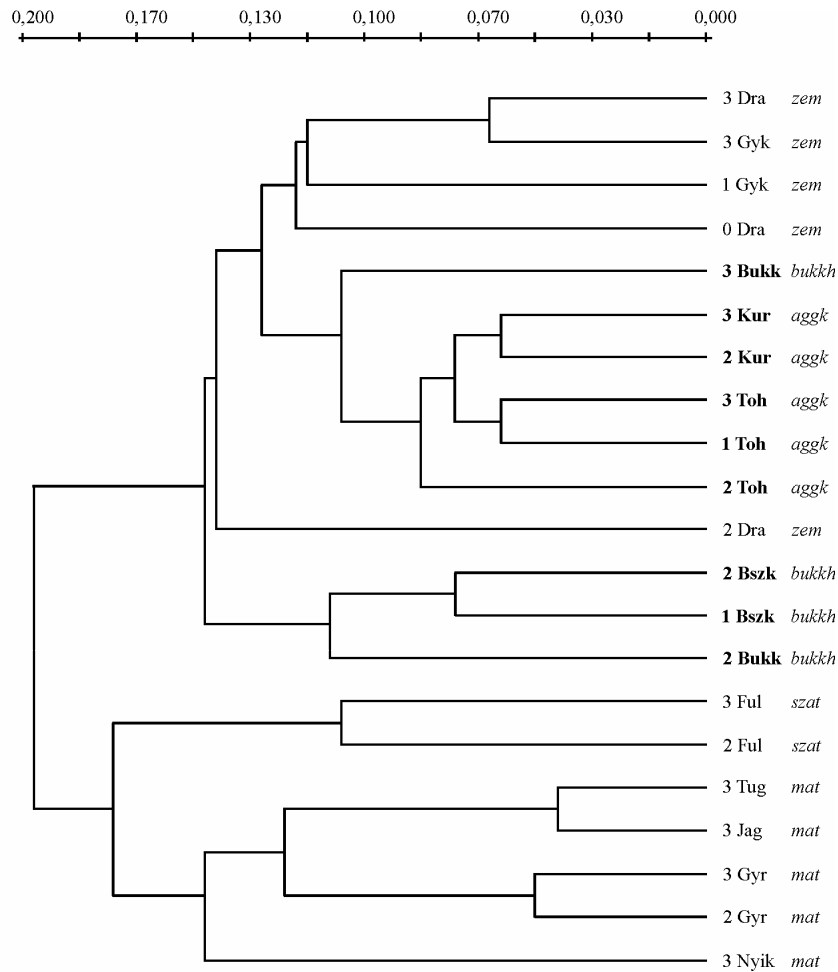


12. ÁBRA: Az AMOVA eredményei a három hierarchia típus esetében: tápnövény, észak-magyarországi alrégiók és Kárpát-medencei régiók szerint.

Variancia komponensek: **T/AR v. R között** – tápnövények/alrégiók vagy régiók közötti; **T/AR v. R-P** – tápnövényen/alrégión vagy régión belül a populációk közötti; **P-M** – populáción belül a minták közötti (évek közötti eltérés); **M belül** – mintán belül az egyedek közötti.

A következő lépésben Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogramot (13. ÁBRA) szerkesztettem, amellyel kapcsolatban a következő megállapítások tehetők.

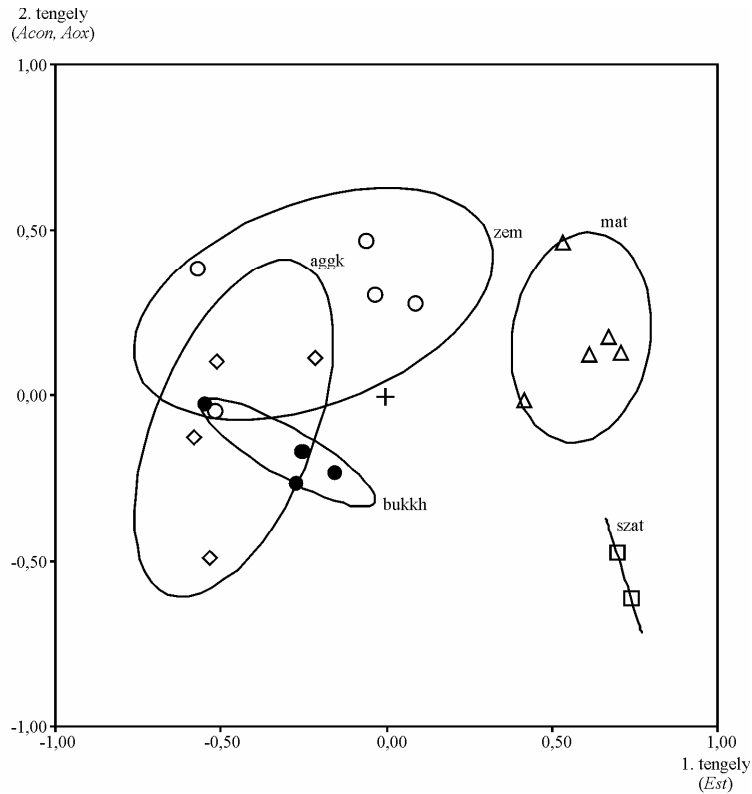
A dendrogramon látható, hogy a különböző tápnövényeket használó populációk véletlenszerűen helyezkednek el a különböző ágakban, tehát észak-magyarországi viszonylatban sem találtam faji mintázatot. A Szatmári-síki és a mátrai alrégió populációi jól elkülönülve helyezkednek el a dendrogram alsó ágaiban. A zempléni, bükki és aggteleki-karszti minták vegyes csoportokban foglalnak helyet a különböző ágakban. Az egy populációból, de különböző évekből származó minták nem klasztereződtek ugyanabba az ágba, vagyis a generációk között jelentős különbségek vannak.



13. ÁBRA: A Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogram a *Maculinea alcon* észak-magyarországi mintái esetében. A számok a gyűjtés idejének évét jelölik. Vastag betűvel emeltem ki a *rebeli*-típusú populációkat. A dőlt betűs rövidítések az alrégiókat jelölik. A populációk és régiók rövidítéseit a FÜGGELEK 12. tartalmazza.

Az allélgyakoriságok alapján főkomponens analízist (PCA) hajtottam végre (14. ÁBRA), amelynek során lecsökkentettem a változók számát, és a kevesebb változó által meghatározott faktortérben vizsgáltam, hogy az eltérő alrégiókba tartozó populációk milyen mértékben különülnek el egymástól.

A főkomponens analízis eredményei teljes mértékben alátámasztják eddigi eredményeimet. A Szatmári-síki és a mátrai minták az 1. tengely mentén teljesen elkülönülnek a másik három, egymással részleges átfedésben levő alrégió mintáitól.



14. ÁBRA: A főkomponens analízis eredményei. Minden pont egy mintát reprezentál a változók redukált terében. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 13. tartalmazza.)

Az ellipszisek az adott alrégióhoz tartozó populációk 95%-át tartalmazó burkológörbék. Az első két tengely a teljes variancia 74,5%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban az *Est* enzim lokusza vesz részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg az *Acon* és *Aox* enzim lokuszok. Alrégiók: **szat** – Szatmári-síkság; **zem** – Zempléni-hegység; **mat** – Mátra; **bukk** – Bükk hegység; **aggk** – Aggteleki-karszt.

4.3. Eredmények megvitatása

A polimorfizmus szintje észak-magyarországi viszonylatban is átlagosnak bizonyult, és messze elmaradt a boglárkalepkékre általánosságban jellemző magasszintű variabilitástól [ld. *Plebeius argus* (Linnaeus, 1758): C. Thomas és mtsai, 1998; *Polyommatus coridon* (Poda, 1761), *Polyommatus bellargus* (Rottemburg, 1775), *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775): Schmitt, 1999; Schmitt és Seitz, 2001, 2002a, b; Schmitt és mtsai, 2002, 2003; Schmitt és Hewitt, 2004; *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793): Aagard és mtsai, 2002]. Gadeberg és Boomsma (1997) szintén a variabilitás relatíve alacsony szintjét detektálták az általuk tanulmányozott dán *M.alcon*-populációkban, illetve szignifikáns heterozigóta hiányt mutattak ki az összes általuk vizsgált lokusz esetében. A mintákon belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) szignifikáns negatív értékei heterozigóta hiányra utalnak az észak-magyarországi mintákban is. A heterozigóta hiány hátterében háromféle ok állhat: (i) beltenyésztés, (ii) szelekció, (iii) szubpopulációs tagolódás. Ha a heterozigóta hiány oka beltenyésztés, akkor a szignifikáns F_{IS} -értékeket konzekvensen bizonyos populációkban kellene tapasztalni. Ha viszont a jelenség hátterében szelekció van, akkor az következetesen egy vagy két lokuszon jelentkezne. Tekintettel arra, hogy a *M.alcon* mintáiban random módon tapasztaltam a szignifikáns heterozigóta hiányt, azt tételeztem fel, hogy a populációk szubpopulációkra tagolódnak.

Az *alcon*- és a *rebeli*-típusú populációk között kisebb földrajzi léptékben sem tudtam kimutatni faji szintű differenciálódást. Bár a populációk közötti varianciának csak kis része volt a különböző iniciális tápnövényeket használó populációk két csoportja közötti különbségeknek tulajdonítható, ezt a varianciát meg lehet magyarázni a Mátrából gyűjtött

mintáknak a többi alrégió mintáitól való tiszta elkülönülésével, ugyanis valamennyi mátrai minta *alcon*-típusú populációból származott.

A statisztikai analízisek eredményei azt is mutatták, hogy a *Maculineaalcon*-fajcsoport populációi között kisebb földrajzi léptékben is nagymértékű a differenciálódás. Ezek egy része az egymást követő generációk közötti különbségekből adódott, ami a genetikai sodródás hatásának és a generációnként fellépő, ismétlődő palacknyak-effektusoknak tulajdonítható (ld. 3.3. alfejezet: 37. o.).

Eredményeim nem minden alrégió esetében mutattak tiszta földrajzi differenciálódást, csak a Szatmári-síki és a mátrai minták különültek el egyértelműen a másik három, egymással átfedésben levő szubrégió (Zempléni-hegység, Bükk hegység, Aggteleki-karszt) mintáitól. Ez az eredmény különösen érdekes annak tükrében, hogy a zempléni, *G. pneumonanthe*-n élő *alcon*-populációk fenotípusosan „rebeloid” megjelenésűek. A Szatmári-síki populáció földrajzilag igen távol helyezkedik el a többi populációtól. Ez a távolság meghaladja az egyedek diszperziós képességét, így a Szatmári-síki minták egyértelműen differenciálódnak a többi szubrégió mintáitól. A mátrai alrégió esetében feltételezhetjük, hogy a populációk között intenzív a migráció általi génáramlás, annál is inkább, mivel a mátrai gyűjtőhelyek között nagyon kicsik a távolságok. A géncsere elmosza az alrégióon belül a populációk közötti különbséget, ami azt eredményezi, hogy ez az alrégió is egyértelműen elkülönül a többitől. Gadeberg és Boomsma (1997) a mi vizsgálataink földrajzi léptékéhez hasonló skálán szintén találtak genetikai különbségeket a *M.alcon* lokális populációi között.

A Zemplénből, a Bükk hegységből és az Aggteleki-karsztról származó minták közötti differenciálódás nem volt teljes, vagyis ezeken

az alrégiókon belül valószínűleg nem olyan erőteljes a génáramlás, hogy szubrégiós mintázat jöjjön létre. Erre vonatkozóan egyetlen konkrét adat áll rendelkezésünkre, mégpedig az Aggteleki-karszt tohonya-völgyi és kuriszláni populációi esetében. Árnys és mtsai (2005) jelölés-visszafogásos vizsgálatok segítségével a két, egymástól kb. 2,6 kilométerre levő populáció között nem tapasztaltak migrációt. Másrésről a három, egymással részleges átfedésben levő alrégió közötti tiszta elkülönülés hiányának egyik lehetséges magyarázata az, hogy a lokális adaptáció hasonló genetikai struktúrát eredményezett a három, sok tekintetben hasonló alrégióban. Nem vethetjük el azonban azt a feltételezést sem, hogy a szubrégiók genetikai struktúrájában mutatkozó hasonlóság egyszerűen véletlen események eredménye.

5. A GENETIKAI VARIABILITÁS TÉRBELI ÉS IDŐBELI SZERKEZETE A *MACULINEA ALCON*-FAJCSOPORT ÉSZAK-MAGYARORSZÁGI POPULÁCIÓIBAN

5.1. Bevezetés

A *Maculinea*-populációk sajátos életmenetük miatt erősen ki vannak téve a genetikai sodródás, és részben a szelekció hatásának (ld. 1.4. alfejezet: 12. o.), ezért szükségesnek tartottam részleteiben feltárni ennek a jelenségnek a térbeli és időbeli dinamikáját. Vizsgálataim során egyrészt az észak-magyarországi régió két alrégiójának egymáshoz közel elhelyezkedő populációiban, másrészt egyugyanazon populáció különböző generációinak mintáiban hasonlítottam össze a genetikai differenciálódás szintjét.

Az elkülönülés mértéke az egymás közelében elhelyezkedő populációk között a migráció általi génáramlás és a genetikai differenciálódás egyensúlyától függ. Ennek az egyensúlyi differenciálódásnak a szintjét a génáramlás intenzitása, illetve a populációkra ható genetikai sodródás mértéke határozza meg. Az egyensúlyi differenciálódás magas szintje tehát egyaránt kialakulhat korlátozott génáramlás vagy erős drift hatás eredményeként. Figyelembe kell azonban venni azt is, hogy a populációk közötti differenciálódást nemcsak sztochasztikus hatások, hanem a diverzifikáló szelekció is előidézheti. A *Maculinea alcon* populációi között magasszintű differenciálódást tapasztaltam (ld. 3. és 4. fejezet), melynek kialakításában mindkét hatásnak szerepe lehet. Amennyiben a differenciálódás elsődlegesen a sztochasztikus hatások, vagyis a speciális életciklusból adódó, generációnként fellépő ismétlődő palacknyak-hatás következménye, akkor azt várjuk, hogy mind a populáción belül, a

különböző évekből (generációkból), mind pedig a különböző populációkból származó minták között jelentős mértékű lesz a differenciálódás. Ha viszont a differenciálódás elsődlegesen a diverzifikáló szelekció hatására vezethető vissza, vagyis a lokális adaptáció következményeként lép fel, akkor a különböző populációk között jelentős, míg az egy populáció különböző generációiból származó minták között jóval kisebb mértékű differenciálódást várunk.

Az elemzésekhez a zempléni és a bükki alrégió két-két populációjából 1999 és 2005 között gyűjtött mintákat használtam fel (FÜGGELÉK 14.). Azért választottam ki ezeket a populációkat, mert földrajzi elhelyezkedésük hasonló: mindegyik populáció kb. 700-850 m-es tengerszint feletti magasságban helyezkedik el, valamint mindkét alrégió belül a két populáció közötti távolság kb. 15 km. Ugyanakkor a két alrégió mintái iniciális tápnövény-használatuk tekintetében különböznek egymástól: a bükki populációk nőtényei *G. cruciata*-ra, míg a zempléni populációkéi *G. pneumonanthe*-ra petéznek.

5.2. Eredmények

A 16 vizsgált lokusból a bükki minták esetében 7 (*Gdh*, *Got1*, *G6pdh*, *Hk*, *Me*, *Pgi*, *Sod*), a zempléniek esetében pedig 8 (*Gdh*, *Got2*, *G6pdh*, *Gpdh*, *Hk*, *Me*, *Pgi*, *Pgm*) nem rendelkezett alternatív allélokka az elemzett mintákban.

A minták polimorfizmusának szintje (8. TÁBLÁZAT) átlagosnak mutatkozott mindkét alrégió tekintetében. A polimorf lokuszok aránya (P) a bükkszentkereszti mintákban, a multilokusz genotípusok átlagos száma (G) pedig a drahos-réti mintákban volt kiugróan magas. A mintákon

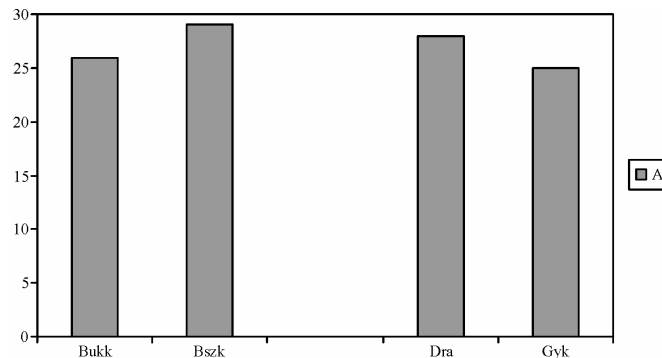
belüli varianciát jellemző index (F_{IS}) átlagértékei mindkét alrégióban szignifikáns heterozigóta hiányt jeleztek.

Alrégió	Populáció	N	n_A	P	H	G	F_{IS}	S
Bükk hegység	Bükk-fennsík (3)	15,4	1,5	31,3	0,097	14,33	0,220	ns
	Bükkszentkereszt (3)	20,8	1,6	41,7	0,114	18,00	0,141	ns
Teljes (6)		18,1	1,5	36,5	0,105	16,17	0,171*	p<0,00556 (9)
Zempléni-hegység	Drahos-rét (4)	23,2	1,6	36,0	0,122	21,50	0,117	ns
	Gyertyánkút (3)	12,5	1,4	33,4	0,130	11,67	0,058	ns
Teljes (7)		18,6	1,5	34,8	0,125	17,29	0,122*	p<0,00625 (8)

8. TÁBLÁZAT: Az enzimpolimorfizmus paraméterei. A kategóriák után zárójelben szereplő értékek a minták számát adják meg.

N – lokuszonkénti átlagos mintaszám; **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **P** – polimorf lokuszok aránya; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **G** – multilokusz genotípusok átlagos száma; **F_{IS}** – a mintákon belüli varianciát jellemző index; **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrekciónak után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva, ns – nem szignifikáns.

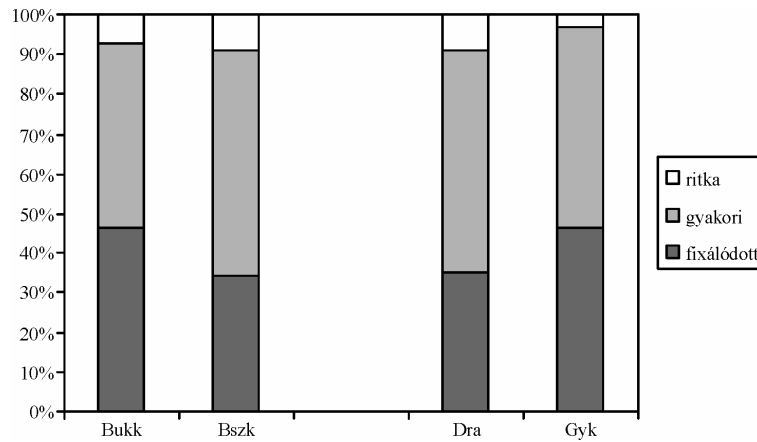
Mindkét alrégió mintáiban populációnként állapítottam meg az allélok számát, illetve összehasonlítottam a különböző gyakorisággal előforduló allélok megoszlását. Az előzőekhez hasonlóan három kategóriát különítettem el: (i) ritka allél ($0 < p < 0,05$); (ii) gyakori allél ($0,05 < p < 1$); (iii) fixálódott allél ($p = 1$).



15. ÁBRA: Az allélok száma a különböző populációk esetében.

Populációk: **Bukk** – Bükk-fennsík; **Bszk** – Bükkszentkereszt; **Dra** – Drahos-rét; **Gyk** – Gyertyánkút.

Az összállélszám (15. ÁBRA) egy szűk tartományban, 25 és 29 között változott. A legmagasabb a bükk-szentkereszt, a legalacsonyabb a gyertyánkúti mintákban volt.



16. ÁBRA: A különböző gyakoriságú allélok megoszlása a különböző populációk esetében.

Kategóriák: **ritka** – $p < 0,05$; **gyakori** – $0,05 < p < 1$; **fixálódott** – $p = 1$. Populációk: **Bukk** – Bükk-fennsík; **Bszk** – Bükk-szentkereszt; **Dra** – Drahos-rét; **Gyk** – Gyertyánkút.

A fixálódott és a gyakori allélok megoszlása (16. ÁBRA) a bükk-szentkereszt és a drahos-réti minták esetében mutatott hasonlóságot. A ritka allélok gyakorisága 3 és 9% között változott a négy populációban. A legalacsonyabb értéket a gyertyánkúti mintákban tapasztaltam.

A populációk közötti genetikai differenciálódás mértékét a Wright-féle F-statisztika, illetve a populációk differenciálódásának exakt tesztje révén analizáltam a két alrégióban külön-külön.

Az F-statisztika indexeinek (9. TÁBLÁZAT) a lokuszokra vonatkozó átlagai alapján a következő megállapítások tehetők. A totális genetikai variáciát jellemző index (F_{IT}) a minták variabilitásának alacsony szintjét jelezte, és ennek nagy része a mintákon belüli variancia komponensnek (F_{IS}) volt tulajdonítható mindkét alrégió esetében. A fixációs index (F_{ST}) értéke az alrégiókon belül a populációk között kismértékű, de szignifikáns

differenciálódást mutatott. A lokuszokat külön-külön elemezve azonban a bükki alrégióon belül 9 lokuszból csak 2, a zempléni alrégióon belül pedig 8 lokuszból csak 1 esetében volt szignifikáns az F_{ST} .

A populációk differenciálódásának exakt tesztje (9. TÁBLÁZAT) 2-2 lokusz kivételével a minták homogenitásának valószínűségét mutatta az alrégiókon belül.

Lokusz	Bükk hegység				Zempléni-hegység			
	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt
Acon	0,284*	0,048*	0,248*	*	0,370*	0,068*	0,325*	***
Acph	-0,012	0,010	-0,022	ns	0,565*	0,013	0,559*	ns
Aox	0,396*	0,006	0,393*	ns	0,280*	0,033	0,255*	*
Est	0,390*	0,016	0,380*	ns	0,341*	0,028	0,322*	ns
Gdh	-	-	-	-	-	-	-	-
Got1	-	-	-	-	-0,025	0,037	-0,065	ns
Got2	-0,001	-0,008	0,007	ns	-	-	-	-
G6pdh	-	-	-	-	-	-	-	-
Gpdh	0,000	0,011	-0,011	ns	-	-	-	-
Hk	-	-	-	-	-	-	-	-
Idh	-0,005	0,041	-0,048	ns	0,023	0,023	0,000	ns
Mdh	-0,074	0,032*	-0,110	*	-0,335	0,009	-0,347	ns
Me	-	-	-	-	-	-	-	-
Pgi	-	-	-	-	-	-	-	-
Pgm	-0,050	0,045	-0,099	ns	-	-	-	-
Sod	-	-	-	-	-0,016	-0,004	-0,012	ns
Teljes	0,197*	0,032*	0,171*	***	0,149*	0,031*	0,122*	***

9. TÁBLÁZAT: Az F-statisztika eredményei és a populációk differenciálódásának exakt tesztje.

F_{IT} – a teljes genetikai varianciát jellemző index; F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; F_{IS} – a mintákon belüli varianciát jellemző index.

Szignifikanciaszintek: **Bükk hegység** – *: $p < 0,00556$; ***: $p < 0,00011$ (Bonferroni-korrekció után 9 lokuszra megadva); ns – nem szignifikáns; **Zempléni-hegység** – *: $p < 0,00625$; ***: $p < 0,00013$ (Bonferroni-korrekció után 8 lokuszra megadva); ns – nem szignifikáns.

A továbbiakban kiszámoltam a differenciálódás különböző mérőszámait (10. TÁBLÁZAT) mindkét alrégió populációiban, illetve az alrégiókra átlagolva.

Alrégió	Populáció	F_{ST}	S	D	q	s_p
Bükk hegység	Bükk-fennsík (3)	0,000	ns	0,081	0,050	0,076
	Bükkszentkereszt (3)	0,050*	$p < 0,00556$ (9)	0,102	0,050	0,104
Teljes (6)		0,032*	$p < 0,00556$ (9)	0,119	0,030	0,093
Zempléni-hegység	Drahos-rét (4)	0,021*	$p < 0,00625$ (8)	0,108	0,090	0,075
	Gyertyánkút (3)	0,018	ns	0,101	0,100	0,087
Teljes (7)		0,031*	$p < 0,00625$ (8)	0,116	0,090	0,096

10.

TÁBLÁZAT: A differenciálódás különböző mérőszámai.

F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; **D** – átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok a minták között; **q** – a privát allélok gyakorisága; s_p – az allélgyakoriságok szórása a minták között (csak azok az allélok lettek figyelembe véve, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től); **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrekciónak után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva.

Az F_{ST} -értékek az alrégiókon belül a minták kismértékű, de szignifikáns differenciálódását jelezték. A Bükk-fennsíki és a gyertyánkúti populációk különböző évekből származó mintái nem különültek el egymástól, viszont a bükkszentkereszt és a drahos-réti populációk generációi között szignifikáns differenciálódást mutattam ki.

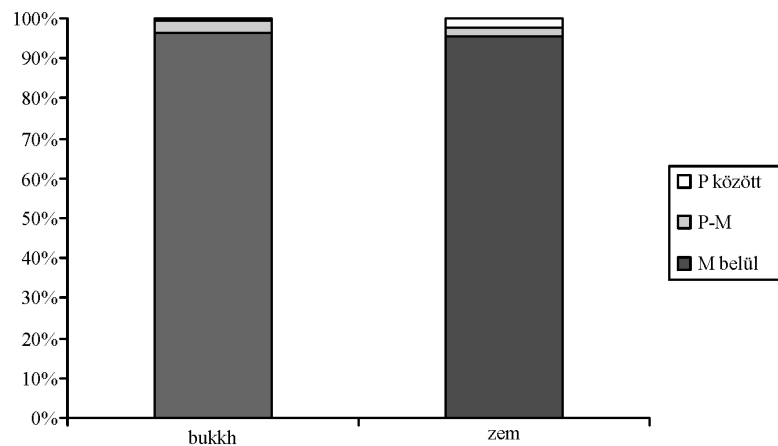
Az átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok (D) hasonlóak voltak a két alrégió átlagát tekintve. A négy populáció közül a Bükk-fennsíki minták közötti átlagos genetikai távolság volt a legalacsonyabb, ami összhangban van azzal, hogy a fixációs index (F_{ST}) értéke is ebben a populációban volt a legkisebb (0), vagyis ennek a populációnak a különböző generációi egyáltalán nem különültek el egymástól. A többi populáció különböző évekből származó mintái között hasonló nagyságúak voltak a genetikai távolságok.

A privát allélok gyakorisága (q) a zempléni alrégió mintáiban átlagosan magasabb volt (9%), mint a bükki alrégió mintáiban (3%), és a gyertyánkúti populációban volt a legnagyobb (10%).

Az allélgyakoriságok szórásának (s_p) kiszámításához csak azokat az allélokat vettem figyelembe, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től, így összességében 4 lokusz (*Acon*, *Acph*, *Aox*, *Idh*) 8

allélját használtam fel. Az allélgyakoriságok átlagos szórása a két alrégióban hasonló értéket vett fel. A drahos-réti minták szórása mutatkozott a legalacsonyabbnak, a bükkszentkeresztli mintáké pedig a legmagasabbnak.

A továbbiakban molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) révén analizáltam a teljes genetikai variancia megoszlását (17. ÁBRA) az alábbi komponensek között: mintákon belüli, egy populációból származó minták közötti és populációk közötti variancia.



17. ÁBRA: Az AMOVA eredményei a két alrégió esetében.

Variancia komponensek: **P között** – populációk közötti; **P-M** – populáción belül a minták közötti (évek közötti eltérés); **M belül** – mintán belül az egyedek közötti. Alrégiók: **bukkh** – Bükk hegység; **zem** – Zempléni-hegység.

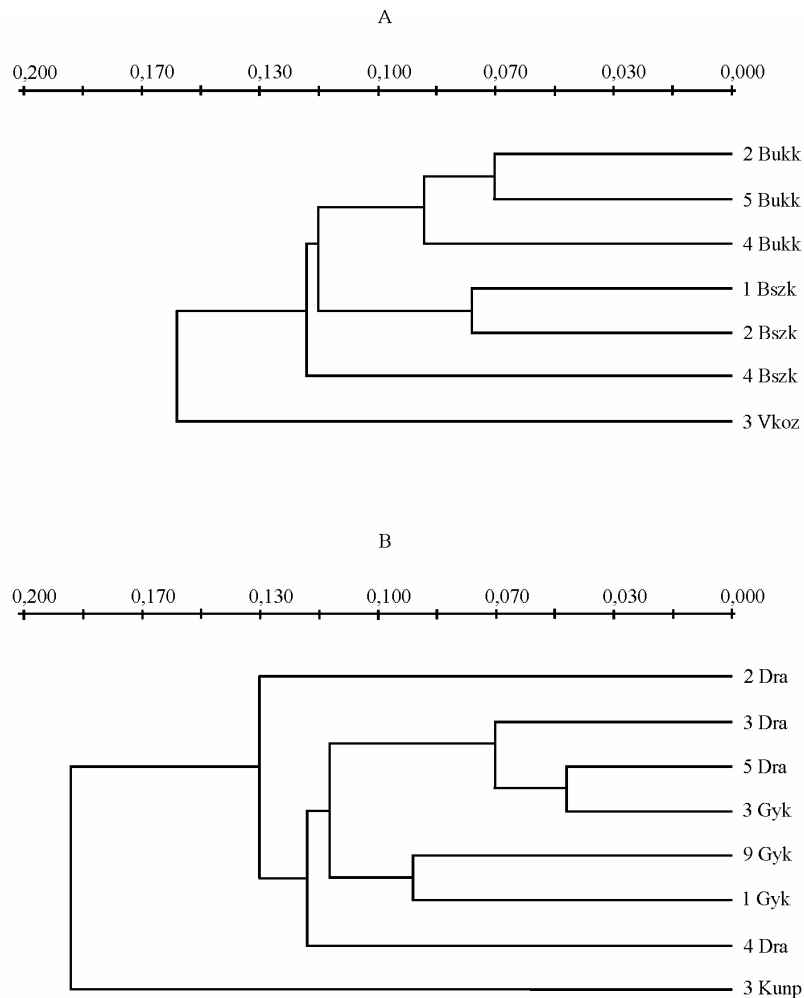
A teljes genetikai variancia legnagyobb részét mindkét alrégió esetében a mintákon belüli variancia komponens adta. A bükki alrégió esetében a populációk közötti különbségeket majdnem teljes egészében az egy populációból, de különböző évekből származó minták közötti különbségek tették ki. Mivel az előbbieken az F_{ST} -értékek alapján megállapítottam, hogy a Bükk-fennsíki populáció generációi nem különültek el egymástól, az AMOVA során kapott évek közötti különbségek valószínűleg teljes egészében a bükkszentkeresztli populáció

mintái közötti különbségekre vezethetők vissza. A zempléni alrégióban hasonló arányban különültek el a populációk, mint a különböző évekből származó minták. Ez összhangban van a fixációs index (F_{ST}) alapján levont előbbi következtetéseimmel, miszerint a két zempléni populáció generációi hasonló mértékben különültek el egymástól, mint maguk a populációk.

A következő lépésben Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogramokat (18. ÁBRA) szerkesztettem. A bükki alrégió esetében a 2003-as vértesszói, a zempléni esetében a 2003-as kunpeszérei populációt használtam kulcsoportként.

A két bükki populáció mintái egyértelműen elkülönültek a vértesszói populációtól és részben egymástól is, ami abból adódott, hogy a Bükk-fennsíki populáció mintái egy ágba klasztereződtek (18.A ÁBRA).

Bár a zempléni alrégió mintái is jól elkülönültek a kunpeszérei mintától, a két populációt tekintve már nem kaptam tiszta mintázatot, a drahos-réti és gyertyánkúti populációk vegyesen helyezkedtek el a dendrogram különböző ágaiban (18.B ÁBRA).

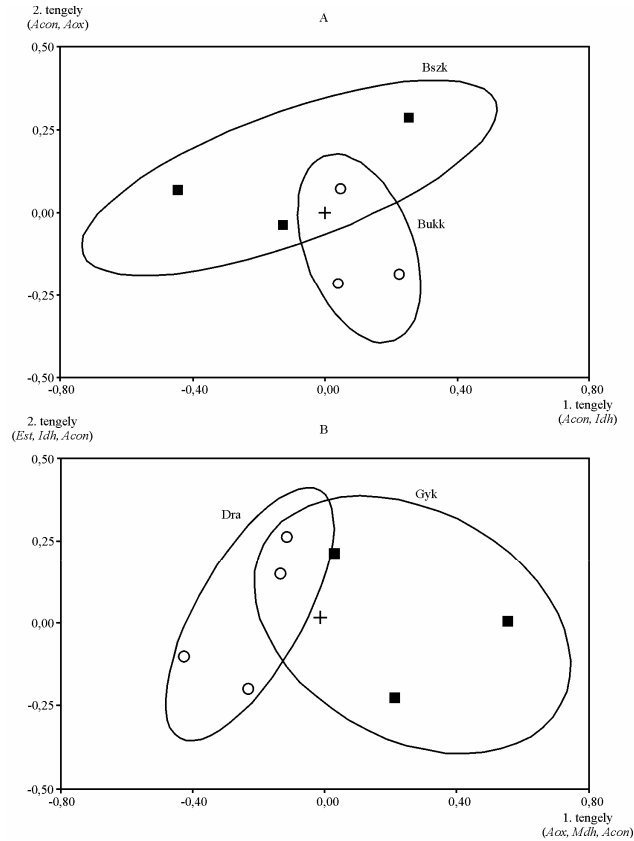


18. ÁBRA: A Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogramok. A számok a gyűjtés idejének évét jelölik.

A. Bükk hegység: **Bukk** – Bükk-fennsík; **Bszk** – Bükkszentkereszt; **Vkoz** – Vérteskozma; **B.** Zempléni-hegység: **Dra** – Drahos-rét; **Gyk** – Gyertyánkút; **Kunp** – Kunpeszér.

Az allélok gyakorisága alapján főkomponens analízist (PCA) végeztem (19. ÁBRA), amelynek során lecsökkentettem a változók számát, és a kevesebb változó által meghatározott faktortérben vizsgáltam, hogy az eltérő alrégiókba tartozó populációk milyen mértékben különülnek el egymástól.

Mindkét alrégió esetében azt tapasztaltam, hogy az egyes populációk mintáit reprezentáló pontfelhők egymással részleges átfedésben vannak, tehát a populációk elkülönülésének mértéke hasonló, mint a különböző évekből származó generációké.



19. ÁBRA: A főkomponens analízis eredményei. Minden pont egy mintát reprezentál a változók redukált terében.

A. Az ellipszisek a Bükk hegység populációihoz (**Bukk** – Bükk-fennsík; **Bszk** – Bükk-szentkereszt) tartozó minták 95%-át tartalmazó burkológörbék. Az első két tengely a teljes variancia 75,2%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban az *Acon* és *Idh* enzim lokuszok vesznek részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg az *Acon* és *Aox* enzim lokuszok. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 15. tartalmazza.)

B. Az ellipszisek a Zempléni-hegység populációihoz (**Dra** – Drahos-rét; **Gyk** – Gyertyánkút) tartozó minták 95%-át tartalmazó burkológörbék. Az első két tengely a teljes variancia 80,6%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban az *Aox*, *Mdh* és *Acon* enzim lokuszok vesznek részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg az *Est*, *Idh* és *Acon* enzim lokuszok. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 16. tartalmazza.)

5.3. Eredmények megvitatása

A statisztikai analízisek eredményei azt mutatták, hogy a bükki és a zempléni alrégiók mintáinak genetikai összetétele részleges átfedésben van egymással. Ez alapján feltételezhetjük, hogy mindkét alrégióon belül a populációk között bizonyos mértékű géncsere zajlik.

A Bükk-fennsíki populáció kivételével egyértelmű differenciálódást tapasztaltam az egymást követő generációk között a vizsgált populációkban. Eredményeim azt mutatták, hogy mindkét alrégió populációiban a minták közötti teljes differenciálódás jelentős hányadát tette ki a generációk közötti különbség, azaz számottevő volt a genetikai differenciálódás időbeli komponense. Ez arra utal, hogy a *M.alcon* vizsgált populációi esetében a magasszintű differenciálódás elsődlegesen nem a diverzifikáló szelekcióra, hanem a speciális életciklusból adódó sztochasztikus hatásokra vezethető vissza. Ezt a feltételezést az is alátámasztja, hogy a differenciálódás térbeli és időbeli komponenseinek megoszlása nem volt azonos a két alrégióban, de nem is várhatunk hasonló tér-idő mintázatot, ha a jelenség hátterében a genetikai sodródás áll.

A zempléni alrégióban a populációk *G. pneumonanthe*-t használnak tápnövényként, ami viszonylag egyenletesen oszlik el az élőhely megfelelő nedvesség ellátottságú foltjain. A bükki alrégióban mindkét populációban *G. cruciata*-ra petéznek a nőstények. A *G. cruciata* sarjtelepeket alkot, így a habitatban foltszerűen jelenik meg. Az a tény, hogy a bükki populációkban a tápnövény elrendeződése foltszerű, miközben a hangyafészkek ettől a mintázattól függetlenül random módon helyezkednek el, eredményezheti a generációról generációra érvényesülő sztochasztikus hatások fokozódását. Eredményeim alátámasztják ezt a

feltételezést, hiszen a bükki minták esetében nagyobb volt a differenciálódás időbeli komponensének relatív aránya, mint a zempléni minták esetében.

6. A GENETIKAI VARIABILITÁS SZINTJÉNEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA KÉT UGYANAZT A TÁPNÖVÉNYT HASZNÁLÓ, DE ELTÉRŐ MÉRETŰ POPULÁCIÓBAN

6.1. Bevezetés

A *Maculineaalcon*-fajcsoport populációi sajátos életmenetük miatt erősen ki vannak téve a genetikai sodródás hatásának, ezért a genetikai variabilitás relatíve alacsony szintjét mutatják. Az eddigiekben több szempontból megvizsgáltam a drift következményeit. Ezúttal azt elemzem, hogy a fentiekén túlmenően befolyásolja-e a populációméret a genetikai sodródásnak a polimorfizmus szintjére és mintázatára kifejtett hatását. Általában azt várjuk, hogy a genetikai variabilitás a kis populációkban alacsony, a nagy populációkban pedig magas szintű lesz. Megvizsgáltam, hogy teljesül-e ez a várakozás egy olyan faj esetében is, amelynek populációi egyébként is erős drift hatásnak vannak kitéve. Ezzel párhuzamosan tanulmányoztam a polimorfizmus szintjének időbeli változását is.

Vizsgálataimhoz a Bükk-fennsíki és a tohonya-völgyi, *rebeli*-típusú populációk 1999 és 2005 között gyűjtött mintáit használtam fel (FÜGGELÉK 17.). A Bükk-fennsíki populációban 2002 és 2005 között Tóth (2006), a tohonya-völgyi populációban 2002 és 2004 között Árnys és mtsai (2005) végeztek jelölés-visszafogásos vizsgálatokat. Ezek során megállapították, hogy a Bükk-fennsíki populáció kb. 400-500 egyedből áll, és mérete csökkenő tendenciát mutat (Tóth, 2006), míg a tohonya-völgyi populáció nagysága kb. 1000-1200 egyedre tehető, és az utóbbi években zajló intenzív természetvédelmi kezeléseknél köszönhetően jelentős növekedésen ment keresztül (Árnys és mtsai, 2005; Árnys, 2007).

Ahhoz, hogy teljes képet kapjak a genetikai sodródás hatásáról a kiválasztott populációk esetében, a polimorfizmus szintjének és időbeli változásának tanulmányozása mellett kitértem annak a vizsgálatára is, hogy a két populáció különböző generációi milyen mértékben differenciálódnak egymástól.

6.2. Eredmények

A 16 vizsgált lokuszból a Bükk-fennsíki populáció esetében 10 (*Acph*, *Gdh*, *Got1*, *Got2*, *G6pdh*, *Gpdh*, *Hk*, *Me*, *Pgi*, *Sod*), a tohonya-völgyi esetében pedig 7 (*Gdh*, *Got2*, *G6pdh*, *Gpdh*, *Hk*, *Me*, *Sod*) teljesen monomorf volt.

Mivel két igen eltérő méretű populációt vizsgáltam, ezért a lokuszonkénti átlagos mintaszámok (11. TÁBLÁZAT) is igen különbözőek voltak: a kis egyedszámú Bükk-fennsíki populációban a lokuszonkénti átlagos mintaszám jóval kisebb volt, mint a nagyobb méretű tohonya-völgyi populáció esetében. A minták polimorfizmusának szintje átlagos volt (11. TÁBLÁZAT). A tohonya-völgyi minták esetében a multilokusz genotípusok átlagos száma (G) kiugróan magas volt, jóval meghaladta a Bükk-fennsíki populációra jellemző értéket. A Bükk-fennsíki mintákban az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) viszonylag alacsony volt, és szignifikáns heterozigóta hiánnyal (F_{IS}) párosult. A tohonya-völgyi populációban a heterozigóták átlagos gyakorisága (H) magasabb volt, mint a Bükk-fennsíki mintákban, és bár szignifikáns heterozigóta hiányt (F_{IS}) mutattam ki a tohonya-völgyi populációban is, de ez jóval kisebb mértékű volt, mint a Bükk-fennsíki minták esetében.

Populáció	N	n_A	P	H	G	F_{IS}	S
Bükk-fennsík (4)	13,5	1,5	32,9	0,084	12,75	0,231**	$p < 0,00017$ (6)
Tohonya (7)	34,7	1,6	34,0	0,101	27,00	0,188**	$p < 0,001$ (10)
Teljes (11)	27,0	1,5	33,6	0,095	21,82	0,196*	$p < 0,005$ (10)

11. TÁBLÁZAT: Az enzimpolimorfizmus paraméterei. A kategóriák után zárójelben szereplő értékek a minták számát adják meg.

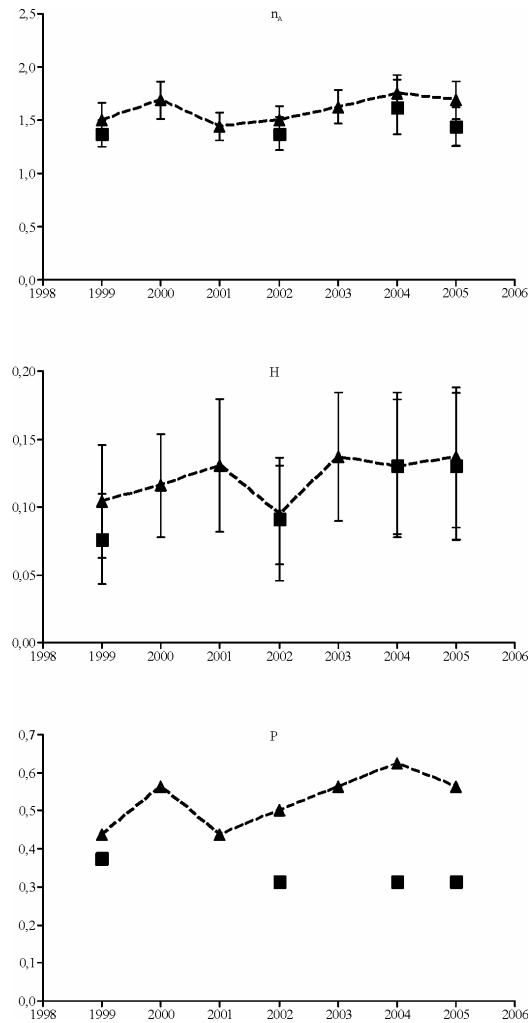
N – lokuszonkénti átlagos mintaszám; **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **P** – polimorf lokuszok aránya; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **G** – multilokusz genotípusok átlagos száma; **F_{IS}** – a mintákon belüli variációt jellemző index; **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrektúra után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva, ns – nem szignifikáns.

Mindkét populáció mintái esetében ábrázoltam a polimorfizmus mutatóinak (lokuszonkénti átlagos allélszám – n_A ; átlagos heterozigóta gyakoriság – H; polimorf lokuszok aránya – P) alakulását 1999 és 2005 között (20. ÁBRA).

A lokuszonkénti átlagos allélszám (n_A) viszonylag szűk határértékek (1,375-1,75) között ingadozott, és hasonlóan alakult a két populáció esetében az egyes években.

Az átlagos heterozigóta gyakoriság (H) az első év kivételével szintén hasonló értékeket vett fel a két populáció egymást követő generációiban. 2002-ben egy jelentős mértékű visszaesést mutattam ki a heterozigóták gyakoriságában mindkét populáció esetében.

A polimorf lokuszok aránya (P) a tohonya-völgyi populációban jóval meghaladta a Bükk-fennsíki populációban tapasztalt értékeket, és egy 2001-ben bekövetkező visszaesés után fokozatos növekedésnek indult, majd 2005-ben egy újabb, kisebb mértékű csökkenést tapasztaltam. A Bükk-fennsíki populációban az első évben volt a legmagasabb a polimorf lokuszok aránya, a következő három mintavételi évben pedig teljesen egyforma értékeket vett fel.

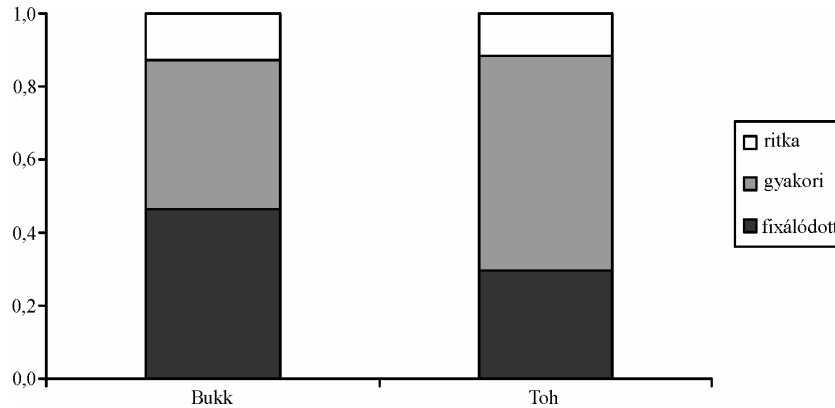


20. ÁBRA: A polimorfizmus mutatóinak változása 1999 és 2005 között a Bükk-fennsíki és a tohonya-völgyi populáció esetében.

Mutatók: **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **P** – polimorf lokuszok aránya. Populációk: ■ – Bükk-fennsík ; ▲ – Tohonya-völgy.

A két populáció esetében megállapítottam a különböző gyakorisággal előforduló allélok megoszlását (21. ÁBRA). Három kategóriát különítettem el: (i) ritka allél ($0 < p < 0,05$); (ii) gyakori allél ($0,05 < p < 1$); (iii) fixálódott allél ($p = 1$).

A ritka allélok aránya a két populációban hasonló volt (kb. 12%). A Bükk-fennsíki populáció esetében a fixálódott allélok aránya jóval meghaladta a tohonya-völgyi populációra jellemző értéket, ennek megfelelően a gyakori allélok aránya kevesebb volt.



21. ÁBRA: A különböző gyakoriságú allélok megoszlása a két populáció esetében. Kategóriák: **ritka** – $p < 0,05$; **gyakori** – $0,05 < p < 1$; **fixálódott** – $p = 1$. Populációk: **Bükk** – Bükk-fennsík; **Toh** – Tohonya-völgy.

A populációk közötti genetikai differenciálódás mértékét a Wright-féle F-statisztika, illetve a populációk differenciálódásának exakt tesztje révén analizáltam a két populációban külön-külön.

Az F-statisztika indexeinek (12. TÁBLÁZAT) a lokuszokra vonatkozó átlagértékeit figyelembe véve a következő megállapítások tehetők. A teljes genetikai varianciát jellemző index (F_{IT}) viszonylag alacsony volt. A variancia legnagyobb része a mintákon belüli komponensre esett. A fixációs index (F_{ST}) értéke nagyon alacsony volt mindkét populáció esetében, a Tohonya-völgy mintái esetében a generációk szignifikáns mértékű differenciálódását jelzi.

A populációk differenciálódásának exakt tesztje (12. TÁBLÁZAT) a Bükk-fennsíki populáció esetén 4, a tohonya-völgyi populáció esetében 1 lokusz kivételével a minták homogenitásának valószínűségét mutatta.

Lokusz	Bükk-fennsík				Tohonya-völgy			
	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	Exakt teszt
Acon	0,311*	-0,001	0,312*	*	0,389*	0,059*	0,350*	***
Acph	-	-	-	-	0,131*	-0,005	0,136	ns
Aox	0,436*	-0,006	0,440*	*	0,092	-0,003	0,095	ns
Est	0,444*	0,024	0,431*	*	0,535*	0,017	0,527*	ns
Gdh	-	-	-	-	-	-	-	-
Got1	-	-	-	-	-0,051	-0,001	-0,050	ns
Got2	-	-	-	-	-	-	-	ns
G6pdh	-	-	-	-	-	-	-	-
Gpdh	-	-	-	-	-	-	-	-
Hk	-	-	-	-	-	-	-	-
Idh	-0,069	0,019	0,051	ns	-0,053	0,014	-0,068	ns
Mdh	-0,126	0,006	-0,133	*	-0,031	0,001	-0,033	ns
Me	-	-	-	-	-	-	-	-
Pgi	-	-	-	-	-0,024	-0,009	-0,015	ns
Pgm	-0,010	0,038	-0,029	ns	-0,070	-0,005	-0,065	ns
Sod	-	-	-	-	-	-	-	-
Teljes	0,237*	0,008	0,231*	*	0,206*	0,022*	0,188*	***

12. TÁBLÁZAT: Az F-statisztika eredményei és a populációk differenciálódásának exakt tesztje.

F_{IT} – a teljes genetikai varianciát jellemző index; F_{ST} – a minták közötti varianciát jellemző index; F_{IS} – a mintákon belüli varianciát jellemző index. Szignifikanciaszintek – *: $p < 0,005$; ***: $p < 0,0001$ (Bonferroni-korrektció után 10 lokuszra megadva); ns – nem szignifikáns.

A továbbiakban kiszámoltam a differenciálódás különböző mérőszámait (13. TÁBLÁZAT) mindkét populációban.

A fixációs index (F_{ST}) a két populáció közötti kismértékű differenciálódásra utalt. A Bükk-fennsík különböző évekből gyűjtött mintái egyáltalán nem különültek el egymástól, a tohonya-völgyi populáció különböző generációi viszont igen. Tulajdonképpen az összes mintára számított fixációs indexet (F_{ST}) majdnem teljes egészében a tohonya-völgyi populáció generációi közötti elkülönülés adta.

Az átlagos Cavalli-Sforza és Edwards húrtávolságok (D) a két populáció generációi között hasonlóak voltak.

A privát allélok gyakorisága (q) a Bükk-fennsíki populációban jóval nagyobb volt (6,4%), mint a tohonya-völgyiben (1,3%).

Az allélgyakoriságok szórásának (s_p) kiszámításához csak azokat az allélokat vettem figyelembe, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től, így összességében 4 lokusz (*Acon*, *Aox*, *Est*, *Idh*) 7 allélját használtam fel. Az allélgyakoriságok szórása a Bükk-fennsíki populációban csak kevéssel volt nagyobb, mint a tohonya-völgyi populációban.

Populáció	F_{ST}	S	D	q	s_p
Bükk-fennsík	0,008	ns	0,008	0,064	0,107
Tohonya	0,022**	p<0,001 (10)	0,005	0,013	0,093
Teljes	0,027*	p<0,005 (10)	0,010	0,039	0,100

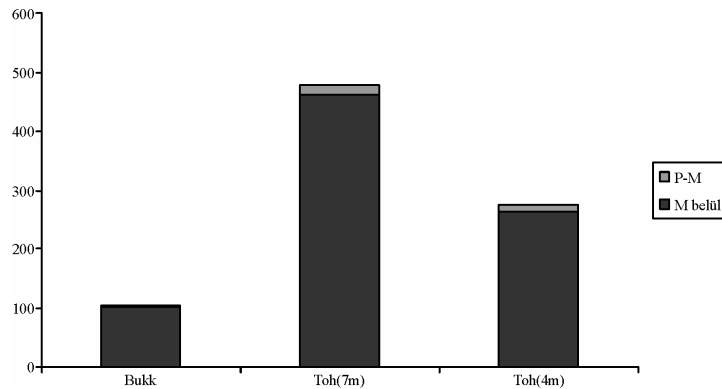
13. TÁBLÁZAT: A differenciálódás különböző mérőszámai.

F_{ST} – a minták közötti variációt jellemző index; **D** – átlagos Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságok a minták között; **q** – a privát allélok gyakorisága; s_p – az allélgyakoriságok szórása a minták között (csak azok az allélok lettek figyelembe véve, amelyek gyakorisága minden mintában eltért 0-tól és 1-től); **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrekció után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva.

A továbbiakban molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) révén analizáltam a teljes genetikai variancia mértékét és megoszlását (22. ÁBRA): felosztottam mintákon (generációkon) belüli, illetve egy populációból származó minták közötti komponensekre. Az analízist a két populációban külön-külön végeztem. Mivel a tohonya-völgyi populációban 7 egymást követő évben történt mintavétel, a Bükk-fennsíkról viszont csak 4 minta származott, ezért az ábrán külön oszlopban szerepel a variancia megoszlása az összes tohonya-völgyi minta, illetve a Bükk-fennsíki mintákkal egyidőben gyűjtött 4 tohonya-völgyi minta esetében.

A teljes genetikai variancia nagysága a tohonya-völgyi populációban többszöröse volt a Bükk-fennsíkiénak, viszont a variancia megoszlása hasonló volt a két populációban. A teljes genetikai variancia legnagyobb részét (kb. 96%) a mintákon (generációkon) belüli

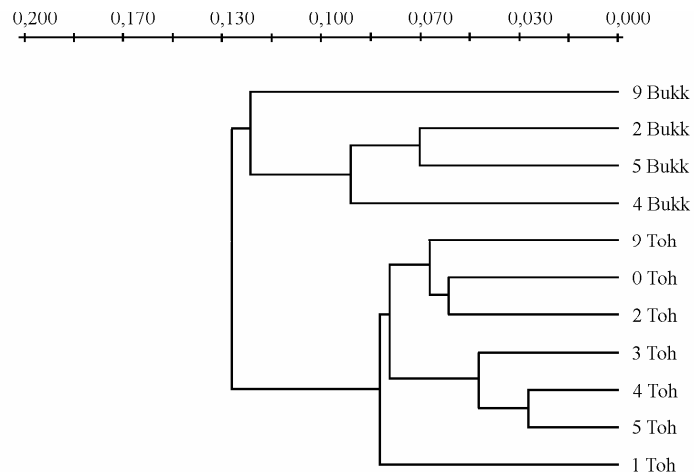
komponens adta. Az egy populációból származó minták között a varianciának csak kis hányada volt megfigyelhető (kb. 4%).



22. ÁBRA: Az AMOVA eredményei.

Variancia komponensek: **P-M** – populáción belül a minták közötti (évek közötti eltérés); **M belül** – mintán belül az egyedek közötti. Populációk: **Bukk** – Bükk-fennsík; **Toh** – Tohonya-völgy.

A következő lépésben Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogramot (23. ÁBRA) szerkesztettem.

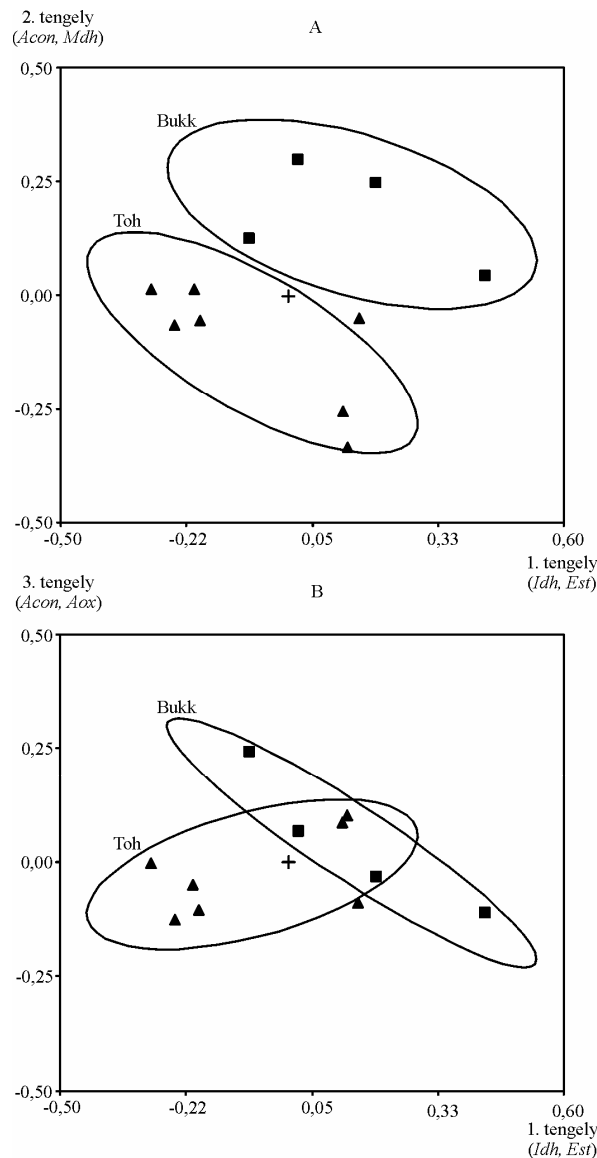


23. ÁBRA: A Cavalli-Sforza és Edwards hűrtávolságokon alapuló UPGMA dendrogram a Bükk-fennsíki (**Bukk**) illetve a tohonya-völgyi (**Toh**) minták esetében. A számok a gyűjtés idejének évét jelölik.

A Bükk-fennsíki és a tohonya-völgyi minták a dendrogram két külön ágába klasztereződtek. A generációk közötti átlagos távolságok (13. TÁBLÁZAT) a Bükk-fennsíki populáció generációi között valamivel nagyobb genetikai különbséget jeleztek, mint a tohonya-völgyi mintákban.

Az allélok gyakorisága alapján főkomponens analízist (PCA) végeztem (24. ÁBRA), amelynek során lecsökkentettem a változók számát, és a kevesebb változó által meghatározott faktortérben vizsgáltam, hogy a két populáció milyen mértékben különül el egymástól.

A Bükk-fennsíki és a tohonya-völgyi populáció elsősorban a 2. tengely mentén különült el egymástól.



24. ÁBRA: A főkomponens analízis eredményei. Minden pont egy mintát reprezentál a változók redukált terében. (A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorait a FÜGGELÉK 18. tartalmazza.) Az ellipszisek az adott populáció mintáinak 95%-át tartalmazó burkológörbék. Populációk: **Bukk** – Bükk-fennsík; **Toh** – Tohonya-völgy.

A. A populációk helyzete az 1. és 2. tengely mentén. Az első két tengely a teljes variancia 75,7%-át magyarázza. Az 1. tengely kialakításában elsősorban az *Idh* és *Est* enzim lokuszok vesznek részt, míg a 2. tengely kialakításában főleg az *Acon* és *Mdh* enzim lokuszok.

B. A populációk helyzete az 1. és 3. tengely mentén. Az első három tengely a teljes variancia 87,2%-át magyarázza. A 3. tengely kialakításában elsősorban az *Acon* és *Aox* enzim lokuszok vesznek részt.

6.3. Eredmények megvitatása

Tóth (2006), valamint Árnas és mtsai (2005, 2007) jelölés-visszafogásos vizsgálatait alapján bizonyítottá vált, hogy a Bükk-fennsíki és a tohonya-völgyi populáció között nagyfokú méretbeli különbség van. Míg a Bükk-fennsíki populáció egyedszáma kb. 400-500-ra tehető, addig a tohonya-völgyi kb. 1000-1200-ra. Ebben a két populációban vizsgáltam meg azt, hogy a kis populációméret következtében fellépő drift hatás detektálható-e annak a fajnak a populációiban, amely esetében a specifikus életmenetből adódóan különben is erős sztochasztikus hatások érvényesülnek. A két populáció méretbeli különbségének hátterében a habitatok eltérő minősége áll. A Bükk-fennsíkon a *M.alcon-* populáció meglehetősen fragmentálódott habitatban él. A peterakásra alkalmas gyepfoltok mozaikosan jelennek meg a lovak által legeltetett és taposott, valamint az elkerített, szukcesszióknak kitett területek mátrixában. A tohonya-völgyi populáció esetében azonban a klimatikus viszonyok miatt a szukcessziós változások lassabbak. Ehhez járul még hozzá a területen zajló intenzív természetvédelmi kezelés, aminek következtében a gyep állapota egyre javuló tendenciát mutat. Így a Tohonya-völgyben a *Maculinea*-populáció megerősödött, míg a Bükk-fennsíkon az utóbbi 5-10 évben visszaszorulóban van.

A polimorfizmus szintje mindkét populációban átlagos volt. A variabilitás klasszikus mutatóit illetően nem volt jelentős különbség a két populáció között (11. TÁBLÁZAT: n_A , P, H). Ugyanakkor mind a multilokus genotípusok (G) magasabb száma, mind pedig a fixálódott allélok alacsonyabb aránya magasabb szintű polimorfizmusra utalt a tohonya-völgyi populációban. A kisebb méret miatt azonban meg kell jegyezni, hogy a Bükk-fennsíki populációból gyűjtött egyedek száma

jóval kevesebb volt a tohonya-völgyi populációban gyűjtöttekéhez képest (FÜGGELÉK 17).

A polimorfizmus mutatói az egymást követő mintavételi években hasonló változásokon mentek keresztül a két populációban. A legegyszerűbb képet az AMOVA eredménye mutatta. A totális illetve a mintákon belüli variancia is jóval nagyobb volt a tohonya-völgyi mintákban, mint a Bükk-fennsíkien. Összességében elmondhatjuk, hogy az eredmények – az előzetes várakozásnak megfelelően – azt mutatták, hogy az egyre csökkenő méretű Bükk-fennsíkai populáció variabilitása alacsonyabb szintű, mint a relatíve nagyobb méretű, stabil tohonya-völgyi. Úgy tűnik tehát, hogy a *M. alcon* obligát mirmekofil életmódjából adódó erős sztochasztikus hatások mellett is kimutatható a kis populációkban fellépő drift hatás következménye.

Nem ilyen egyszerű a különbség a két populáció között a generációk közötti eltérések mértékét illetően. Az intenzív genetikai sodródás hatásának ugyanis az is a következménye, hogy a generációk közötti genetikai különbségek felerősödnek. Ennek alapján azt vártam, hogy a Bükk-fennsíkai populációban a különböző generációkból származó minták erősebben differenciálódnak, mint a tohonya-völgyiben. A differenciálódás mérőszámai azonban nem mutattak egységes képet. Az F_{ST} -értékek épp a várttal ellentétes tendenciát tükröztek, míg az átlagos genetikai távolságok, a privát allélok gyakorisága és az allélgyakoriságok szórása alapján csak gyenge indikációját kaptam a várakozásoknak.

Eredményeim alapján tehát elmondható, hogy a kis populációkban fellépő intenzív genetikai sodródás hatását elsősorban a variabilitás szintjében fellépő változásban tapasztaltam.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A Lycaenidae családba tartozó hangyaboglárka fajok (*Maculinea* van Eecke, 1915) életmódja speciális. Hernyóik kezdetben a specifikus tápnövény magvaival táplálkoznak, majd obligát módon *Myrmica*-hangyafajok fészkeiben fejlődnek tovább mint szociálpazsiták. Életmenetükből adódóan populációik erősen ki vannak téve a genetikai sodródás hatásának. Ráadásul az iniciális tápnövény magházában, illetve a hangyafészkekben való fejlődés során intra- és interspecifikus kompetíció is felléphet, így a lárvális stádiumban szelekciós hatások is érvényesülhetnek. Speciális életciklusuknak köszönhetően egész Európában veszélyeztetettek illetve védettek, tehát a téma konzervációbiológiai és természetvédelmi jelentősége nagy. Emellett a *Maculineaalcon*-fajcsoport esetében az iniciális tápnövény- illetve hangyagazda-használatra alapozott tradicionális faji megkülönböztetés taxonómiai jellegű kérdéseket is felvet. Ezért vizsgálataim során a *Maculineaalcon*-fajcsoport Kárpát-medencei populációiban tanulmányoztam a genetikai variabilitás szerkezetét, és következtetéseket vontam le a tapasztalt mintázat háttérében álló lehetséges mikroevolúciós folyamatokról. Ugyanakkor arra is kerestem a választ, hogy a kapott eredmények megerősítik-e a hagyományos taxonómiai beosztást a *Maculineaalcon*-fajcsoport esetében.

Dolgozatom főbb eredményeit az alábbiakban foglalom össze.

(i) A genetikai variabilitás szintje a *Maculineaalcon*-fajcsoport esetében alacsonyabbnak bizonyult más vizsgált boglárkalepke fajokhoz képest. Az *alcon*- illetve a *rebeli*-típusú populációk között nem

mutatkozott faji szintű elkülönülés egyik statisztikai analízis során sem. Hasonló eredményt kaptak Als és mtsai (2004), akik mitokondriális és nukleáris gének szekvencia analízise révén, valamint Pech és mtsai (2004), akik 91 morfológiai és ökológiai karakter segítségével elemezték a *Maculinea*-fajok közötti filogenetikai kapcsolatokat. Eredményeim alapján az is nyilvánvalóvá vált, hogy a *Maculineaalcon*-fajcsoport populációiból származó minták nagymértékben elkülönülnek egymástól. A teljes differenciálódás egy része az egy populáció egymást követő generációiból gyűjtött minták közötti különbségekből adódott. A differenciálódás nagyobbik hányada azonban a populációk közötti különbségekből adódott. A fluktuáló 'bottle-neck'-ek sztochasztikus változásokat eredményeznek a populációk allélfrekvenciáiban, amit csak részben tud ellensúlyozni a populációk közötti génáramlás. Így magas szintű differenciálódást várunk a populációk között még egy földrajzi régióon belül is. Ezek a folyamatok azt eredményezhetik, hogy nem észlelhető egyértelmű trend a Kárpát-medence nagy földrajzi régióinak a differenciálódásában.

(ii) A *M.alcon*-populációk polimorfizmusa észak-magyarországi viszonylatban is átlagosnak bizonyult. Az *alcon*- és a *rebeli*-típusú populációk között kisebb földrajzi léptékben sem tudtam kimutatni faji szintű differenciálódást. A statisztikai analízisek eredményei azt is mutatták, hogy a *Maculineaalcon*-fajcsoport populációi között kisebb földrajzi léptékben is viszonylag nagymértékű az elkülönülés, ugyanakkor az alrégiók közötti differenciálódás egyértelműen kimutatható volt néhány esetben: a Szatmári-síki és a mátrai minták elkülönültek a másik három, egymással átfedésben levő szubrégió (Zempléni-hegység, Bükk hegység, Aggteleki-karszt) mintáitól. Ez utóbbi alrégiókon belül

valószínűleg nem olyan erőteljes a génáramlás, hogy világos szubrégiós mintázat jöjjön létre, illetve lehetséges, hogy a lokális adaptáció hasonló genetikai struktúrát eredményezett a három, sok tekintetben hasonló alrégióban. Nem vethetjük el azonban azt a feltételezést sem, hogy a szubrégiók genetikai struktúrájában mutatkozó hasonlóság egyszerűen véletlen események eredménye.

(iii) A bükki és a zempléni alrégiók mintáinak genetikai összetétele részleges átfedésben van egymással. A Bükk-fennsíki populáció kivételével mindkét alrégió populációiban a minták közötti teljes differenciálódás jelentős hányadát tette ki a generációk közötti különbség, azaz számottevő volt a genetikai differenciálódás időbeli komponense. Ez arra utal, hogy a *M.alcon* vizsgált populációi esetében a magasszintű differenciálódás elsődlegesen nem a diverzifikáló szelekcióra, hanem a speciális életciklusból adódó sztochasztikus hatásokra vezethető vissza. Ezt a feltételezést az is alátámasztja, hogy a differenciálódás térbeli és időbeli komponenseinek megoszlása nem volt azonos a két alrégióban, de nem is várhatunk hasonló tér-idő mintázatot, ha a jelenség háttérében a genetikai sodródás áll.

(iv) Az eltérő nagyságú Bükk-fennsíki és tohonya-völgyi populációban a polimorfizmus szintje egyaránt átlagosnak bizonyult. Az eredmények azt mutatták, hogy az egyre csökkenő méretű Bükk-fennsíki populáció variabilitása alacsonyabb szintű, mint a relatíve nagyobb méretű, stabil tohonya-völgyié. Úgy tűnik tehát, hogy a *M.alcon* obligát mirmekofil életmódjából adódó erős sztochasztikus hatások mellett is kimutatható a kis populációkban fellépő drift hatás következménye. Ugyanakkor a generációk közötti eltérések mértékét illetően nem tudtam egyértelmű különbséget kimutatni a két populáció között. Eredményeim

alapján tehát elmondható, hogy a kis populációkban fellépő intenzív genetikai sodródás hatását elsősorban a variabilitás szintjében fellépő változásban tapasztaltam.

8. SUMMARY

Maculinea butterflies of the family Lycaenidae (*Maculinea* van Eecke, 1915) have a special, obligate myrmecophilous life cycle. First their caterpillars feed on the seeds of specific food plants, and then they develop in *Myrmica* ant nests as social parasites. Owing to their life cycles their populations are exposed to the effects of genetic drift. In addition, both intraspecific and interspecific competition may occur during their development both in the capsule of the initial food plant and in the ant nest thus selection might prevail. As a consequence of their special life cycle they are in decline and threatened in Europe. This field of study is, therefore, significant both in conservation biology and nature conservation. Besides, the traditional species distinction based on the differences in initial food plants and host ants brings about taxonomic questions in the *Maculinea alcon* species group. Consequently, I have analysed the genetic structure of the *Maculinea alcon* species group in the Carpathian Basin and tried to deduce the microevolutionary processes giving rise to the observed genetic patterns. I have also aimed at finding whether the results support the traditional taxonomic distinction of *M. alcon* and *M. rebeli*.

The results can be summarized in the following points.

(i) The Alcon Blues are less polymorphic than other lycaenid butterfly species studied. The differentiation between the *alcon* and *rebeli* type populations was not clear in any statistical analysis. Similar conclusion was drawn by Als et al. (2004) on the basis of mitochondrial and nuclear DNA sequences and by Pech et al. (2004) using 91 morphological and ecological characters. In addition, it is also obvious

that the samples of the Alcon Blue populations exhibit a high level of differentiation. One portion of this between sample differentiation can be explained by the differences among consecutive generations within a population. The higher portion of differentiation was, however, observed between the local populations. Fluctuating bottle-neck in every generation may lead to stochastic changes in allele frequencies, which can only partially be counterbalanced by gene flow among the populations. Thus high level of differentiation can be expected even within a geographic region. These processes can account for the lack of evident trends in the differentiation among the geographic regions in the Carpathian Basin.

(ii) The level of polymorphism in the *M alcon* populations proved to be average in Northern-Hungary as well. There was no differentiation between the *alcon* and *rebeli* type populations at smaller geographic scale either. The results of the statistical analyses show a high level of differentiation among the samples of the Alcon Blue populations at a smaller geographic scale as well. At the same time a certain level of differentiation among the subregions can also be observed, e.g. samples of Szatmári-lowlands and Mátra Mountains are clearly differentiated from the three other subregions (Zempléni Mts, Bükk Mts, Aggtelek Karst). The samples of these latter subregions greatly overlap with each other indicating that gene flow within them is probably not as strong as to create a clear subregional pattern. But it is also possible that local adaptation resulted in a similar genetic structure in these three subregions, which are fairly similar to each other in many respects. The assumption that the similarity observed in the genetic structure of the subregions might be the result of coincidence cannot be ignored either.

(iii) The genetic composition of the samples originating from the Bükk Mts and Zempléni Mts partially overlap. Except for the population of Bükk-plateau, a significant part of the total differentiation among the samples can be explained by the differences among the generations within the populations in both subregions, i.e. the temporal component of genetic differentiation was considerable. This implies that the high level of differentiation observed in *M.alcon* populations is not the consequence of diversifying selection, but it is mostly attributable to stochastic effects resulting from the special life cycle. This assumption is also supported by the fact that the distribution of differentiation between the spatial and temporal components is different in the two subregions. Nevertheless, we are not to find a similar spatial-temporal pattern if genetic drift is behind these phenomena.

(iv) The populations of Bükk-plateau and Tohonya-valley are of different size. The level of polymorphism turned out to be average in both of them. Genetic variation is clearly lower in the declining Bükk-plateau population than that of the relatively larger and stable Tohonya-valley population. In addition to the strong stochastic effects resulting from the obligate myrmecophilous life cycle of *M.alcon* the genetic consequences of small population size can also be demonstrated in the Bükk-plateau population. At the same time, there was no evident difference in the level of differentiation among the generations between the two populations. Thus it can be concluded that the effect of intensive genetic drift in small populations can primarily be detected in the changes of the level of genetic variation.

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt szeretnék köszönetet mondani témavezetőimnek, Dr. Pecsénye Katalinnak és Prof. Dr. Varga Zoltánnak szakmai segítségükért és támogatásukért. Külön köszönettel tartozom Mester Valériának, aki megtanított az elektroforézis módszerének fortélyaira, és aki nélkülözhetetlen segítséget nyújtott a laboratóriumi vizsgálatok elvégzése során. Köszönöm munkatársamnak és nagyon jó barátomnak, Tóth Andreának valamennyi szakmai és emberi segítségét. Hálás vagyok Dr. Árnyas Ervinnek, aki mindig vidám légkört teremtett közös munkánk során, és aki nagyon sok hasznos tanácsot adott jelen disszertáció elkészítésével kapcsolatban. Köszönettel tartozom Dr. Baranyi Tamásnak, Ilonczay Zoltánnak, Korompai Tamásnak, Peregovits Lászlónak, Frank Rebouseknek, Dr. Tartally Andrásnak, Tóth Jánosnak, Dr. V. Sipos Juliannának és Dr. Rudi Verovniknak a minták begyűjtéséért. Köszönöm Bátori Editnek és Dr. Schnitchen Csabának a dolgozat szerkesztésében nyújtott segítségüket. Hálás vagyok Kozma Péternek a számítógépek világában nyújtott valamennyi segítségéért, illetve azért, hogy rendelkezésemre bocsájtotta az általa készített és a dolgozatomban felhasznált fényképeket. Köszönettel tartozom az Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék összes dolgozójának, akik támogattak munkámban. Kutatásaim anyagi háttérét az EU EVK2-CT-2001-00126 MacMan, illetve az NKFP-3 B/023/2004 pályázatok biztosították.

10. IRODALOM

- Aagard, K., Hindar, K., Pullin, A.S., James, C.H., Hammarstedt, O., Balstad, T. & Hanssen, O. 2002. Phylogenetic relationships in brown argus butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae: Aricia) from North-Western Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**: 27-37.
- Akino, T., Knapp, J.J., Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society (B)* **266**: 1419-1426.
- Allendorf, F.W. & Luikart, G. 2007. Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 642.
- Als T.D., Nash D.R. & Boomsma J.J. 2002. Geographical variation in host-ant specificity of the parasitic butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Ecological Entomology* **27**: 403-414.
- Als, T.D., Vila, R., Kandul, N.P., Nash, D.R., Yen, S., Hsu, Y., Mignault, A.A., Boomsma, J.J. & Pierce, N.E. 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* **432**: 386-390.
- Árnyas, E.M. 2007. Populációstruktúra, -dinamika és peterakási preferencia vizsgálatok egy veszélyeztetett lepkefajnál (*Maculinea alcon*, Lepidoptera: Lycaenidae). Doktori (PhD) értekezés, Debrecen.
- Árnyas, E., Bereczki, J., Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Results of the mark-release-recapture studies of a *Maculinea rebeli* population in the Aggtelek karst (N Hungary) between 2002-2004. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 111-114.
- Bargelloni, L., Alarcon, J.A., Alvarez, M.C., Penzo, E., Magoulas, A., Palma, J. & Patarnello, T. 2005. The Atlantic-Mediterranean transition: Discordant genetic patterns in two seabream species, *Diplodus puntazzo* (Cetti) and *Diplodus sargus* (L.). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36(3)**: 523-535.
- Bálint, Zs. 1985. *Maculinea alcon limitanea* nov. ssp. (Lepidoptera: Lycaenidae) from Transylvania, Rumania. *Galathea* (Nürnberg) **1(3)**: 62-74.
- Bálint, Zs. 1986. Further studies on *Maculinea alcon* Den. & Schiff., 1775 (Lepidoptera: Lycaenidae). *Galathea* (Nürnberg) **2(4)**: 92-108.
- Beebe, T. & Rowe, G. 2004. An Introduction to Molecular Ecology. Oxford University Press, Oxford, pp. 346.

- Bereczki, J., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. Geographical *versus* food plant differentiation in Alcon Blue populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. *European Journal of Entomology* **103**: 725-732.
- Bereczki, J., Pecsénye, K., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43**(2): 157-176.
- Bergman, K.O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlmen, H. & Milberg, P. 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* **27**: 619-628.
- Bernardi, G. 1947. Notes apropos d'un article de L. Berger *Maculinea rebeli* Hirschke bonne espèce. *Bulletin de la Société entomologique de France* (Mulhouse) **7-8**: 61-67.
- Beuret, H. 1949. Contribution à l'étude du groupe *Maculinea alcon* Schiff.-rebeli Hirschke. *Bulletin de la Société entomologique de France* (Mulhouse) H. **1**: 7/8.
- Beuret, H. 1954. Die Lycaeniden der Schweiz. Teil II. Basel (Entomologische Gesellschaft), pp. 204-222.
- Binzenhöfer, B., Schröder, B., Strauss, B., Biedermann, R. & Settele, J. 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – the example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* **126**: 247-259.
- Bonelli, S., Worgan, A.D.P., Everett, S., Napper, E., Elmes, G.W., Stankiewicz, A.M., Sielezniew, M., Wardlaw, J.C., Cantarino, S., Tartally, A., Balletto, E. & Schönrogge, K. 2005. Host specificity in *Microdon myrmicae*, a sympatric social parasite to the *Maculinea* in moist grassland ecosystems. In: Settele, J., Kühn, E. & Thomas, J.A. (eds.) *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 69-71.
- Casgrain, P. & Legendre, P. 2001. The R package for multivariate and spatial analysis, version 4.0 d5 User's manual.
Web site <<http://www.fas.unmontreal.ca/BIOL/legendre/>>
- Cassel, A. & Tammaru, T. 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae): Implications for conservation. *Conservation Genetics* **4**: 83-93.
- Cavalli-Sforza, L.L. & Edwards A.W.F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* **21**: 550-570.

- Chapman, T.A. 1918. On the life history of *Lycaenaalcon* F. In: Oberthur, Ch. (ed.) *Études de Lépidoptérologie Comparée* **16**: 277-300.
- De Vries, P.J., Cocroft, R.B. & Thomas, J.A. 1993. Comparison of acoustical signals in *Maculinea* butterfly caterpillars and their obligate host *Myrmica* ants. *Biological Journal of the Linnean Society* **49**: 229-238.
- Diamond, J. 1989. Overview of recent extinctions. In: Pearls, M. & Western, D. (eds): *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, New York, pp. 37-41.
- Ebert, G. & Rennwald, E. 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württenbergs. Bd. 2. Tagfalter II. Ulmer, Stuttgart, pp. 284-296.
- Ellferich, N.W. 1963. Kweekervaringen met *Maculineaalcon* Schiff. *Entomologische Berichten* **23**: 46-52.
- Elmes, G.W. & Thomas, J.A. 1987a. Die Gattung *Maculinea*. In: (Schweizerische Bund für Naturschutz): Tagfalter und ihre Lebensräume: Arten, Gefährdung, Schutz, Basel, pp. 354-368.
- Elmes, G.W. & Thomas, J.A. 1992. The complexity of species conservation in managed habitats: Interaction between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiversity and Conservation* **1**: 155-169.
- Elmes, G.W., Thomas, J.A. & Wardlaw, J.C. 1991b. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly and their *Myrmica* host ants: patterns of growth and survival. *Journal of Zoology* (London) **224**: 79-92.
- Elmes, G.W., Wardlaw, J.C. & Thomas, J.A. 1991a. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly and their *Myrmica* host ants. Wild adoption and behaviour in ant nests. *Journal of Zoology* (London) **223**: 447-460.
- Elmes, G.W., Akino, T., Thomas, J.A., Clarke, R.T. & Knapp, J.J. 2002. Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia* **130**: 525-535.
- Erhardt, A. 1985. Diurnal Lepidoptera: sensitive indicators of cultivated and abandoned grasslands. *Journal of Applied Ecology* **22**: 849-861.
- Erhardt, E. & Thomas, J.A. 1991. Lepidoptera as indicators of change in semi-natural grasslands of lowland and upland Europe. In: Collins, N.M. & Thomas, J.A. (eds.) *The Conservation of Insects and their Habitats*. Academic Press, London, pp. 213-236.
- Estonba, A., Solís, A., Iriondo, M., Sanz-Martín, M.J., Pérez-Suárez, G., Markov, G. & Palacios, F. 2006. The genetic distinctiveness of the three Iberian hare species: *Lepus europaeus*, *L. granatensis* and *L. castroviejoi*. *Mammalian Biology* **71(1)**: 52-59.

- Excoffier, L., Smouse, P. & Quattro, J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**: 479-491.
- Fauna Europaea 2008. Fauna Europaea version 1.3
Web site <<http://www.faunaeur.org/>>.
- Fiedler, K. 1990. New information on the biology of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nota lepidopterologica* **12**: 246-256.
- Fleishman, E., Murphy, D.D. & Brussard, P.F. 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications* **10**(2): 569-579.
- Fleishman, E., Thomson, J.R., Mac Nally, R., Murphy, D.D. & Fay, J.P. 2005. Using indicator species to predict richness of multiple taxonomic groups. *Conservation Biology* **19**(4): 1125-1137.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 617.
- Fric, Z., Wahlberg, N., Pech, P. & Zrzavý, J. 2007. Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* **32**: 558-567.
- Fruhstorfer, H. 1917. Neue palaearktische Lycaeniden. *Iris* **31**: 24-25.
- Gaadeberg, R.M.E. & Boomsma, J.J. 1997. Genetic population structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Journal of Insect Conservation* **1**: 99-111.
- Goudet, J. 1995. Fstat version 1.2: a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* **86**(6): 485.
- Grobler, J.P., Mafumo, H.B. & Minter, L.R. 2003. Genetic differentiation among five populations of the South African ghost frog, *Heleophryne natalensis*. *Biochemical Systematics and Ecology* **31**(9): 1023-1032.
- Habel, J.C., Schmitt, T. & Müller, P. 2005. The fourth paradigm pattern of postglacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the marbled white butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *Journal of Biogeography* **32**: 1489-1497.
- Hartl, D.L. 1998. A Primer of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hartl, G.B., Markov, G., Rubin, A., Findo, S., Lang, G. & Willing, R. 1993. Allozyme diversity within and among populations of three ungulate species (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) of Southeastern and Central Europe. *Mammalian Biology* **58**: 352-361.

- Hartl, G.B., Zachos, F.E., Nadlinger, K., Ratkiewicz, M., Klein, F. & Lang, G. 2005. Allozyme and mitochondrial DNA analysis of French red deer (*Cervus elaphus*) populations: genetic structure and its implications for management and conservation. *Mammalian Biology* **70**: 24-34.
- Hedrick, P.W. 1985. Genetics of Populations. Jones & Burtlett Publishers, Boston.
- Hill, J.K., Hughes, C.L., Dytham, C. & Searle, J.B. 2006. Genetic diversity in butterflies: interactive effects of habitat fragmentation and climate-driven range expansion. *Biology Letters* **2**: 152-154.
- Hochberg, M.E., Thomas, J.A. & Elmes G.W. 1992. A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli* a parasite of red ant nest. *Journal of Animal Ecology* **61**: 397-410.
- Hochberg, M.E., Clarke, R.T., Elmes, G.W. & Thomas, J.A. 1994. Population dynamic consequences of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant hosts. *Journal of Animal Ecology* **63**: 375-391.
- Hochberg, M.E., Elmes, G.W., Thomas, J.A. & Clarke, R.T. 1996. Mechanisms of local persistence in coupled host-parasitoid associations: the case model of *Maculinea rebeli* and *Ichneumon eumerus*. *The Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* **351**: 1713-1724.
- Hochberg, M.E., Elmes, G.W., Thomas, J.A. & Clarke, R.T. 1998. Effects of habitat reduction on the persistence of *Ichneumon eumerus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), the specialist parasitoid of *Maculinea rebeli*. *Journal of Insect Conservation* **2**: 59-66.
- ICZN – International Commission on Zoological Nomenclature 2007.
Web site <www.iczn.org>.
- IUCN – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources 2008. IUCN Red List of Threatened Species.
Web site <www.iucnredlist.org>.
- Joyce, D.A. & Pullin, A.S. 2003. Conservation implications of the distribution of genetic diversity at different scales: a case study using the marsh fritillary butterfly (*Euphydryas aurinia*). *Biological Conservation* **114**: 453-461.
- Kaaber, S. 1964. Studies on *Maculinea alcon* (Schiff.) – *rebeli* (Hir.) (Lep. Lycaenidae) with Reference to the Taxonomy, Distribution and Phylogeny of the Group. *Entomologiske Meddelelser* **32**: 277-319 + Table 1.
- Keyghobadi, N., Roland, J. & Strobeck, C. 1999. Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnassius smintheus* (Papilionidae). *Molecular Ecology* **8(9)**: 1481-1495.

- Kolev, Z. 2002. The species of *Maculinea* van Eecke, 1915 in Bulgaria: distribution, state of knowledge and conservation status (Lycaenidae). *Nota lepidopterologica* **25(2-3)**: 177-190.
- Kudrna, O. & Belicek, J. 2005. On the „Wiener Verzeichnis” its authorship and the butterflies named therein. *Oedippus* **23**: 1-32.
- Lambeck, R. J. 1997. Focal Species: A Multi-Species Umbrella for Nature Conservation. *Conservation Biology* **11(4)**: 849-856.
- Launer, A.E. & Murphy, D.D. 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments: a case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. *Biological Conservation* **69**: 145-153.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M. & Müller, P. 2007. Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species: the role of habitat fragmentation and dispersal ability. *Conservation Genetics* **8**: 671-681.
- Malicky, H. 1968. Über einen Mortalitätsfaktor beim Schlüpfen der Larve von *Maculinea alcon* (Schiff.) (Lepidoptera, Lycaenidae). Sonderdruck aus Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Innsbruck, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig, pp. 575-579.
- May, B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. In: Hoelzel, A. R. (ed.) *Molecular Genetic Analysis of Populations*, Oxford University Press, Oxford, pp. 1-18.
- Megléc, E., Nève, G., Pecsénye, K. & Varga, Z. 1999. Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) populations in northeast Hungary. *Biological Conservation* **89(3)**: 251-259.
- Megléc, E., Pecsénye, K., Peregovits, L. & Varga, Z. 1998a. Effects of population size and habitat fragmentation on the genetic variability of *Parnassius mnemosyne* populations in NE Hungary. *Acta zoologica hungarica* **43(3)**: 183-190.
- Megléc, E., Pecsénye, K., Varga, Z. & Solignac, M. 1998b. Comparison of differentiation pattern at allozyme and microsatellite loci in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) populations. *Hereditas* **128**: 95-103.
- Munguira, M.L. & Martin, J. 1997. Action Plan for the *Maculinea* Butterflies in Europe. Council of Europe, Strasbourg, pp. 1-96.
- Murphy, D.D. & Wilcox, B.A. 1986. Butterfly diversity in natural habitat fragments: a test of the validity of vertebrate-based management. In: Verner, J., Morrison, M. & Ralph, C.J. (eds.) *Wildlife 2000: Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, pp. 287-292.

- Murphy, R.W., Sites, J.W., Jr. Buth, D.G. & Haufler, C.H. 1990. Proteins I. Isozyme electrophoresis. In: Hillis, D.M. & Moritz, C. (eds.) *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, pp. 45-126.
- Nève, G. & Meglécz, E. 2000. Microsatellite frequencies in different taxa. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 376-377.
- New, T.R. 1997. Are Lepidoptera effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? *Journal of Insect Conservation* **1**: 5-12.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* **4**(4): 355-364.
- Opdam, P. 1988. Populations in fragmented landscape. In: Schreiber, K.F. (ed.): *Connectivity in Landscape Ecology*. Münstersche Geographische Arbeiten 29, Münster, pp. 75-77.
- Pech, P., Fric, Z. & Konvicka, M. 2007. Species-specificity of the *Phengaris* (*Maculinea*) – *Myrmica* host system: Fact or myth? (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **50**: 983-1003.
- Pech, P., Fric, Z., Konvicka, M. & Zrzavy, J. 2004. Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics* **20**: 362-375.
- Pecsénye, K., Bereczki, J., Szilágyi, M. & Varga, Z. 2007a. High level of genetic variation in *Aricia artaxerxes issekutzi* (Lepidoptera: Lycaenidae) populations in Northern Hungary. *Nota lepidopterologica* **30**: 225-234.
- Pecsénye, K., Meglécz, E., Kenyeres, Á. & Varga, Z. 2006. Population structure and enzyme polymorphism in three protected butterfly species in the Carpathian Basin (*Parnassius mnemosyne*, *Euphydryas maturna*, *Aricia artaxerxes*). In: Láng, I. (ed.) *Environmental Science and Technology in Hungary*. Műszaki Kiadó, Budapest, pp. 217-229.
- Pecsénye, K., Bereczki, J., Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera, Lycaenidae) in eastern Central Europe. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 192-196.
- Pecsénye, K., Bereczki, J., Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2007b. Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera: Lycaenidae) in eastern Central Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* **91**(1): 11-21.

- Purefoy, E.B. 1953. An unpublished account of experiments carried out at East Farleigh, Kent in 1915 and subsequent years on the life history of *Maculinea arion*, the large blue butterfly. *Proceedings of the Royal Society (A)* **28**: 160-162.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995a. An exact test for population differentiation. *Evolution* **49**: 280-1283.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995b. GENEPOP ver.1.2, population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**: 246-249.
- Rebel, H. & Zerny, H. 1931. Die Lepidopterenfauna Albaniens (mit Berücksichtigung der Nachbargebiete). *Denkschriften der mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* **103**: 38-160.
- Richardson, B.J., Baverstock, P.R. & Adams, M. 1986. Allozyme Electrophoresis. Academic Press, Sydney.
- Ricketts, T.H. 2001. The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes. *The American Naturalist* **158**: 88-99.
- Ries, L. & Debinski, D. M. 2001. Butterfly responses in habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology* **70**: 840-852.
- Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Höttinger, H., Nikiforov, A., Mistrik, R., Schafellner, Ch., Baier, P. & Christian, E. 2004. Aggregate-odour multi-host mimicry: A butterfly's chemical key to various ant forts. *Naturwissenschaften* **91**: 209-214.
- Schmitt, Th. 1999. Phylogeographie europäischer Tagfalter basierend auf populations-genetischen Analysen. Ph.D. Dissertatio, Mainz, pp. 131.
- Schmitt, Th. & Hewitt, G.M. 2004. The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology* **13**: 21-31.
- Schmitt, T. & Müller, P. 2007. Limited hybridization along a large contact zone between two genetic lineages of the butterfly *Erebia medusa* (Satyrinae, Lepidoptera) in Central Europe. *Journal of Systematics and Evolutionary Research* **45**: 39-46.
- Schmitt, Th. & Seitz, A. 2001. Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Poda, 1761) (Lepidoptera, Lycaenidae): identification of ice-age refugia and reconstruction of postglacial expansion. *Journal of Biogeography* **28**: 1129-1136.
- Schmitt, Th. & Seitz, A. 2002a. Postglacial area expansion of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera, Lycaenidae) from its Ponto-Mediterranean glacial refugium. *Heredity* **89**: 20-26.

- Schmitt, Th. & Seitz, A. 2002b. Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera, Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation* **107**: 291-297.
- Schmitt, Th., Giessler, A. & Seitz, A. 2002. Postglacial colonisation of western Central Europe by *Polyommatus coridon* (Poda, 1761) (Lepidoptera, Lycaenidae): evidence from population genetics. *Heredity* **88**: 26-34.
- Schmitt, Th., Giessler, A. & Seitz, A. 2003. Did *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae) have distinct glacial refugia in southern Europe? – Evidence from population genetics. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 524-538.
- Schmitt, Th., Varga, Z. & Seitz, A. 2000. Forests as dispersal barriers for *Erebia medusa* (Nymphalidae, Lepidoptera). *Basic and Applied Ecology* **1**: 53-59.
- Schmitt, Th., Varga, Z. & Seitz, A. 2005. Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera, Lycaenidae)? The discriminatory value of genetics in taxonomy. *Organisms Diversity & Evolution* **5**: 297-307.
- Schmitt, T., Habel, J.C., Zimmermann, M. & Müller, P. 2006b. Genetic differentiation of the marbled white butterfly, *Melanargia galathea*, accounts for glacial distribution patterns and postglacial range expansion in southeastern Europe. *Molecular Ecology* **15**: 1889-1901.
- Schmitt, Th., Habel, J.C., Besold, J., Becker, T., Johnen, L., Knolle, M., Rzepecki, A. Schultze, J. & Zapp, A. 2006a. The Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* (Lycaenidae, Lepidoptera) in a highly fragmented landscape: How sedentary is a sedentary butterfly? *Journal of Insect Conservation* **10**: 311-316.
- Schneider, S., Roessli, D. & Excoffier, L. 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Schönrogge, K., Wardlaw, J.C., Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 2000. Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proceedings of the Royal Society (B)* **267**: 771-777.
- Schönrogge, K., Wardlaw, J.C., Peters, A.J., Everett, S., Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 2004. Changes in chemical signature and host specificity from larval retrieval to full social integration in the myrmecophilous butterfly *Maculinea rebeli*. *Journal of Chemical Ecology* **30**: 91-107.
- Schönrogge, K., Barr, B., Wardlaw, J.C., Napper, E., Gardner, M.G., Breen, J., Elmes, G.W. & Thomas, J.A. 2002. When rare species become endangered: cryptic speciation in myrmecophilous butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**: 291-300.

- Settele, J., Pauler, R. & Kockelke, K. 1995. Magerrasennutzung und Anpassungen bei Tagfaltern: Populationsökologische Forschung als Basis für Schutzmaßnahmen am Beispiel von *Glaucopsyche (Maculinea) arion* (Thymian-Ameisenbläuling) und *Glaucopsyche (Maculinea) rebeli* (Kreuzenzian-Ameisenbläuling). In: Beinlich, B. & Plachter, H. (eds.): *Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 83, pp. 129-158.
- Settele, J., Margules, C., Poschlod, P. & Henle, K. (eds.) 1996. Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer, Dordrecht, pp. 381.
- Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E.D. 1993. Method in ecology. Strategies for Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shreeve, T.G., Dennis, R.L.H., Roy, D.B. & Moss, D. 2001. An ecological classification of British butterflies: Ecological attributes and biotope occupancy. *Journal of Insect Conservation* 5: 145-161.
- Simberloff, D. 1998a. Flagships, umbrellas, and keystones: is single species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83(3): 247-257.
- Simberloff, D. 1998b. Small and declining populations. In: Sutherland, W. J. (ed.) *Conservation Science and Action*. Blackwell Science, Oxford, pp. 116-134.
- Sneath, P.H. & Sokal, R.R. 1973. Numerical Taxonomy. San Francisco, W. H. Freeman.
- Stankiewicz, A. & Sielezniew, M. 2002. Host specificity of *Maculinea teleius* Bgstr. and *Maculinea nausithous* Bgstr. (Lepidoptera: Lycaenidae) the new insight. *Annales Zoologici* 52: 403-408.
- Steffen-Dewenter, I. & Tschartnke, T. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecological Letters* 3: 449-456.
- Swofford, D.L. & Selander, R.B. 1981. Biosys-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72: 281-283.
- Szabó, R. 1956. Magyarország Lycaenidái – Die Lycaeniden Ungarns. *Folia entomologica hungarica* 9: 254-362.
- Tartally, A. 2008. Myrmecophily of *Maculinea* butterflies in the Carpathian Basin (Lepidoptera: Lycaenidae). PhD Thesis, Debrecen.
- Tartally, A. & Csősz, S. 2004. Adatok a *Maculinea* boglárkalepkék (Lepidoptera: Lycaenidae) kárpát-medencei hangyagazdairól. *Természetvédelmi Közlemények* 11: 309-317.

- Tartally, A. & Varga, Z. 2005. Host-ant specificity of *Maculinea* species in Hungary, connections with parasitoids and host plants. In: Settele J., Kühn E. & Thomas J.A. (eds.): *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft, Sofia-Moscow, pp. 94-98.
- Tartally, A., Nash, D.R., Lengyel, Sz., Fürst, M.A. & Varga, Z. 2008. Patterns of host ant use by sympatric populations of *Maculinea alcon* and *M. 'rebeli'* in the Carpathian Basin. *Insectes Sociaux* **55**(4) (in press).
- Thomas, C.D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society (B)* **267**: 139-145.
- Thomas, C.D., Hill, J.K. & Lewis, O.T. 1998. Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localised butterfly. *Journal of Animal Ecology* **67**: 485-497.
- Thomas, J.A. 1976. The ecology of the large blue butterfly. Annual Report of the Institute of Terrestrial Ecology, pp.8-25.
- Thomas, J.A. 1980. Why did the large blue become extinct in Britain? *Oryx* **15**: 243-247.
- Thomas, J.A. 1984a. The conservation of butterflies in temperate countries: past efforts and lessons for the future. In: Vane-Wright, R.I. & Ackery P.R. (eds.) *Biology of Butterflies*. Academic Press, London, pp. 333-353.
- Thomas, J.A. 1995. The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of large blue butterfly. In: Pullin, A.S. (ed.) *Ecology and Conservation of Butterflies*. Chapman & Hall, London. Chapter **13**: 180-196.
- Thomas, J.A. 2005. *Maculinea* and myrmecophiles as sensitive indicators of grassland butterflies (umbrella species), ants (keystone species) and other invertebrates. In: Settele, J., Kühn, E. & Thomas, J.A. (eds.) *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft, Sofia-Moscow, pp. 28-31.
- Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 1993. Specialized searching and the hostile use of allomones by a parasitoid whose host, the butterfly *Maculinea rebeli*, inhabits ant nests. *Animal Behaviour* **45**: 593-602.
- Thomas, J. A. & Elmes, G. W. 1998. Higher productivity at the cost of increased hostspecificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophollaxis rather than by predation. *Ecological Entomology* **23**: 457-464.
- Thomas, J.A. & Settele, J. 2004. Butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283-284.
- Thomas, J.A. & Wardlaw, J.C. 1990. The effect of queen ants on the survival of *Maculinea arion* larvae in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* **85**: 87-91.

- Thomas, J.A. & Wardlaw, J.C. 1992. The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia* **91**: 101-109.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1993. Contest competition among *Maculinea rebeli* butterfly larvae in ant nests. *Ecological Entomology* **18**: 73-76.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1998. Polymorphic growth in larvae of the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society (B)* **265**: 1895-1901.
- Thomas, J.A., Clarke, R.T., Elmes, G.W. & Hochberg, M.E. 2000. Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae). In: Dempster, J.P. & McLean, F.G. (eds.) *Insect Population dynamics*. Chapman & Hall, London, pp. 261-290.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W., Wardlaw, J.C. & Woyciechowski, M. 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* host nests. *Oecologia* **79**: 452-457.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W., Schönrogge, K., Simcox, D.J. & Settele, J. 2005. Primary hosts, secondary hosts and 'non-hosts': common confusions in the interpretation of host specificity in *Maculinea* butterflies and other social parasites of ants. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 99-104.
- Tóth, J. 2006. A *Maculineaalcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) populációdinamikai és ökológiai vizsgálata a Nagymezőn (Bükk-fennsík). Diplomamunka, Debrecen.
- Urbahn, E. 1964. Neuere Auffassungen in der *Maculineaalcon-rebeli*-Frage (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomologische Abhandlungen* **32**: 69-77.
- Vanderwoestijne, S. & Baguette, M. 2002. The genetic structure of endangered populations in the Cranberry Fritillary, *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae): RAPDs vs. allozymes. *Heredity* **89**: 439-445.
- Van Swaay, C., Warren, M. & Grill, A. 1998. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats: Threatened butterflies in Europe. Council of Europe: T-PVS (98) 8. 4-95. Strasbourg.
- Varga, Z. 1961. Zoogeographical survey of the Macrolepidoptera-fauna of the N-Hungarian Karst area (in Hung. with German summary). *Folia entomologica hungarica* **14**: 345-386.
- Wardlaw, J.C., Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 2000. Do *Maculinea rebeli* caterpillars provide vestigial mutualistic benefits to ants when living as social parasites inside *Myrmica* ant nests? *Entomologia Experimentalis et Applicata* **95**: 97-103.

- Weibull, A.C., Bengtsson, J. & Nohlgren, E. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of the farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* **23**: 743-750.
- Weidemann, H.J. 1995. Tagfalter – beobachten, bestimmen. Naturbuch-Verlag, Augsburg, pp. 659.
- Weir, B.S. 1996. Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data. Sunderland, Sinauer Assoc., Inc.
- Wright, S. 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations. University of Chicago Press, Chicago.
- Wynhoff, I. 1998. The recent distribution of the European *Maculinea* species. *Journal of Insect Conservation* **2**: 15-27.

11. PUBLIKÁCIÓS LISTA

AZ ÉRTEKEZÉS ALAPJÁUL SZOLGÁLÓ PUBLIKÁCIÓK

Cikkek

- Bereczki, J.,** Pecsénye, K., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43(2)**: 157-176. IPF: 1,177
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. Geographical *versus* food plant differentiation in Alcon Blue populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. *European Journal of Entomology* **103**: 725-732. IPF: 0.782
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. A genetikai variabilitás szerkezete a szürkés hangyaboglárka fajcsoport Kárpát-medencei populációiban. *Magyar Tudomány* **6**: 700-704.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.,** Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2007. Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera, Lycaenidae) in eastern Central Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* **91**: 11-21. IPF: 2,445

Konferencia kiadványok (proceedings)

- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Geographical *versus* food plant differentiation in Alcon Blue populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 159-163.
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Temporal and spatial structure of genetic variation in the Alcon Blue populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 163-167.
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 167-171.

- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera, Lycaenidae) in eastern Central Europe. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 192-196.

EGYÉB PUBLIKÁCIÓK

Tudományos diákköri dolgozatok

- Bereczki, J.** 2001. Az *Aricia artaxerxes issekutzi* két Kárpát-medencei populációjának összehasonlítása a hím ivarszervek metrikus vizsgálata alapján. OTDK, Budapest.
- Bereczki, J.** 2002. A bükki szerecsenboglárka (*Aricia artaxerxes issekutzi*) két Kárpát-medencei populációjának összehasonlítása a hím ivarszervek és a szárnyak metrikus vizsgálata alapján. OKDK, Veszprém.

Cikkek

- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2004. A morfológiai változatosság szerkezetének időbeli változása az *Aricia artaxerxes issekutzi* (Lepidoptera: Lycaenidae) két Kárpát-medencei populációjában. *Természetvédelmi Közlemények* **11**: 329-336.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. Egg-laying preferences of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. *European Journal of Entomology* **103**: 587-595. IPF: 0.782
- Árnyas, E., Bereczki, J., Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. A *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) peterakási preferenciájának vizsgálata az Aggteleki Nemzeti Parkban. *Természetvédelmi Közlemények* **13**: 421-430.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Varga, K., Pecsénye, K., Tartally, A., Kövics, Gy., Karsa, D. & Varga, Z. 2008. Oviposition behaviour of *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) influenced by food-plant specialized aphids (*Aphis gentianae*) and fungal infection by *Puccinia gentianae* (in press).
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Szilágyi, M. & Varga, Z. 2007. High level of genetic variation in *Aricia artaxerxes issekutzi* (Lepidoptera: Lycaenidae) populations in Northern Hungary. *Nota lepidopterologica* **30**: 225-234.

Konferencia kiadványok (proceedings)

- Árnyas, E., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Egg-laying preferences of the xerophilus ecotype of *Maculinea alcon* (= *M. rebeli*; Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 61-64.

- Prondvai, E., Kassai, F., Árnay, E., Csősz, S., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Tartally, A., Kiss, J., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Oviposition in *Maculineaalcon* butterflies. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 82-83.
- Árnay, E., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Results of the mark-release-recapture studies of a *Maculinea rebeli* in the Aggtelek karst (N Hungary) between 2002-2004. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 111-114.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Tóth, A. & Varga, Z. 2005. The genetic structure of the *Maculinea teleius* populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Hungary. In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 192-196.
- Tóth, A., Pecsénye, K., **Bereczki, J.** & Varga, Z. 2005. Patterns of genetic differentiation in the Hungarian *Maculinea arion* populations (Lepidoptera, Lycaenidae). In: J. Settele, E. Kühn & J. Thomas (eds). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2. Species ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 199-203.

Könyvfejezetek

- Pecsénye, K., Meglécz, E., Kenyeres, Á., **Bereczki, J.** & Varga, Z. 2005. A genetikai variabilitás három nappali lepke faj (*Nymphalidae*) hazai populációiban. In: Jordán F. (szerk.) *A DNS-től a globális felmelegedésig. A 70 éves Vida Gábor köszöntése*. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 135-147.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Meglécz, E., Peregovits, L., Juhász, E. & Varga, Z. 2007. A populációstruktúra és a genetikai variabilitás kapcsolata védett nappalilepke-fajainknál. In: Forró L. & Ronkay L. (szerk.) *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 241-260.

Egyetemi jegyzetek

- Bereczki, J.** & Nagy, A. 2007. Általános rovarmorfológia. In: Rácz, I.A. (szerk.) *Állatrendszertani gyakorlatok*. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen, pp. 85-98.
- Bereczki, J.** 2007. Endopterygota, Paraneoptera (Eumetabola). In: Rácz, I.A. (szerk.) *Állatrendszertani gyakorlatok*. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen, pp. 124-147.
- Bereczki, J.** 2007. Dipteroidea (Diptera, Siphonaptera). In: Rácz, I.A. (szerk.) *Állatrendszertani gyakorlatok*. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen, pp. 253-268.
- Bereczki, J.** & Varga, Z. 2007. Zootaxonomiai és szisztematikai fogalomgyűjtemény. In: Rácz, I.A. (szerk.) *Állatrendszertani gyakorlatok*. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen, pp. 358-387.

Előadások (hazai konferenciák)

- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Szilágyi, M. & Varga, Z. 2002. Morfológiai és genetikai variabilitás az *Aricia artaxerxes issekutzi* Kárpát-medencei populációiban. I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Sopron.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.** & Varga, Z. 2005. A genetikai variabilitás szerkezete a *Maculinea alcon*-fajcsoportban (Lepidoptera, Lycaenidae). A természetvédelmi biológia frontvonalai, MTA tudományos ülés, Budapest.
- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. A genetikai variabilitás szerkezete a *Maculinea alcon*-fajcsoportban (Lepidoptera: Lycaenidae). Biológiai Tanszékcsoport Napja, Debrecen.

Előadások (nemzetközi konferenciák)

- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Szilágyi, M. & Varga, Z. 2002. Structure of variation in Hungarian populations of *Aricia artaxerxes issekutzi*: Genetic and morphometric analysis. Fourth International Conference on the Biology of Butterflies, Leiden.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Tihanyi, B., Tóth, A. & Varga, Z. 2004. Results on the allozyme polymorphism and population structure in *M. alcon-rebeli*, *M. teleius* and *M. arion*. MacMan Midterm Conference, Budapest.
- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2004. Geographical versus Food plant Differentiation in Alcon Blue Populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. 38th Population Genetics Group Meeting, Reading.
- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Geographical versus Food plant Differentiation in Alcon Blue Populations (Lepidoptera, Lycaenidae) in Northern Hungary. MacMan Conference, Laufen.
- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. Temporal and spatial structure of genetic variation in the Alcon Blue (Lepidoptera, Lycaenidae) populations in Northern Hungary. MacMan Conference, Laufen.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.**, Tóth, A. & Varga, Z. 2005. The genetic structure of the *Maculinea teleius* populations in Hungary. MacMan Conference, Leipzig.

Posztterek (hazai konferenciák)

- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2002. A morfológiai változatosság szerkezetének időbeli változása az *Aricia artaxerxes issekutzi* két Kárpát-medencei populációjában. I. Kvantitatív Ökológiai Szimpózium, Debrecen.
- Bereczki, J.**, Pecsénye, K. & Varga, Z. 2002. Hogyan változott a morfológiai változatosság az utóbbi 20 évben az *Aricia artaxerxes issekutzi* két Kárpát-medencei populációjában? I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Sopron.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.**, Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2005. A *Maculinea alcon* peterakási preferenciájának vizsgálata az Aggteleki Nemzeti Parkban. III. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Eger.

Posztterek (nemzetközi konferenciák)

- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2002. Morphometric survey of 6 populations of the *Maculinea alcon-rebeli* species group from E Hungary and Transylvania. MacMan Project Meeting, Leipzig.
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2004. Allozyme variability of *Maculinea alcon/rebeli* populations in Hungary and surrounding areas (data from 2003). MacMan Midterm Conference, Budapest.
- Tóth, A., **Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2004. Allozyme variability of *Maculinea arion* populations (data from 2002-2003). MacMan Midterm Conference, Budapest.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.,** Tóth, A. & Varga, Z. 2003. Structure and dynamics of a population of *Maculinea rebeli xerophila* in the Aggtelek National Park. MacMan Midterm Conference, Budapest.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.,** Tóth, A. & Varga, Z. 2005. The results of the mark-release-recapture studies of the Tohonya valley population of *Maculinea rebeli xerophila* between 2002-2004. MacMan Conference, Laufen.
- Prondvai, E., Kassai, F., Árnyas, E., Csósz, S., **Bereczki, J.,** Tóth, A., Tartally, A., Kiss, J., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Oviposition in *Maculinea alcon* butterflies. XXIX. Ethological Conference, Budapest.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.,** Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2005. Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera, Lycaenidae) in eastern Central Europe. SEL, Róma.
- Tóth, A., Pecsénye, K., **Bereczki, J.** & Varga, Z. 2005. Pattern of genetic differentiation in the Hungarian *Maculinea arion* populations. MacMan Conference, Leipzig.
- Bereczki, J.,** Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. Spatial and temporal dynamics of genetic variation in the Alcon Blue populations in Northern Hungary. 1st European Congress of Conservation Biology, Eger.
- Pecsénye, K., **Bereczki, J.,** Tóth, A., Peregovits, L. & Varga, Z. 2006. How many evolutionary significant units are in the *Maculinea* genus in Hungary. 1st European Congress of Conservation Biology, Eger.
- Tóth, A., Pecsénye, K., **Bereczki, J.** & Varga, Z. 2006. Are there cryptic subspecies in *Maculinea arion* in Hungary? 1st European Congress of Conservation Biology, Eger.
- Árnyas, E., **Bereczki, J.,** Tóth, A., Pecsénye, K. & Varga, Z. 2006. Egg-laying preferences of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. 1st European Congress of Conservation Biology, Eger.

FÜGGELÉK

FÜGGELÉK 1. A *Maculinea*-fajok természetvédelmi státusa (Munguira és Martin, 1997, valamint Van Swaay és mtsai, 1998 alapján).

Élőhelyvédelmi Irányelv: *II. függelék* – azok a fajok, melyek megőrzéséhez speciális védett területeket kell kijelölni; *IV. függelék* – azok a fajok, melyek számára teljes védelmet kell biztosítani.

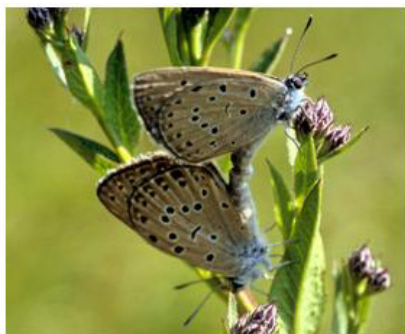
Európai természetvédelmi állapot: *SPEC1* – globális természetvédelmi jelentőségű faj, amely kiemelkedő jelentőségű az Európai Unióban; *SPEC3* – Európában veszélyeztetett faj, amely Európán kívül is jelentős elterjedésű.

Európai veszélyeztetettség: *EN* – veszélyeztetett; *VU* – sebezhető.

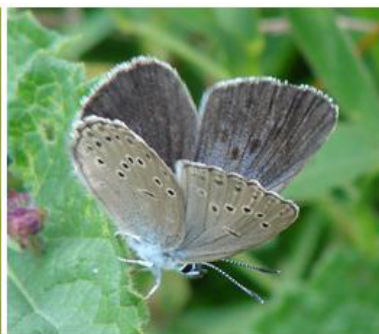
Globális veszélyeztetettség: *LR(nt)* – csekély kockázatú (alig veszélyeztetett); *VU* – sebezhető.

Fajnév	Hazai védetség (érték)	Magyar Vörös Könyv	Élőhelyvédelmi Irányelv	Európai természetvédelmi állapot	Európai veszélyeztetettség	Globális veszélyeztetettség
lári hangyaboglárka <i>Maculinea alcon</i> ([Denis&Schiffmüller], 1775)	50 000 Ft	aktuálisan veszélyeztetett	-	SPEC1	VU	LR(nt)
karszti hangyaboglárka <i>Maculinea rebeli</i> (Hirschke, 1904)	50 000 Ft		-	SPEC3	-	VU
nagypöttyös hangyaboglárka <i>Maculinea arion</i> (Linnaeus, 1758)	50 000 Ft	-	IV.	SPEC3	EN	LR(nt)
vérfű vagy kispöttyös hangyaboglárka <i>Maculinea teleius</i> (Bergsträsser, 1779)	50 000 Ft	potenciálisan veszélyeztetett	II., IV.	SPEC3	VU	LR(nt)
zanót vagy sötét hangyaboglárka <i>Maculinea nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)	50 000 Ft	aktuálisan veszélyeztetett	II., IV.	SPEC3	VU	LR(nt)

FÜGGELÉK 2. Mimikrizáló („kakukk”) fajok, iniciális tápnövényeik, valamint hernyóik és bábjaik a hangyafészekben.



Maculinea alcon (Fotó: Varga Zoltán)



Maculinea rebeli (Fotó: Bereczki Judit)



Gentiana pneumonanthe
(Fotó: Kozma Péter)



Gentiana cruciata
(Fotó: Bereczki Judit)



Maculinea alcon-hernyók
(Fotó: Kozma Péter)



Maculinea rebeli-bábok
(Fotó: Kozma Péter)

FÜGGELÉK 3. Predátor fajok, iniciális tápnövényeik, valamint hernyó és bábok.



Maculinea teleius
(Fotó: Kozma Péter)



Maculinea nausithous
(Fotó: Matt Rowlings)



Sanguisorba officinalis
(Fotó: Kozma Péter)



Maculinea arion *Thymus pulegioides* L.-en
(Fotó: Varga Zoltán)



Origanum vulgare
(Fotó: Varga Zoltán)



Maculinea teleius-hernyó (Fotó: Kozma Péter)



Maculinea teleius-bábok (Fotó: Kozma Péter)

FÜGGELÉK 4. A homogenizáló oldat összetétele.

Homogenizáló oldat (50 ml)	
Tris (0,5M, pH=7,5)	1 ml
Szacharóz	5 ml
Bróm-fenolkék	40 mg
EDTA (0,1M, pH=8,0)	0,5 ml
Ditiotreitol	1 mg/ml

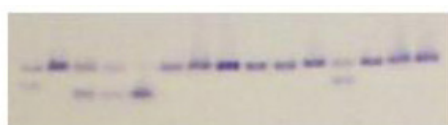
FÜGGELÉK 5. Puffer rendszerek.

Puffer rendszerek	1	2a	2b	3	4a	4b
Gélpuffer	0,3 M Tris	0,02 M Tris	0,06 M Tris	0,0675 M Tris	0,2 M Tris	0,05M Tris
		0,02 M Hisztidin	0,06 M Hisztidin	0,0225 M Citromsav	0,26 M Bórsav	0,095 M Bórsav
		0,0005 M EDTA	0,0015 M EDTA		0,0064 M EDTA	0,008 M EDTA
	pH=8,9	pH=6,2	pH=6,2	pH=7,1	pH=8,0	pH=8,0
Elektrodpuffer	0,05 M Tris	0,14 M Tris	0,14 M Tris	0,09 M Tris	0,05M Tris	0,05M Tris
	0,38 M Glicin	0,05 M Citromsav	0,05 M Citromsav	0,03 M Citromsav	0,065 M Bórsav	0,065 M Bórsav
					0,0016 M EDTA	0,0016 M EDTA
	pH=8,3	pH=7,0	pH=7,0	pH=7,1	pH=8,0	pH=8,0
Futási feltételek	240 V	120 V	120 V	170 V	200 V	200 V
	90 mA	60 mA	60 mA	110 mA	90 mA	90 mA
	2,5 h	6 h	7 h	5 h	3,5 h	3,5 h
Enzimek	<i>Aox, Gdh, Hk, Pgi, Pgm-Sod</i>	<i>Idh, Mdh</i>	<i>G6pdh</i>	<i>Est, Me</i>	<i>Acon, Gpdh</i>	<i>Acph, Got</i>

FÜGGELÉK 6. Festékek.

Enzimek	0,5% agaróz	Puffer-ek	Ionok	Szubsztrátok	Oldatban használt enzimek	Kofaktorok	Festékek
Acon	+	0,1 M Tris pH=8,0	10 mM MgCl ₂	30 mM cisz-akonitsav	0,1 µg ml-1 ICDH	1,3 mM NADP	0,5 mM MTT 0,1 mM PMS
Acph	+	0,007 M ecetsav pH=5,0	35 mM MgCl ₂	6 mM α-naftil foszfát			4 mM Fast Blue B
Aox	-	0,1 M Tris pH=8,5 2 mM EDTA	14 mM KCl	190 mM benzaldehid			0,15 mM NBT 0,02 mM PMS
Est	+	0,075 M Tris pH=7,0		4 mM α-naftil acetát 4 mM β-naftil acetát			3 mM Fast Blue RR
G6pdh	+	0,18 M Tris pH=8,0 2 mM EDTA	10 mM MgCl ₂	6 mM D-glükóz 6-foszfát		0,25 mM NADP	0,25 mM NBT 0,05 mM PMS
Gdh	+	0,15 M Tris pH=8,0		62 mM L-glutaminsav		0,6 mM NAD	0,4 mM NBT 0,05 mM PMS
Got	+	0,15 M Tris pH=8,0		72 mM DL-aszparaginsav 12 mM α-ketoglutarásav		0,7 mM piridoxál 5-foszfát	3 mM Fast Blue BB
Gpdh	+	0,12 M Tris pH=7,0	8 mM KCN	10 mM DL-α-glicerofoszfát		0,7 mM NAD	0,3 mM NBT 0,03 mM PMS
Hk	+	0,05 M Tris pH=8,0 3 mM EDTA	16 mM MgCl ₂	22 mM D-glükóz 28 mM D-galaktóz	0,13 µg ml-1 G6PDH	3,6 mM ATP 0,9 mM NADP	0,6 mM NBT 0,16 mM PMS
Idh	+	0,15 M Tris pH=8,0	15 mM MgCl ₂	7 mM DL-izocitromsav		0,4 mM NADP	0,3 mM NBT 0,03 mM PMS
Mdh	+	0,17 M Tris pH=8,5 5 mM EDTA		31 mM DL-almasav		0,8 mM NAD	0,7 mM NBT 0,1 mM PMS
Me	+	0,17 M Tris pH=8,0	41 mM MgCl ₂	9 mM DL-almasav		0,4 mM NADP	0,4 mM NBT 0,08 mM PMS
Pgi	+	0,05 M Tris pH=8,0	16 mM MgCl ₂	4 mM D-fruktóz 6-foszfát	0,13 µg ml-1 G6PDH	0,8 mM NADP	0,4 mM NBT 0,04 mM PMS
Pgm-Sod	+	0,05 M Tris pH=8,0 3 mM EDTA	16 mM MgCl ₂	33 mM α-D-glükóz 1-foszfát	0,1 µg ml-1 G6PDH	1,5 mM NADP	0,8 mM NBT 0,16 mM PMS

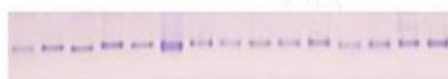
FÜGGELÉK 7. Gélképek.



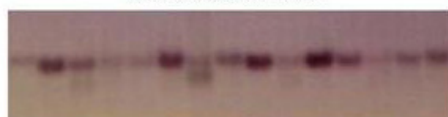
Akonitáz (*Acon*)



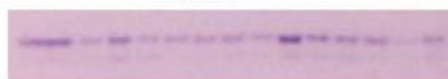
Alkalikus foszfátáz (*Acph*)



Aldehyd-oxidáz (*Aox*)



Észteráz (*Est*)

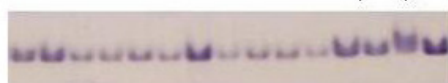


Glutamát-dehidrogenáz (*Gdh*)

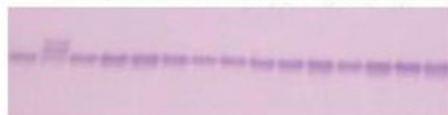


Glutamát-oxálacetát-transzamináz-1 (*Got1*)

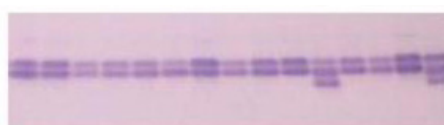
Glutamát-oxálacetát-transzamináz-2 (*Got2*)



Glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz (*G6pdh*)



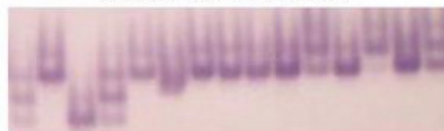
α -glicerofoszfát-dehidrogenáz (*Gpdh*)



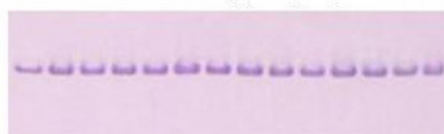
Hexokináz (*Hk*)



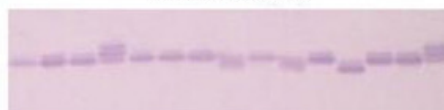
Izocitrát-dehidrogenáz (*Idh*)



Malát-dehidrogenáz (*Mdh*)



Malik enzim (*Me*)



Foszfo-glüko-izomeráz (*Pgi*)



Foszfo-glüko-mutáz (*Pgm*)



Szuperoxid-dizmutáz (*Sod*)

FÜGGELÉK 8. A genetikai minták származási helyei. A számok az adott évben adott populációból gyűjtött egyedek számát jelölik.

Tápnövény: **p** – *G. pneumonanthe*; **c** – *G. cruciata*; **l** – *G. lutea*. Régiók: **emo** – Észak-Magyarország; **kmo** – Közép-Magyarország; **erd** – Erdély; **slo** – Szlovénia; **alp** – Alpok.

Populáció	Rövidítés	Tápnövény	Régió	1999	2000	2001	2002	2003
Fülesd	Ful	p	emo	-	-	-	31	22
Drahos-rét	Dra	p	emo	-	11	-	15	23
Gyertyánkút	Gyk	p	emo	-	-	11	-	17
Gyilkos-rét	Gyr	p	emo	-	-	-	54	20
Jáger-rét	Jag	p	emo	-	-	-	-	20
Nyikom	Nyik	p	emo	-	-	-	-	10
Tugár-rét	Tug	p	emo	-	-	-	-	20
Balatonhenye	Bhe	p	kmo	-	11	-	-	-
Kunpeszér	Kunp	p	kmo	-	-	-	25	20
Hargita	Harg	p	erd	13	-	-	-	-
Sacele	Sac	p	erd	-	-	-	21	-
Tolvajos	Tolv	p	erd	-	-	-	-	16
Celje	Cel	p	slo	-	-	-	23	-
Bükk-fennsík	Bukk	c (p)	emo	-	-	-	10	20
Bükkszentkereszt	Bszk	c	emo	-	-	20	20	-
Kuriszlán	Kur	c	emo	-	-	-	50	22
Tohonva	Toh	c	emo	-	-	22	38	37
Nagy-Szénás	NSz	c	kmo	-	-	-	-	11
Vérteskozma	Vkoz	c	kmo	-	-	-	-	25
Csiksomlyó	Csom	c	erd	33	-	-	-	-
Gyilkos-tó	Gyto	c	erd	-	-	-	21	-
Torockó	Tor	c	erd	-	-	-	-	20
Vargyas	Var	c	erd	-	-	-	17	21
Kamnik	Kam	c	slo	-	-	-	-	16
Trnovski Gozd	TrnG	c	slo	-	-	-	-	22
Nanos-fennsík	Nan	l (c)	slo	-	-	-	16	27
Hochschwab	Hoch	c	alp	-	-	-	-	29

FÜGGELÉK 9. Az enzimpolimorfizmus paramétere a vizsgált populációkban.

N – átlagos mintaméret; **n_A** – lokuszonkénti átlagos allélszám; **P** – polimorf lokuszok aránya; **H** – átlagos heterozigóta gyakoriság; **F_{IS}** – a mintákon belüli variációt jellemző index; **S** – szignifikanciaszintek: Bonferroni-korrektúra után a zárójelben szereplő lokuszszámra megadva, ns – nem szignifikáns; ^t – a populációból több évben is történt mintavétel.

Populáció	N	n _A	P	H	F _{IS}	S
Fülesd ^t	25,6	1,4	25,0	0,087	0,069	ns
Drahos-rét ^t	16,0	1,5	33,4	0,113	0,076	ns
Gyertyánkút ^t	13,8	1,4	34,4	0,116	0,181	ns
Gyilkos-rét ^t	36,8	1,4	28,2	0,073	0,304**	0,00167<p<0,00833 (6)
Jáger-rét	19,9	1,4	37,5	0,115	0,128	ns
Nyikom	9,9	1,5	43,8	0,123	0,249	ns
Tugár-rét	19,9	1,4	37,5	0,135	0,029	ns
Balatonhenye	10,8	1,4	37,5	0,104	-0,188	ns
Kunpeszér ^t	21,9	1,4	28,2	0,074	0,156	ns
Hargita	12,2	1,4	31,3	0,113	-0,073	ns
Sacele	20,4	1,3	25,0	0,083	0,151	ns
Tolvajos	15,4	1,4	25,0	0,049	0,418**	0,002<p<0,01 (5)
Celje	22,3	1,4	31,3	0,070	0,351**	0,002<p<0,01 (5)
Bükk-fennsík ^t	14,1	1,5	37,6	0,088	0,238	ns
Bükkszentkereszt ^t	19,6	1,5	40,7	0,107	0,122	ns
Kurisztlan ^t	35,8	1,7	31,3	0,097	0,261	ns
Tohonya ^t	31,8	1,5	33,4	0,097	0,230*	p<0,00556 (9)
Nagy-Szénás	10,5	1,6	31,3	0,103	0,254	ns
Vérteskozma	24,7	1,7	31,3	0,089	0,237*	p<0,00714 (7)
Csíkomyó	31,8	1,4	25,0	0,087	0,034	ns
Gyilkos-tó	20,7	1,5	37,5	0,101	0,206	ns
Torockó	19,9	1,5	31,3	0,098	0,148	ns
Vargyas ^t	18,7	1,6	34,4	0,083	0,198	ns
Kamnik	15,6	1,4	31,3	0,096	0,081	ns
Trnovski Gozd	21,9	1,4	31,3	0,078	0,243*	p<0,01 (5)
Nanos-fennsík ^t	21,2	1,4	28,2	0,072	0,235	ns
Hochschwab	28,7	1,4	37,5	0,124	-0,010	ns

FÜGGELÉK 10. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – tápnövény illetve földrajzi régiók szerinti hierarchia.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon1	-0,007	0,008	0,001	-0,003
Acon3	-0,101	0,441	-0,153	-0,508
Acon5	0,058	-0,422	0,205	0,492
Acon7	0,050	-0,027	-0,052	0,019
Acph6	0,004	-0,004	0,002	0,002
Acph7	0,002	-0,031	-0,075	-0,122
Acph8	-0,005	0,035	0,073	0,121
Aox1	-0,051	0,040	-0,013	-0,008
Aox2	0,114	-0,142	0,010	0,022
Aox3	-0,063	0,102	0,002	-0,014
Est1	-0,009	0,010	0,016	0,004
Est2	-0,669	0,032	0,013	0,141
Est3	0,687	-0,019	-0,015	-0,152
Gdh2	-0,022	0,015	-0,037	-0,007
Gdh4	0,022	-0,015	0,037	0,007
Got1-1	0,004	-0,005	-0,005	-0,011
Got1-2	-0,007	-0,006	-0,028	-0,017
Got1-3	0,004	0,010	0,033	0,028
Got2-2	-0,003	0,000	-0,005	0,012
Got2-4	0,000	0,002	0,004	0,000
Got2-5	0,002	-0,001	0,001	-0,012
G6pdh1	0,003	0,000	0,000	-0,008
G6pdh2	-0,003	0,000	0,000	0,008
Gpdh2	0,001	0,000	-0,001	-0,003
Gpdh5	-0,001	-0,001	0,002	0,006
Gpdh7	0,001	0,000	-0,001	-0,003
Hk4	0,048	0,035	0,037	0,021
Hk5	-0,048	-0,035	-0,037	-0,021
Idh1	-0,054	-0,453	-0,497	-0,136
Idh4	0,098	0,385	0,539	0,181
Mdh3	0,095	0,305	-0,410	0,376
Mdh4	-0,114	-0,356	0,452	-0,467
Mdh6	0,019	0,051	-0,042	0,091
Me3	0,000	0,001	0,001	0,002
Me4	0,000	-0,001	-0,001	-0,002
Pgi3	0,004	0,003	0,014	-0,004
Pgi6	-0,033	0,053	0,003	0,043
Pgi7	0,028	-0,056	-0,017	-0,039
Pgm2	0,003	-0,005	0,007	-0,003
Pgm4	0,011	-0,047	-0,003	0,026
Pgm5	-0,023	0,052	0,003	0,006
Pgm6	0,009	0,000	-0,007	-0,030
Sod1	-0,020	0,002	0,003	0,002
Sod2	0,021	-0,008	0,000	-0,002
Sod3	-0,001	0,005	-0,003	-0,001

FÜGGELÉK 11. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – *Maculinea*-fajok.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon2	0,006	-0,006	-0,004	-0,001
Acon3	-0,132	-0,028	-0,114	0,627
Acon4	0,203	0,084	0,204	-0,008
Acon5	-0,085	-0,028	-0,073	-0,626
Acon6	0,015	-0,016	-0,009	0,001
Acon7	-0,006	-0,004	-0,003	-0,009
Acph2	0,028	-0,029	-0,014	0,001
Acph3	0,004	-0,004	-0,002	0,001
Acph4	0,186	-0,194	-0,087	0,004
Acph6	0,000	0,003	0,018	0,004
Acph7	-0,005	0,142	-0,067	-0,100
Acph8	-0,212	0,065	0,120	0,108
Acph9	0,000	0,009	0,037	-0,005
Aox1	-0,012	-0,009	-0,006	-0,007
Aox2	-0,200	-0,148	-0,115	-0,052
Aox3	-0,016	-0,011	-0,008	0,071
Aox4	0,010	0,235	0,091	0,004
Aox5	0,188	-0,198	-0,091	0,009
Aox6	0,029	0,131	0,131	-0,025
Gdh1	0,001	0,037	-0,021	0,020
Gdh2	-0,219	0,185	0,096	-0,024
Gdh3	0,009	-0,009	-0,004	0,000
Gdh5	0,209	-0,211	-0,069	0,005
Got1	0,006	0,204	-0,115	0,023
Got2	-0,223	-0,066	0,275	-0,016
Got3	0,217	-0,138	-0,160	-0,007
G6pdh2	-0,227	-0,169	-0,130	0,012
G6pdh3	0,219	0,177	0,134	-0,012
G6pdh4	0,008	-0,008	-0,003	0,001
Gpdh1	0,002	-0,002	-0,001	0,001
Gpdh2	-0,001	0,000	0,000	0,003
Gpdh4	0,198	-0,108	0,308	-0,032
Gpdh5	-0,226	-0,163	-0,132	-0,001
Gpdh6	0,016	-0,016	-0,007	0,000
Gpdh7	0,010	0,283	-0,164	0,018
Hk2	0,012	0,086	0,398	-0,041
Hk3	0,008	0,281	-0,160	0,016
Hk4	-0,222	-0,164	-0,125	0,001
Hk5	0,200	-0,219	-0,103	0,019
Hk6	0,001	0,013	-0,009	0,000
Idh1	-0,105	-0,003	-0,116	-0,256
Idh2	0,002	-0,003	-0,001	-0,001
Idh4	0,103	0,002	0,100	0,257
Mdh1	0,009	0,298	-0,169	0,020
Mdh2	0,208	-0,118	0,305	-0,032
Mdh3	-0,005	-0,004	-0,003	0,050
Mdh4	-0,211	-0,175	-0,133	-0,036
Me1	0,228	0,070	-0,273	0,027
Me3	-0,227	-0,069	0,273	-0,027
Pgi2	0,012	0,304	-0,082	0,011
Pgi3	0,212	-0,200	-0,051	0,017
Pgi6	-0,219	-0,099	0,138	0,121
Pgi7	-0,006	-0,004	-0,005	-0,149
Pgm2	-0,002	-0,002	-0,001	0,012
Pgm5	-0,028	-0,107	0,069	0,015
Pgm8	0,032	0,105	-0,080	-0,050
Pgm9	0,000	0,003	0,012	-0,001

FÜGGELÉK 12. A genetikai minták származási helyei. A számok az adott évben adott populációból gyűjtött egyedek számát jelölik.

Tápnövény: **p** – *G. pneumonanthe*; **c** – *G. cruciata*. Régió: **emo** – Észak-Magyarország. Alrégió: **szat** – Szatmári-síkság; **zem** – Zempléni-hegység; **mat** – Mátra; **bukkh** – Bükk hegység; **aggk** – Aggteleki-karszt.

Populáció	Rövidítés	Tápnövény	Régió	Alrégió	2000	2001	2002	2003
Fülesd	Ful	p	emo	szat	-	-	31	22
Drahos-rét	Dra	p	emo	zem	11	-	15	23
Gyertyánkút	Gyk	p	emo	zem	-	11	-	17
Gyilkos-rét	Gyr	p	emo	mat	-	-	54	20
Jäger-rét	Jag	p	emo	mat	-	-	-	20
Nyikom	Nyik	p	emo	mat	-	-	-	10
Tugár-rét	Tug	p	emo	mat	-	-	-	20
Bükk-fennsík	Bukk	c (p)	emo	bukkh	-	-	10	20
Bükk-szentkereszt	Bszk	c	emo	bukkh	-	20	20	-
Kurisztlán	Kur	c	emo	aggk	-	-	50	22
Tohonya	Toh	c	emo	aggk	-	22	38	37

FÜGGELÉK 13. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – észak-magyarországi alrégiók.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon1	0,001	0,010	-0,013	-0,045
Acon3	-0,160	0,612	-0,102	-0,238
Acon5	0,173	-0,489	0,024	0,338
Acon7	-0,014	-0,133	0,092	-0,054
Acph6	0,003	-0,013	0,000	0,003
Acph7	0,071	0,112	-0,013	0,129
Acph8	-0,073	-0,099	0,013	-0,132
Aox1	0,078	0,179	0,119	0,298
Aox2	-0,170	-0,393	-0,369	-0,516
Aox3	0,092	0,214	0,250	0,218
Est2	0,629	0,035	0,068	-0,302
Est3	-0,667	-0,043	0,009	0,202
Got1-2	-0,018	0,045	-0,056	0,135
Got1-3	0,018	-0,045	0,056	-0,135
Got2-2	0,018	0,015	0,032	-0,008
Got2-5	-0,018	-0,015	-0,032	0,008
Gpdh2	-0,003	0,001	-0,004	0,005
Gpdh5	0,006	-0,002	0,007	-0,010
Gpdh7	-0,003	0,001	-0,003	0,005
Hk4	-0,036	-0,048	-0,076	-0,094
Hk5	0,036	0,048	0,076	0,094
Idh1	0,125	0,136	-0,603	0,206
Idh4	-0,125	-0,136	0,603	-0,206
Mdh3	-0,068	0,182	0,066	-0,228
Mdh4	0,073	-0,169	-0,077	0,223
Mdh6	-0,005	-0,013	0,011	0,004
Pgi3	-0,008	-0,013	-0,011	0,017
Pgi6	0,008	0,013	0,011	-0,017
Pgm2	-0,019	-0,031	-0,028	0,030
Pgm4	0,005	0,012	0,023	0,035
Pgm5	0,038	0,015	0,010	-0,092
Pgm6	-0,025	0,004	-0,006	0,027
Sod1	0,035	0,022	0,028	-0,028
Sod2	-0,035	-0,032	-0,037	0,045
Sod3	-0,001	0,011	0,008	-0,016

FÜGGELÉK 14. A genetikai minták származási helyei. A számok az adott évben adott populációból gyűjtött egyedek számát jelölik.

Tápnövény: **p** – *G. pneumonanthe*; **c** – *G. cruciata*. Alrégiók: **zem** – Zempléni-hegység; **bukkh** – Bükk hegység.

Populáció	Rövidítés	Tápnövény	Alrégió	1999	2001	2002	2003	2004	2005
Drahos-rét	Dra	p	zem	-	-	15	23	23	33
Gyertyánkút	Gyk	p	zem	10	11	-	17	-	-
Bükk-fennsík	Bukk	c (p)	bukkh	-	-	10	-	19	18
Bükkszentkereszt	Bszk	c	bukkh	-	20	20	-	24	-

FÜGGELÉK 15. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – Bükk hegység.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon1	0,010	-0,097	-0,138	-0,147
Acon3	-0,588	0,132	0,309	0,238
Acon5	0,343	-0,383	-0,117	-0,229
Acon7	0,235	0,349	-0,053	0,139
Acph6	-0,022	0,101	-0,008	-0,137
Acph7	0,019	0,041	0,000	-0,050
Acph8	0,003	-0,142	0,008	0,187
Aox1	0,135	0,257	-0,073	-0,271
Aox2	0,039	-0,309	0,300	0,431
Aox3	-0,174	0,053	-0,226	-0,158
Est1	0,004	-0,034	-0,049	-0,052
Est2	0,161	0,449	-0,163	0,323
Est3	-0,164	-0,414	0,212	-0,271
Got2-2	-0,016	-0,035	0,000	0,042
Got2-4	0,016	0,035	0,000	-0,042
Gpdh2	-0,033	0,010	-0,005	-0,020
Gpdh5	0,067	-0,020	0,010	0,041
Gpdh7	-0,033	0,010	-0,005	-0,020
Idh1	-0,392	-0,074	-0,416	0,057
Idh4	0,392	0,074	0,416	-0,057
Mdh3	-0,049	0,092	-0,015	-0,310
Mdh4	-0,025	0,094	0,381	0,027
Mdh6	0,074	-0,187	-0,366	0,283
Pgm5	0,165	-0,182	-0,108	0,264
Pgm6	-0,165	0,182	0,108	-0,264

FÜGGELÉK 16. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – Zempléni-hegység.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon1	-0,044	-0,033	-0,074	0,171
Acon3	-0,227	0,358	-0,550	-0,035
Acon5	0,343	-0,078	0,245	0,292
Acon7	-0,072	-0,246	0,381	-0,427
Acph6	-0,041	-0,107	0,205	-0,205
Acph7	-0,005	0,061	0,005	-0,031
Acph8	0,046	0,046	-0,210	0,236
Aox1	0,218	0,254	0,301	0,051
Aox2	-0,097	-0,595	-0,234	0,241
Aox3	-0,120	0,342	-0,069	-0,291
Est2	-0,462	-0,010	0,195	-0,048
Est3	0,462	0,010	-0,195	0,048
Got1-2	0,012	0,123	0,233	0,317
Got1-3	-0,012	-0,123	-0,233	-0,317
Idh1	-0,396	0,048	0,125	0,303
Idh4	0,396	-0,048	-0,125	-0,303
Mdh3	0,056	0,328	0,121	0,050
Mdh4	-0,056	-0,328	-0,121	-0,050
Sod2	0,025	-0,015	-0,054	0,179
Sod3	-0,025	0,015	0,054	-0,179

FÜGGELÉK 17. A genetikai minták származási helyei. A számok az adott évben adott populációból gyűjtött egyedek számát jelölik.
Tápnövény: c – *G. cruciata*.

Populáció	Körvidék	Tápnövény	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Bükk-fennsík	Bükk	c	-	-	-	10	-	19	18
Tohonya	Toh	c	30	43	22	38	37	35	42

FÜGGELÉK 18. A faktortér tengelyeit meghatározó allélok saját vektorai a főkomponens analízisben – Bükk-fennsík és Tohonya-völgy.

Allélok	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Acon1	0,003	0,067	0,041	-0,199
Acon3	0,204	-0,702	0,209	-0,181
Acon5	-0,105	0,364	-0,638	-0,140
Acon7	-0,103	0,270	0,388	0,521
Acph6	0,003	-0,009	0,009	0,000
Acph7	-0,035	-0,057	0,002	0,010
Acph8	0,032	0,065	-0,010	-0,010
Aox1	-0,077	-0,121	-0,226	-0,062
Aox2	0,088	-0,120	-0,113	0,316
Aox3	-0,010	0,241	0,338	-0,251
Est1	0,001	0,024	0,015	-0,070
Est2	-0,472	-0,117	0,031	0,299
Est3	0,470	0,092	-0,045	-0,228
Got1-1	-0,006	0,001	-0,005	0,007
Got1-2	0,006	-0,001	0,005	-0,007
Got2-2	0,026	0,115	0,021	0,008
Got2-5	-0,026	-0,115	-0,021	-0,008
Idh1	-0,475	-0,078	0,079	-0,295
Idh4	0,475	0,078	-0,079	0,295
Mdh3	-0,070	0,001	-0,033	-0,110
Mdh4	0,017	-0,227	-0,246	0,307
Mdh6	0,054	0,226	0,278	-0,197
Pgi3	-0,026	-0,060	-0,032	-0,016
Pgi6	0,026	0,060	0,032	0,016
Pgm2	-0,101	-0,129	-0,143	-0,049
Pgm5	0,049	0,122	0,194	0,041
Pgm6	0,052	0,008	-0,052	0,008

**A genetikai variabilitás szerkezete a *Maculineaalcon*-fajcsoport
(Lepidoptera: Lycaenidae) Kárpát-medencei populációiban**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a biológia tudományágban

Írta: Bereczki Judit okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Biológia Doktori Iskola
(Biodiverzitás programja) keretében

Témavezető: Dr. Pecsénye Katalin, Dr. Varga Zoltán

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:	Dr. Sipiczki Mátyás	
tagok:	Dr. Péntzes Zsolt	
	Dr. Rácz István András	

A doktori szigorlat időpontja: 2007. június 21.

Az értekezés bírálói:

Dr.	
Dr.	
Dr.	

A bírálóbizottság:

elnök:	Dr.	
tagok:	Dr.	
	Dr.	
	Dr.	
	Dr.	

Az értekezés védésének időpontja: