

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

Hangyaboglárka lepkék (Lepidoptera: Lycaenidae) térbeli
populációszerkezete és élőhelyhasználata
Population spatial structure and habitat use of large blue
butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae)

Kőrösi Ádám

Témavezető: Dr. Varga Zoltán DSc.



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2009

1. INTRODUCTION

Butterflies have become frequently used model species in biology, especially in population ecology (*e.g.* Boggs et al. 2003; Ehrlich & Hanski 2004). They have played a disproportionate role in the advance of metapopulation theory (*e.g.* Thomas & Hanski 1997), which is one of the most successful attempts in ecology to incorporate the effects of space into population processes explicitly. Uniquely among European butterflies, *Maculinea* species are obligate social parasites of *Myrmica* ants. This special life cycle has attracted the attention of many researchers (Settele et al. 2005), while the extinctions or rapid decline of their populations throughout W Europe made a lion of them and nowadays they are ‘flagship’ species for European nature conservation (Munguira & Martin 1999; Thomas & Settele 2004).

A huge amount of data has been collected and a sound knowledge base built up about the biological interactions between *Maculinea* butterflies, their food plants, host ants and parasitoids in the past decades (Thomas et al. 1998; Settele et al. 2005), but quite a few studies investigated the demographic processes in populations and the habitat use of adult butterflies. According to these studies, *Maculinea* butterflies do not form classical metapopulations, because they occupy almost all available food plant patches, local population sizes are stable and interpatch movements are quite rare (Nowicki et al. 2005, 2007). Thus no colonization-extinction dynamics occur in *Maculinea* populations and local population processes are supposed to have a major influence on long-term persistence of these species.

At the same time, several authors suggested that the biology of species and behaviour of individuals may have influence on metapopulation dynamics and thus should not be ignored, especially in species of great conservation concern (Caro 1999; Lindenmayer et al. 2003). Metapopulation theory is thought to be simplistic having some assumptions that are biologically unrealistic in many cases (Baguette 2004). For example, the patch vs. matrix view of the habitat considers habitat quality as a binary variable (0 or 1), although habitat quality is known to be a highly influential factor in the persistence of many butterfly species (Thomas et al. 2001). Furthermore, the spatial delineation of habitat patches can not be unambiguous for many butterflies, as their resources are not patchily distributed (Dennis et al. 2003, 2006). In addition, metapopulation models and a number of earlier studies assumed (but rarely tested) that butterflies’ movement follows a correlated random walk (both within and outside

habitat) (e.g. Odendaal et al. 1989; Schultz & Crone 2001; Ovaskainen 2004). However, some recent studies suggested that within-habitat movement of *Maculinea* species can be limited and butterflies may establish home ranges (Hovestadt & Nowicki 2005, 2008). Gathering information on the local population dynamics and within-habitat movement are very important to ensure the validity of population viability analyses (Baguette & Schtickzelle 2003). Therefore, we attempted to study the microdistribution, habitat use and movement pattern of adult *Maculinea* butterflies both at the level of single populations and at landscape scale. According to the phylogenetic analysis of Pech et al. (2004) and Fric et al. (2007) the generic name *Phengaris* Doherty, 1891 should be used for the Large Blue species. However, in the ecological and conservation biological publications the generic name *Maculinea* Van Eecke, 1915 is widely accepted and used. Therefore, I follow here for simplicity this most frequently used and established generic name.

2. AIMS AND QUESTIONS

2.1. Species-specific distribution of two sympatric *Maculinea* butterflies across different meadow edges

The scarce large blue (*M. teleius*) and the dusky large blue (*M. nausithous*) butterflies use the same food plant (*Sanguisorba officinalis*) and co-occur on marshy meadows in Hungary. These habitats are very often endangered by different human activities that result in their fragmentation. An important consequence of habitat fragmentation is the increase of edge habitats. Populations at the edges are exposed to changed biotic and environmental conditions partly influenced by the neighbouring habitat or association (Tscharnkte et al. 2002). This phenomenon is termed edge effect which may have impact on animals on different levels (individual, population, community) (Saunders et al. 1991). We aimed to study how edges affect the distribution of sympatric populations of two *Maculinea* species within meadow fragments at a landscape scale. We investigated the effects of distance from edge and edge type on the density of butterflies. Moreover, we tried to reveal the basis of the niche segregation of the two species which facilitates their long-term co-existence.

2.2. Different population structure and habitat use of two sympatric *Maculinea* butterflies at small spatial scale

We were interested in that niche segregation of the dusky large blue (*M. nausithous*) and the scarce large blue (*M. teleius*) could be detected on the scale of local populations or habitat patches embedded in a heterogeneous landscape. More specifically, we aimed to reveal whether and how the proximity of afforested meadow edges influence the microdistribution of the two species. Therefore, we examined the habitat use and movement pattern of sympatric populations of these butterflies within one small habitat fragment. An intensive mark–release–recapture sampling was carried out on an abandoned marshy meadow in the Órség National Park. The relationships between the distribution of butterflies and environmental variables were assessed to find species-specific patterns. Furthermore, we strived to relate the movement pattern with environmental variables and analyzed the distribution of butterflies' move length. In this way we managed to describe and explain the spatial population structure of both species.

2.3. Restricted within-habitat movement and time-constrained egg laying of female *Maculinea rebeli* butterflies

The movement of butterflies within habitat patches is usually assumed to be random, although few studies have shown this unambiguously (Kareiva & Shigesada 1983; Root & Kareiva 1984; Schtickzelle et al. 2007). Two contradictory hypotheses exist to explain the movement and distribution of adult *Maculinea* butterflies within patches. Firstly, due to the high spatial variance of survival rates of caterpillars, the 'risk-spreading' or 'bet-hedging' hypothesis predicts that females will tend to make linear flight paths to maximize their net displacement and scatter the eggs as widely as possible (Root & Kareiva 1984). Secondly, recent mark–release–recapture analyses suggest that within-patch displacement of some *Maculinea* species is constrained and that adults may establish home ranges (Hovestadt & Nowicki 2005, 2008). Moreover, there has been a strong debate on what factors influence the food plant selection for oviposition by female *Maculinea* butterflies. In particular, the presence of host ants beneath the food plant has major effect on the survival of caterpillars, but how this factor affects the food plant selection of butterflies has been evaluated inconsistently (Van Dyck et al. 2000; Thomas & Elmes 2001; Musche et al. 2006). Here we tried to test both hypotheses on the movement behaviour of

females by analysing the individual movement patterns and study their oviposition preferences by direct observations of egg-laying. We also investigated whether egg-laying is time constrained, which would enhance the trade-off between flying and egg-laying.

2.4. Effects of mowing on the population of the scarce large blue, its food plant and host ants in SW Hungary

Most species occurring in European landscapes are adapted to more or less intensive human land use. In Hungary, the long-term persistence of *Maculinea* butterflies inhabiting marshy meadows can be ensured by regular grazing or mowing, otherwise the habitats become overgrown by shrubs and invasive weeds, and finally afforested. However, very few studies have investigated the effects of grassland management on the persistence and abundance of *Maculinea* butterflies and their main resources (Grill et al. 2008). There are still several large (meta)populations of *M. alcon*, *M. nausithous* and *M. teleius* in the Órség National Park in W Hungary, where traditional animal husbandry and small-scale farming practice have almost disappeared in the last few decades. As a consequence, most meadows in this region are erratically mown or abandoned, which seriously endangers the populations of large blue butterflies. Abandonment may cause habitat loss, while inappropriate timing of mowing can seriously damage the populations by highly increasing larval mortality (Johst et al. 2006). In 2007, we started a long-term management experiment on marshy meadows in the Órség NP to find the most appropriate timing and frequency of mowing for the persistence (and possibly the growth) of *Maculinea* populations. We tested the effects of four different mowing regimes – which are supposed to be economically feasible – on the density of butterflies, their food plants and the frequency of their host ants. By involving more than one meadows we could account for the between-site variation as well. Our results are preliminary, as the analyses were based on a sampling in 2008 summer, which is a very short period for a management study.

3. MATERIAL AND METHODS

Study species

We studied three species of *Maculinea* butterfly. The xerophilous ecotype of *M. alcon* (denoted as *M. rebeli* in **Study III** and in references cited therein) occurs on dry calcareous grasslands in Hungary. It is on wings from mid-June to mid-July and uses the cross-leaved gentian *Gentiana cruciata*

(L.) as the main larval food plant. Caterpillars are hosted mainly by *Myrmica sabuleti*, *M. scabrinodis* and *M. schencki*, but occasionally by other *Myrmica* species as well (Tartally et al. 2008). Females lay single eggs on leaves and buds of the gentians. Caterpillars in the ant nest are fed by workers through trophallaxis ('cuckoo-feeding') (Elmes et al. 1991).

Maculinea nausithous (Bergsträsser, 1779) and *M. teleius* (Bergsträsser, 1779) both occupy marshy meadows, where their food plant, the great burnet (*Sanguisorba officinalis*) is abundant. However, *M. nausithous* has a restricted distribution in Hungary occurring in the Transdanubia only. Adult butterflies oviposit in the flowerheads of the food plant where caterpillars feed on the seeds for 2–3 weeks (Thomas 1984). Thereafter, caterpillars descend to the ground and await adoption by host ant workers, which carry them into their nest where caterpillars predate on the ant brood. In Hungary, *Myrmica rubra* is the only known host ant of *M. nausithous*, while the primary host ant of *M. teleius* is *Myrmica scabrinodis*, although four additional ant species are recorded as its host (*M. gallienii*, *M. rubra*, *M. salina*, *M. speciooides*) (Tartally & Varga 2008). In our study area, the flight period of the two butterflies overlaps (from early July to late August).

Study sites

Our field studies were carried out in two regions in Hungary. Study area of **study III** was located at Vérteskozma in the Vértes Mountains in Central Hungary (Duna-Ipoly National Park, 47°26' N; 18°25' E; 365 m a.s.l.) Sampling was conducted on a section of grassland meadow (~0.8 ha) on the fringe of an oak-hornbeam forest. The meadow was surrounded by pine plantation on three sides and a native oak forest on the fourth. The site had been abandoned for a long time and become overgrown by some saplings and scrubs.

Study I, II and **IV** were carried out in the Órség National Park in Western Hungary. Site of **study II** was at Kercaszomor in the Kerca stream valley (46°46' N; 16°18' E; 240 m a.s.l.). It was a piece of a marshy meadow in a mosaic landscape. Approximately half of the study site had been abandoned since 1995, while the other half had been mown erratically and seemed unsuitable for the butterflies in the sampling period and therefore was not sampled. In the abandoned part of the meadow, apart from a few patches of sedges (*Carex* spp.), willow shrubs (*Salix* spp.) and invasive weeds (*Solidago* spp.), the common food plant (*Sanguisorba officinalis*) of the two study species was growing at high densities in distinct patches providing suitable habitat for both butterflies. We designated 22

spatial units of different size and shape for sampling in these parts of the meadow, which was otherwise surrounded by mixed deciduous forests. **Study I** and **IV** were conducted in the Szentgyörgyvölgyi stream valley at Velemér (46°44' N; 16°21' E; 204 m a.s.l.) and Magyarszombatfa (46°45' N; 16°19' E; 210 m a.s.l.) The area of the valley along the stream was characterized by meadows and croplands disrupted by small roads. Directly next to the stream there was a dense alder tree strip. According to the traditional farmland practice the first mowing of the year was in May and the second in late August or early September and it took place at a small spatial scale. Nowadays most meadows are mown once a year or every second or third year and there is no control on the timing of management during the season.

Sampling methods

We applied three main methods for sampling *Maculinea* populations: (i) mark-release-recapture (MRR), (ii) transect counts and (iii) tracking of individual butterflies. MRR sampling was carried out in studies **II**, **III** and **IV** to estimate survival rate, average lifespan, population size or sex ratio and to characterize population dynamics within the flight season. Moreover, by locating the position of each capture event we were able to analyze the spatial distribution and within-habitat movement pattern of butterflies (**Study II**). Butterflies were captured by net and, after the determination of sex and species, they were marked on the underside of hindwings with an unique identity code using fine-tipped waterproof pen. Specimens were released immediately thereafter. Date, time and location of captures were registered. This marking method is widely used and known to have no effect on the behaviour and survival of butterflies. Sampling was performed as weather permitted (under warm, sunny and calm conditions). We paid attention to keeping the number of field workers constant in order to standardise the sampling effort. In **Study IV**, the sampling sites on each of four meadows were divided into four strips of equal area according to the management regimes tested. The four regimes involved mowing in May, mowing in September, mowing in May and in September, and there was an unmown type for control. Each strip was divided into 20×20 m squares within which 10×10 m squares were laid down. Butterfly density was sampled in the 20×20 m squares, while food plant quantity and host ant frequency were sampled in the smaller quadrats. Butterflies were sampled by MRR method: 5 minutes were spent in each square by one person engaged with capturing and marking butterflies. The number of food plant

flowerheads was counted, while host ants were sampled on four baits within the 10×10 m squares.

Transect counts were used in **Study I**, where we designated four (two pairs) 50 m long and 5 m wide transects on each of 10 meadows. One transect pair was situated at the so-called tree edge: one transect directly next to the trees and the other one 15 m further inside of the meadow parallel to the edge transect. Another transect pair was laid down in the same way at the so-called road edge next to a narrow paved or unpaved road with no trees or bushes and very low traffic. The number of butterflies was detected by walking along the transects once every day during the peak of flight period (August 2006). Field workers walked along the transects with a standard velocity (2 min per transect) and counted the number of butterflies while taking care not to count any individual more than once. Sampling was carried out on sunny days without strong winds, from 9:00 a.m. until 4:00 p.m. At each transect count we also measured air temperature, air humidity and wind speed. Blooming shoots of the food plant were counted once on each transect in a 1 m wide strip.

In **Study III**, we tracked 30 randomly chosen females (June–July 2005). Each landing point of the butterflies was marked and their behaviour was recorded in details. At the end of the observations butterflies were captured, marked and released to avoid their repeated sampling and the distance and direction between consecutive landing points were measured. The number of eggs laid by the females during the observation was also recorded. At the same time a MRR sampling was carried out to estimate female survival rate. Finally, we dissected four freshly eclosed virgin females to assess their potential egg load.

Data analysis

Generalized linear mixed models provide a flexible approach for analyzing nonnormal data that involve random effects, which are frequently obtained in ecological studies. Nonnormal data often come from count data (such as transect counts) that should be handled by using link functions and exponential family (*e.g.* normal, Poisson or binomial) distributions (Bolker et al. 2009). If we have a hierarchical sampling design, random effects may encompass the variation within and among the different levels. We applied this method in all studies.

In **Study II**, spatial distribution of butterflies and environmental variables were characterized by Moran's I index of spatial autocorrelation (Moran 1948). GLM methods were used to model the relationship between

the density, abundance and emigration rate of butterflies as response variables and environmental explanatory variables.

Movement data were obtained by different sampling methods and had different structure. In **Study II**, each recapture was considered as a move which could be characterized by a length and duration. As very few individuals were recaptured many (>10) times, only an explorative analysis of the distribution of move lengths was possible (for a thorough protocol see Hovestadt & Nowicki 2008). On the other hand, in tracking studies (**Study III**) high number of moves (15–30) were recorded for each butterfly, albeit fewer individuals were sampled. Flight paths can be approximated by a series of connected straight line moves between the consecutive landing points. Analysis was based on the random walk approach, which assumes that consecutive move lengths and turning angles are not correlated. The test of the random walk model involves special simulation techniques and is usually done on a case-by-case basis (*e.g.* Turchin 1998).

4. RESULTS AND DISCUSSION

4.1. Habitat use and distribution of two sympatric *Maculinea* butterflies at landscape scale and within a single population (Studies I and II)

In the landscape scale study (**Study I**), we found a contrasting effect of edge type on *M. nausithous* and *M. teleius*. The density of *M. teleius* was higher in road transects than in tree transects, while *M. nausithous* was more prevalent in tree transects, where air humidity was higher and wind speed was lower. Edge effect was significant for *M. nausithous* only, which was found in higher densities at edge transects than at interior ones. Both the edge type and the distance from edge affected the food plant density which was highest at road interiors and lowest at tree edges. In **Study II**, the habitat use of butterflies was studied within a single habitat fragment. We found the density of *M. nausithous* significantly positively autocorrelated, while *M. teleius* was more evenly distributed. The proportion of afforested unit edge had a positive effect on *M. nausithous* density, while it affected the abundance of *M. teleius* negatively. There was a significant negative density–area relationship for *M. nausithous*. The emigration rate of *M. teleius* was negatively influenced by the area of sampling units, the extent of afforested edges and the density of butterflies. Proportion of males had a positive effect on the emigration rate of both males and females. Mean move length was unexpectedly small for both species and we rarely found any movement above 200 m. Females were significantly more mobile than

males, but we found no differences between the mean move length of the two species.

These results clearly proved that microdistribution and habitat use were different for the two species both at single patch and at landscape scale. This may be a consequence of that the primary resource (the host ant) of the two species is different, which otherwise allows their stable co-existence. The only host ant of *M. nausithous* (*Myrmica rubra*) prefers the coolest and most humid microclimate and it is the predominant ant species on afforested edges of meadows. Thus the preference of *M. nausithous* for these edges is adaptive, since there the host ant–food plant coincidence is higher than elsewhere. On the other hand, *M. teleius* uses several *Myrmica* species as hosts and this butterfly primarily occupied the meadow interiors, where ant communities usually consist of more species. In addition, we demonstrated several phenomena in **Study II** (negative density–area relationship, sex-biased movement, aggregated distribution and restricted movement) which had been known previously from studies on butterfly metapopulations at landscape scale. Moreover, we provided some arguments to change the prevailing patch vs. matrix view of habitat and supported the use of a resource-based concept for habitat definition (Dennis et al. 2003, 2006).

4.2. Restricted within-habitat movement and time-constrained egg laying of female *Maculinea rebeli* butterflies (Study III)

We found that butterflies' movement was restricted as the maximum net displacement from the starting point was (on average) <20 m. The random walk model was inappropriate for characterizing the movement pattern as it overestimated the net displacement. All approaches applied in our analyses suggested that female *M. rebeli* butterflies may have established home ranges (on average 325 m²). However, it did not disprove the risk-spreading hypothesis, because we revealed that such small home ranges can be sufficient for the females to spread all of their eggs and reduce the competition between their siblings. We estimated the egg-laying rate (~5 eggs/hour) and the average lifespan (~2.5 day) of females and calculated that an average female can lay approximately 100 eggs during her lifespan, which was much lower than the mean egg load found in dissected females (~375 eggs). Thus, the egg-laying of *M. rebeli* is probably time-constrained, which may be another reason for the restricted movement: flying is costly as it needs energy and time effort but the benefits are uncertain, because the females can not predict the survival of the offsprings. This may be the explanation for that we did not find any clear oviposition preferences of

females, since choosy oviposition would be (time) costly and the benefits are questionable (Doak et al. 2006). Finally, the presence of host ants beneath the food plants had no effect on the probability of egg-laying.

4.3. Effects of mowing on the population of the scarce large blue, its food plant and host ants in SW Hungary (Study IV)

When we tested the effects of four different mowing types on the density of *Maculinea teleius*, its food plant and host ants, we found that higher mowing intensity increased the density of butterflies and food plants, but it had a negative effect on the frequency of host ants. We suppose that there is an apparent competition between food plant and host ants as food plants transmit the parasitic caterpillars to the ant nests, which are seriously damaged by the parasitism. Its consequence is that those areas, which are less favourable for the food plant and for egg-laying females may serve as refugia for the host ants (Elmes et al. 1996; Thomas et al. 1997). Alternatively, intensive mowing may change the microclimatic conditions in a manner which is unfavourable for *Myrmica* ants. These results suggest that future management schemes should take into consideration that long-term persistence of *Maculinea* butterflies is most likely in a mosaic-like habitat complex. However, we found remarkable differences between the meadows regarding the food plant and host ant density, which highlights that conservation planning of *Maculinea* butterflies should be performed on a case-by-case basis (Mouquet et al. 2005).

5. ACKNOWLEDGEMENT

First, I would like to thank my family (especially my wife Ágnes and my daughter Luca) for their patience, love and understanding of my frequent absence due to field work. I am indebted to my supervisor, Prof Zoltán Varga whose lectures and advises have governed my scientific interest for many years. I am very grateful to László Peregovits, who helped me enormously in the beginning of my scientific career: he gave me ideas and perspectives, provided a solid financial base for my work, encouraged and inspired me to apply new methodologies and instructed me in many scientific activities. I also thank my colleagues and co-authors for their cooperation, namely Noémi Örvössy, Péter Batáry and Szilvia Kövér. I appreciate the efforts of several people who helped us in the field work, their names are mentioned in the acknowledgement of respective papers. The Órség National Park Directorate was very cooperative, I am especially

grateful to István Szentirmai for his assistance. Finally, I am indebted to Prof László Papp, who currently provides a secure background for my work.

6. REFERENCES

- Baguette, M. (2004) The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* **5**: 213–224.
- Baguette, M., Schtickzelle, N. (2003) Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* **40**: 404–412.
- Boggs, C.L., Watt, W.B., Ehrlich, P.R. (2003) *Butterflies – ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* in press.
- Caro, T. (1999) The behaviour–conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 366–369.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., Van Dyck, H. (2003) Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* **102**: 417–426.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., Van Dyck, H. (2006) Habitats and resources: the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity and Conservation* **15**: 1943–1966.
- Doak, P., Kareiva, P., Kingsolver, J. (2006) Fitness consequences of choosy oviposition for a time-limited butterfly. *Ecology* **87**: 395–408.
- Ehrlich, P.R., Hanski, I. (2004) *On the wings of checkerspots: a model system for population biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Elmes, G.W., Thomas, J.A., Wardlaw, J.C. (1991) 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., Clarke, R.T., Thomas, J.A., Hochberg, M.E. (1996) Empirical tests of specific predictions made from a spatial model of the

- population dynamics of *Maculinea rebeli*, a parasitic butterfly of red ant colonies. *Acta Oecologica* **17**: 61–80.
- Fric, Z., Wahlberg, N., Pech, P., Zrzavy, J. (2007) Phylogeny and classification of the *Phengaris–Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concept. *Systematic Entomology* **32**: 558–567.
- Grill, A., Cleary, D.F.R., Stettmer, C., Bräu, M., Settele, J. (2008) A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* **12**: 617–627.
- Hovestadt, T., Nowicki, P. (2005) Within-patch movement limitation in two species of *Maculinea* butterflies? Analysis of MRR data using randomisation procedures. 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, p. 122.
- Hovestadt, T., Nowicki, P. (2008) Investigating movement within irregularly shaped patches: analysis of mark–release–recapture data using randomization procedures. *Israel Journal of Ecology and Evolution* **54**: 137–154.
- Johst, K., Drechsler, M., Thomas, J.A., Settele, J. (2006) Influence of mowing on the persistence of two large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology* **43**: 333–342.
- Kareiva, P.M., Shigesada, N. (1983) Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* **56**: 234–238.
- Lindenmayer, D.B., Possingham, H.P., Lacy, R.C., McCarthy, M.A., Pope, M.L. (2003) How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters* **6**: 41–47.
- Moran, P.A.P. (1948) The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society B*, *10*, 243–251.
- Mouquet, N., Belrose, V., Thomas, J.A., Elmes, G.W., Clarke, R.T., Hochberg, M.E. (2005) Conserving community modules: a case study of the endangered lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. *Ecology* **86**: 3160–3173.
- Munguira, M.L., Martin, J. (1999) *Action plan for Maculinea butterflies in Europe*. Council of Europe, Strasbourg, Germany.
- Musche, M., Anton, C., Worgan, A., Settele, J. (2006) No experimental evidence for host ant related oviposition in a parasitic butterfly. *Journal of Insect Behavior* **19**: 631–643.

- Nowicki, P., Pepkowska, A., Kudlek, J., Skórka, P., Witek, M., Settele, J., Woyciechowski, M. (2007) From metapopulation theory to conservation recommendations: lessons from spatial occurrence and abundance patterns of *Maculinea* butterflies. *Biological Conservation* **140**: 119–129.
- Nowicki, P., Witek, M., Skórka, P., Settele, J., Woyciechowski, M. (2005) Population ecology of the endangered butterflies *Maculinea teleius* and *M. nausithous* and the implications for conservation. *Population Ecology* **47**: 193–202.
- Odendaal, F.J., Turchin, P., Stermitz, F.R. (1989) Influence of host-plant density and male harassment on the distribution of female *Euphydryas anicia* (Nymphalidae). *Oecologia* **78**: 283–288.
- Ovaskainen, O. (2004) Habitat-specific movement parameters estimated using mark-recapture data and a diffusion model. *Ecology* **85**: 242–257.
- Pech, P., Fric, Z., Konvička, M., Zrzavy, J. (2004) Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics* **20**: 362–375.
- Root, R.B., Kareiva, P.M. (1984) The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology* **65**: 147–165.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18–32.
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Van Dyck, H., Baguette, M. (2007) Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology* **7**. doi: 10.1186/1471-2148-7-4
- Schultz, C.B., Crone, E.E. (2001) Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology* **82**: 1879–1892.
- Settele, J., Kühn, E., Thomas, J.A. (2005) *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.
- Tartally, A., Varga, Z. (2008) Host ant use of *Maculinea teleius* in the Carpathian Basin (Lepidoptera: Lycaenidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **54**: 257–268.
- Tartally, A., Nash, D.R., Lengyel, S., Varga, Z. (2008) Patterns of host ant use by sympatric populations of *Maculinea alcon* and ‘*M. rebeli*’ in the Carpathian Basin. *Insectes Sociaux* **55**: 370–381.

- Thomas, C.D., Hanski, I. (1997) Butterfly metapopulations. In: Hanski, I., Gilpin, M.E. (eds) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego, pp. 359–386.
- Thomas, J.A. (1984) The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. *Biological Conservation* **28**: 325–347.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W. (2001) Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explain oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society London Series B* **268**: 471–477.
- Thomas, J.A., Settele, J. (2004) Evolutionary biology: butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283–284.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., Curtis, R., Goodger, B. (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society London Series B* **268**: 1791–1796.
- Thomas, J.A., Clarke, R.T., Elmes, G.W., Hochberg, M.E. (1998) Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae). In: Dempster, J.P., McLean, I.F.G. (eds) *Insect population dynamics: in theory and practice. Symposia of the Royal Entomological Society* **19**: 261–290. Chapman & Hall, London.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W., Clarke, R.T., Kim, K.G., Munguira, M.L., Hochberg, M.E. (1997) Field evidence and model predictions of butterfly-mediated apparent competition between Gentian plants and red ants. *Acta Oecologica* **18**: 671–684.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C. (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research* **17**: 229–239.
- Turchin, P. (1998) *Quantitative analysis of movement*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Van Dyck, H., Oostermeijer, J.G.B., Talloen, W., Feenstra, V., Van der Hidde, A., Wynhoff, I. (2000) Does the presence of host ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *Proceedings of the Royal Society London Series B* **267**: 861–866.

LIST OF PUBLICATIONS

Publications and manuscripts included in the thesis

- Batáry, P., **Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Kövér, S., Peregovits, L. (2009) Species-specific distribution of two sympatric *Maculinea* butterflies across different meadow edges. *Journal of Insect Conservation* **13**: 223–230. IF: 1,838.
- Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Batáry, P., Harnos, A., Peregovits, L. (in review) Different population structure and habitat use of two sympatric *Maculinea* butterflies at small spatial scale. Submitted in *Journal of Insect Conservation*.
- Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S., Peregovits, L. (2008) Restricted within-habitat movement and time-constrained egg laying of female *Maculinea rebeli* butterflies. *Oecologia* **156**: 455–464. IF: 3,008.
- Kőrösi, Á.**, Szentirmai, I., Örvössy, N., Kövér, S., Batáry, P., Peregovits, L. (in press). Effects of mowing on populations of the scarce large blue butterfly (*Maculinea teleius*) in SW Hungary. *Természetvédelmi Közlemények* [in Hungarian].

Related publications

- Batáry, P., Örvössy, N., **Kőrösi, Á.**, Vályi-Nagy, M., Peregovits, L. (2007) Microhabitat preferences of *Maculinea teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) in a mosaic landscape. *European Journal of Entomology* **104**: 731–736. IF: 0.734.
- Kőrösi, Á.**, Kassai, F., Peregovits, L. (2004) Egy védett hangyaboglárlka, a *Maculinea teleius* populációdinamikai vizsgálata a Szigetközben. *Természetvédelmi Közlemények* **11**: 337–348.
- Kőrösi, Á.**, Peregovits, L., Kis, J., Szabó, A., Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S. (2007) Viselkedéskölögi vizsgálatok nappali lepkéken. In: Forró, L. (ed.) *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 221-230.
- Örvössy, N., **Kőrösi, Á.**, Batáry, P., Vozár, Á., Kövér, S., Peregovits, L. (2007) Védett lepkéfajok élőhelyhasználata. In: Forró, L. (ed.) *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 231-240.

Talks and posters

- Batáry, P., **Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Kövér, S., Peregovits, L. (2007) Study of edge effect on two sympatric *Maculinea* butterflies. (poster) Monitoring the Effectiveness of Nature Conservation, Birmensdorf, Switzerland, 3–7 September 2007.
- Batáry, P., **Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Kövér, S., Peregovits, L. (2007) Szélihatás két szimpatikus, lápréti hangyaboglárka fajon. (poster) 3. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, Hungary, 5–6 March 2007 [in Hungarian].
- Batáry, P., **Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Kövér, S., Peregovits, L. (2007) Within habitat niche segregation of two sympatric *Maculinea* butterflies. (talk) Fauna Pannonica 2007, Kecskemét, Hungary, 29 November – 1 December 2007.
- Batáry, P., **Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Kövér, S., Peregovits, L. (2009) Mixed effects of different edge types on two sympatric *Maculinea* butterflies. (poster) Meeting of German Society for General and Applied Entomology, Göttingen, Germany, February 2009.
- Kassai, F., **Kőrösi, Á.**, Peregovits, L., Örvössy, N., Vozár, Á., Barabás, L. (2004) Annual and spatial variations in population structure – a case study of *Maculinea alcon* and *Maculinea teleius*. (poster) 2nd meeting of MacMan, Budapest, Hungary, January 2004.
- Kőrösi, Á.** (2004) Analysis of within-habitat patch movement of some *Maculinea* species. (talk) 'MacMan' Mid-term Meeting, Budapest, Hungary, 19–23 January 2004.
- Kőrösi, Á.** (2005) Egg-laying behaviour of *Maculinea rebeli* Hirschke, 1904. (talk) *Ecology and Conservation of European Butterflies*, Leipzig, Germany, 5–9 December 2005.
- Kőrösi, Á.** (2005) Habitat-use of wetland *Maculinea* species – a case study. (talk) 3rd meeting of 'MacMan', Laufen, Germany, 24–27 January 2005.
- Kőrösi, Á.**, Kis, J., Örvössy, N., Peregovits, L. (2007) A *Maculinea rebeli* tojásrakásának vizsgálata: mintázat és mechanizmus. (poster) 3. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, Hungary, 5–6 March 2007 [in Hungarian].
- Kőrösi, Á.**, Kis, J., Örvössy, N., Peregovits, L. (2007) Egg-laying preferences of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon*: pattern- and process-based approaches. (talk) *Fauna Pannonica 2007*, Kecskemét, Hungary, 29 November – 1 December 2007.

- Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S., Peregovits, L. (2006) Non-random within-habitat movement of *Maculinea rebeli* butterflies in Hungary. (poster) *Annual Meeting of the British Ecological Society*, Oxford, UK, 3–6 September 2006.
- Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S., Peregovits, L. (2007) Habitat use by *Maculinea* butterflies in Hungary. (invited talk) *5th International Conference on the Biology of Butterflies*, Rome, Italy, 2–7 July 2007.
- Kőrösi, Á.**, Örvössy, N., Vozár, Á., Gergely, V., Peregovits, L. (2006) Contrasting habitat-use of two sympatric *Maculinea* species – some aspects of niche-segregation. (poster) *I. European Congress of Conservation Biology*, Eger, Hungary, 22–26 August 2006.
- Kőrösi, Á.**, Peregovits, L., Örvössy, N., Vozár, Á., Kassai, F. (2005) Studying the spatial structure of *Maculinea arion ligurica*. (poster) *Ecology and Conservation of European Butterflies*, Leipzig, Germany, 5–9 December 2005.
- Kőrösi, Á.**, Szentirmai, I., Örvössy, N., Kövér, S., Batáry, P., Peregovits, L. (2008): A kaszálás hatásának vizsgálata a vérfű hangyaboglárka (*Maculinea teleius*) populációira – egy kezelési kísérlet első tapasztalatai. (poster) „*Molekuláktól a globális folyamatokig*” – *V. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia*, Nyíregyháza, Hungary, 3–6 November 2008 [in Hungarian].
- Örvössy, N., Batáry, P., Vozár, Á., **Kőrösi, Á.**, Peregovits, L. (2005) Habitat use and effect of habitat management on *Maculinea teleius*. (poster) *Ecology and Conservation of European Butterflies*, Leipzig, Germany, 5–9 December 2005.
- Örvössy, N., **Kőrösi, Á.**, Batáry, P., Peregovits, L. (2007) Influence of habitat quality and landscape structure on the distribution of *Maculinea teleius* and *Maculinea nausithous*. (talk) *IALE World Congress*, Wageningen, The Netherlands, 8–12 July 2007.
- Örvössy, N., **Kőrösi, Á.**, Batáry, P., Peregovits, L. (2007) A kaszálás szerepe őrési gyepterületeken két *Maculinea* faj denzitásának alakulásában. (talk) *IV. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia*, Tokaj, Hungary, 29–31 March 2007 [in Hungarian].
- Peregovits, L., **Kőrösi, Á.**, Kassai, F. (2004) *Maculinea* populációk és tápnövényeik térbeli denzitásmintázatának vizsgálata. (poster) *2. Szünzoológiai Szimpózium*, Budapest, Hungary, 8–9 March 2004 [in Hungarian].

1. BEVEZETÉS

A nappali lepkék a biológia számos területén váltak intenzíven kutatott modell fajokká, mint például az evolúciobiológiában és a populáció-ökológiában (pl. Boggs és mtsai. 2003; Ehrlich és Hanski 2004). Kiemelkedő szerepet játszottak a metapopulációs elmélet fejlődésében (Thomas és Hanski 1997), amely az egyik legsikeresebb próbálkozás a térbeliségnek az ökológiai folyamatokba történő bevonására. A hangyaboglárkák (*Maculinea* spp.) – az európai nappali lepkék között egyedülálló módon – obligát szociális parazitái bizonyos *Myrmica* hangya fajoknak. Különleges életmenetük a tudományos érdeklődés homlokterébe helyezte őket (Settele és mtsai. 2005), míg a Nyugat-Európában tapasztalt kihalásaik illetve állománycsökkenéseik rájuk irányították a természetvédelem figyelmét és mára Európa-szerte a természetvédelem „zászlóshajó” fajaiává váltak (Munguira és Martin 1999; Thomas és Settele 2004).

Az utóbbi évtizedek során nagy tudásanyag halmozódott fel a hangyaboglárkák és tápnövényeik, hangyagazdáik, valamint parazitoidjaik közötti biológiai kölcsönhatásokról (Thomas és mtsai. 1998; Settele és mtsai. 2005), de viszonylag kevés vizsgálat irányult a populációk demográfiai folyamataira, illetve az imágók élőhely-használatára. Ez utóbbi vizsgálatok szerint a *Maculinea* lepkék nem alkotnak klasszikus értelemben vett metapopulációkat, hiszen előfordulási helyeiken gyakorlatilag az összes tápnövényfoltot elfoglalják, a helyi populációk mérete stabil és a foltok közötti mozgás viszonylag ritka (Nowicki és mtsai. 2005, 2007). Így nem alakulhat ki valódi extinkciós–kolonizációs dinamika és a helyi populációs folyamatok feltehetően nagy hatással vannak a hangyaboglárkák hosszú távú fennmaradására.

Ugyancsak az elmúlt évtizedekben jutott számos kutató arra a felismerésre, hogy a fajok biológiája és az egyedek viselkedése befolyásolhatja a metapopulációk dinamikáját, ezért a természetvédelmi szempontból jelentős fajoknál ennek vizsgálatára különös figyelmet kellene fordítani (Caro 1999; Lindenmayer és mtsai. 2003). Emellett a metapopulációs elméletet sokan túlságosan leegyszerűsítőnek tartják, ami olyan feltételek mellett működik csupán, melyek sok esetben biológiailag megalapozatlanok (Baguette 2004). Az élőhelyfolt vs. mátrix szemléletben például az élőhely minősége egy bináris változó, holott számos lepkefaj túlélése szempontjából az élőhelyfoltok minősége meghatározó (Thomas és mtsai. 2001). Továbbá az élőhelyfoltok térbeli lehatárolása sok esetben nem egyértelmű, mivel a források eloszlása nem foltszerű (Dennis és mtsai.

2003, 2006). A metapopulációs modellekben és néhány korábbi terepi vizsgálatban a lepkék mozgását mind az élőhelyeken belül, mind a foltok között véletlenszerűnek feltételezték, de e feltétel teljesülését nem minden esetben ellenőrizték (pl. Odendaal és mtsai. 1989; Schultz és Crone 2001; Ovaskainen 2004). Ugyanakkor újabb vizsgálatok szerint a *Maculinea* lepkék élőhelyfolton belüli mozgása korlátozott és a lepkék feltehetően mozgáskörzetet tartanak (Hovestadt és Nowicki 2005, 2008). Végül a helyi populációk dinamikájáról és a lepkék élőhelyeken belüli mozgásáról gyűjtött információk biztosíthatják, hogy a populáció életképességi elemzések (PVA) érvényessége és megbízhatósága megfelelő legyen (Baguette és Schtickzelle 2003). Ezért kutatásaink során elsősorban a *Maculinea* lepkék imágóinak eloszlását, élőhelyhasználatát és mozgásmintázatát kívántuk vizsgálni mind tájléptéken, mind pedig az egyes populációk szintjén.

2. KÉRDÉSEK, CÉLKITŰZÉSEK

2.1. Két együttesen előforduló hangyaboglárka faj eloszlása az őrségi kaszálórétek különböző szegélyeiben

A vérfű hangyaboglárka (*M. teleius*) és a sötétaljú hangyaboglárka (*M. nausithous*) hernyói ugyanazt a tápnövényt fogyasztják (őszi vérfű, *Sanguisorba officinalis*) és a két faj Magyarországon együttesen fordul elő számos nedves kaszálóréten. Élőhelyüket gyakran veszélyezteti a különféle emberi tevékenységek nyomán fellépő fragmentáció. Az élőhelyek feldarabolódásának egyik fontos következménye a szegély-élőhelyek arányának növekedése. A szegélyekben a populációk megváltozott biotikus és környezeti hatásoknak vannak kitéve, melyeket részben a szomszédos élőhelyek illetve társulások idéznek elő (Tscharntke és mtsai. 2002). Ez a szegélyhatásnak nevezett jelenség különböző szinteken (egyedi, populációs, közösségi) lehet befolyással az állatokra (Saunders és mtsai. 1991). Vizsgálatunkban azt próbáltuk megállapítani, hogy tájléptéken nézve a szegélyek milyen hatással vannak a két hangyaboglárka faj eloszlására különböző élőhely-fragmentumokban. A szegélyek típusának és a szegélytől való távolságnak a hatását vizsgáltuk a lepkék denzitására nézve az Őrségi Nemzeti Park területén. Emellett megpróbáltuk felderíteni a két faj niche-elkülönülésének alapjait, ami lehetővé teszi tartós együttes előfordulásukat.

2.2. Két együttesen előforduló hangyaboglárka eltérő eloszlásának és élőhelyhasználatának vizsgálata kis térléptéken

Vizsgálatunkban azt próbáltuk meg kideríteni, hogy a vérfű hangyaboglárka (*M. teleius*) és a sötétaljú hangyaboglárka (*M. nausithous*) niche-elkülönülése felfedezhető-e a helyi populációk szintjén. Ezért egy adott élőhelyfragmentumon belül vizsgáltuk a két faj populációiban az imágók élőhelyhasználatát és mozgásmintázatát. Az Őrségi Nemzeti Park területén egy felhagyott nedves kaszálórétén végeztünk intenzív jelölés-visszafogásos mintavételt. A lepkék eloszlása és különböző környezeti változók közötti kapcsolatok elemzésével próbáltunk meg fajspecifikus mintázatokat találni. Mivel korábbi vizsgálatokban azt tapasztaltuk, hogy a *M. nausithous* leginkább az erdős szegélyek közelségét kedveli, ezért ebben a tanulmányban különös figyelmet szenteltünk annak megállapítására, hogy az erdős szegélyek aránya milyen hatással van a két lepkefaj eloszlására. Ezen túlmenően elemeztük a környezeti változók hatását a lepkék mozgásmintázatára. Ily módon sikerült leírunk mindkét faj térbeli populációszerkezetét és magyarázatot adnunk a különbségekre.

2.3. A *Maculinea rebeli* nőstények élőhelyfolton belüli korlátozott mozgása és idő-limitált tojásrakása

A lepkék élőhelyfolton belüli mozgását általában véletlenszerűnek feltételezik, bár ezt csupán néhány vizsgálat tudta eddig egyértelműen bizonyítani (Kareiva és Shigesada 1983; Root és Kareiva 1984; Schtickzelle és mtsai. 2007). A *Maculinea* lepkék élőhelyfolton belüli mozgásmintázatának prediktálására két alternatív hipotézis létezik. Egyrészt, a hernyók túlélésének magas térbeli varianciájából kiindulva a „kockázatmegosztó” hipotézis jóslata szerint a nőstények egyenes vonalú mozgást fognak végezni, hogy maximalizálják a bejárt területet, amelyen a tojásaikat szétszórják (Root és Kareiva 1984). Másrészt viszont újabb jelölés-visszafogás vizsgálatok alapján bizonyos *Maculinea* fajok élőhelyfolton belüli mozgása korlátozott és az imágók feltehetően mozgáskörzetet tartanak (Hovestadt és Nowicki 2005, 2008). Emellett éles vita folyt korábban arról, hogy milyen faktorok vannak hatással a hangyaboglárkák tojásrakóhely kiválasztására. A gazda hangyák jelenléte a tápnövény közelében különösen fontos a hernyók túlélésében, de ennek a faktornak a hatása a lepkék tojásrakóhely választására nem egyértelmű (Van Dyck és mtsai. 2000; Thomas és Elmes 2001; Musche és mtsai. 2006). Jelen vizsgálatban a nőstények nyomon követésével megpróbáltuk tesztelni

mindkét hipotézisnek a mozgásmintázatra vonatkozó jóslatait, továbbá a tojásrakás közvetlen megfigyelésével igyekeztünk megállapítani a nőstények tojásrakási preferenciáit. Azt is vizsgáltuk, hogy vajon a nőstények tojásrakása időlimitált-e, ami a repülés és a tojásrakás közötti csereviszonyt hangsúlyosabbá tehetné.

2.4. A kaszálás hatása a vérfű hangyaboglárka populációjára, tápnövényére és gazda hangyáira az Őrségben

Az Európában előforduló fajok túlnyomó része olyan környezethez alkalmazkodott, amelyeket kisebb-nagyobb mértékű emberi tájhasználat jellemez. Európában a nedves kaszálóréteken élő *Maculinea* fajok hosszú távú fennmaradását a rendszeres legeltetés vagy kaszálás biztosíthatja, ennek hiányában az élőhelyeken cserjék, invazív gyomfajok jelennek meg és végül beerdősülnek. Mindazonáltal nagyon kevés vizsgálat foglalkozott a gyepkezelés hatásaival a *Maculinea* lepkék és legfontosabb forrásaik fennmaradására, abundanciájára (Grill és mtsai. 2008). Az Őrségi Nemzeti Park területén napjainkban is még számos nagy populációja él három hangyaboglárka fajnak (*M. alcon*, *M. nausithous* és *M. teleius*), ám az elmúlt néhány évtizedben a hagyományos állattartás és a kisparaszti gazdálkodás majdnem teljesen eltűnt. Ennek következtében a kaszálórétek nagy részét felhagyták, vagy rendszertelenül kezelik, ami komolyan veszélyezteti a hangyaboglárka populációkat. A kezelés elhagyása ugyanis az élőhelyek megszűnését eredményezi, míg a nem megfelelő időpontban végzett kaszálás a hernyók mortalitásának növelésével jelentősen károsíthatja a populációkat (Johst és mtsai. 2006). 2007-ben egy hosszú távú élőhelykezelési kísérletbe kezdtünk az Őrségi Nemzeti Park néhány nedves kaszálórétjén, hogy a vérfű hangyaboglárka populációk fennmaradását (és növekedését) leginkább elősegítő kaszálási típust megtaláljuk. Négy, gazdasági szempontból is reális kaszálási típus hatását teszteltük a lepkék és tápnövényük denzitására, valamint gazda hangyáik gyakoriságára nézve. A vizsgálatot több réten végeztük, így a rétek közötti varianciát is figyelembe tudtuk venni. Mivel az elemzések a 2008 nyarán végzett mintavétel adatain alapulnak és két év nem elég hosszú időtartam egy kezelési kísérlet végleges értékeléséhez, ezért csupán előzetes eredményekről tudunk beszámolni.

3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK

Vizsgált fajok

Vizsgálatainkban három *Maculinea* faj szerepelt. A *M.alcon* szárazréti ökotípusa (a **III. vizsgálatban** és az ott idézett irodalomban *M.rebeli*-ként szerepel) hazánkban xerofil mészkedvelő gyepekben fordul elő. Rajzási időszaka június közepétől július végéig tart, legfőbb lárvális tápnövénye a Szent László tárnics (*Gentiana cruciata*). A hernyók elsősorban a *Myrmica sabuleti*, *M. scabrinodis* és a *M. schencki* fészkeiben nevelődnek, de esetenként más *Myrmica* fajok is szolgálhatnak gazdaként (Tartally és mtsai. 2008). A nőstények tojásaikat a tápnövény levelére és bimbóira helyezik. A hernyókat a hangyafészkekben a dolgozók trofallaktikus úton táplálják („kakukk” életmód) (Elmes és mtsai. 1991).

A sötétaljú hangyaboglárka *Maculinea nausithous* (Bergsträsser, 1779) és a vérfű hangyaboglárka *M. teleius* (Bergsträsser, 1779) egyaránt olyan nedves réteken fordul elő, ahol tápnövényük, az őszi vérfű (*Sanguisorba officinalis*) nagy mennyiségben megtalálható, bár a *M. nausithous* elterjedése hazánkban a Dunántúlra korlátozódik. Az imágók tojásaikat a tápnövény virágzatába rakják, ahol a hernyók 2–3 hétig a magkezdeményekkel táplálkoznak (Thomas 1984). Ezt követően a lárvák a talajra ereszkednek és megvárják, amíg a gazda hangyák megtalálják és adoptálják őket. A dolgozók a hangyafészkekbe cipelik a hernyókat, akik ezt követően a hangyalárvákat fogyasztják. Hazánkban a *M. nausithous* egyetlen ismert gazdája a *Myrmica rubra*, míg a *M. teleius* elsődleges gazdája a *Myrmica scabrinodis*, de ennek a lepkének négy másik hangyafaj is lehet a gazdája (*M. gallienii*, *M. rubra*, *M. salina*, *M. specioides*) (Tartally és Varga 2008). Vizsgálati területünkön a két lepkefaj rajzási időszaka július elejétől késő augusztusig tart.

Mintavételi területek

Magyarország két régiójában végeztünk terepi vizsgálatokat. A **III. vizsgálat** mintavételi területe Vérteskozma közelében volt található a Duna-Ipoly Nemzeti Park területén (47°26' É; 18°25' K; 365 m tszf). A mintavételt egy gyertyános-tölgyes szélén elhelyezkedő kisméretű (~0.8 ha) gyepterületen végeztük, melyet három oldalról erdei fenyő ültetvény vett körül. A terület régóta nem állt semmilyen kezelés alatt, ezért cserjék és facsemeték jelentek meg rajta.

A többi vizsgálatot az Őrségi Nemzeti Park területén végeztük. A **II. vizsgálat** helyszíne Kercaszomor mellett, a Kerca-patak völgyében volt található (46°46' É; 16°18' K; 240 m tszf). A mintavételi területet

elsásosodott kaszálók, kékperjések, magaskórósok, cserjés (*Salix* spp.) kaszáló foltok és *Solidago* foltok mozaikja alkotta és elegyes lombos erdő vette körül. A lepkék tápnövényeként szolgáló őszi vérfű (*Sanguisorba officinalis*) nagy denzitású foltokban fordult elő. A terület egyik felét 1995 óta nem kezelik, míg a másik felét rendszertelenül kaszálják. A rét felhagyott részén 22 szabálytalan méretű és alakú térbeli egységet jelöltünk ki mintavételi területként. Az **I.** és a **IV. vizsgálatot** a Szentgyörgyvölgyi patak mentén végeztük Velemér (46°44' N; 16°21' E; 204 m tszf.) és Magyarszombatfa (46°45' N; 16°19' E; 210 m tszf.) közelében. A patak mentén jórészt kaszálórétek és szántóföldek találhatóak, melyeket kisforgalmú utak választanak el egymástól. A patak partját egy sűrű égeres borítja. A hagyományos kisparaszti gazdálkodás szerint a réteket májusban és kora ősszel kaszálták, a kezelés mindig kis térléptéken történt. Napjainkban a legtöbb rétet évente egyszer kaszálják, vagy csak minden második, vagy harmadik évben és a kaszálás időzítése teljesen rendszertelen.

Mintavételi módszerek

Alapvetően három különböző mintavételi eljárást alkalmaztunk a *Maculinea* populációk vizsgálatánál: (i) jelölés-visszafogás, (ii) transzekt menti számlálás és (iii) lepkék egyedi nyomon követése. Jelölés-visszafogást a **II.**, **III.** és **IV. vizsgálatokban** alkalmaztunk a túlélési ráta, az átlagos élettartam, a populációméret és az ivararány becslésére, valamint a rajzásdinamika jellemzésére. Emellett a fogások helyének pontos meghatározásával elemezni tudtuk a lepkék térbeli eloszlását és élőhelyen belüli mozgásmintázatát (**II. vizsgálat**). A lepkék faji és nemi hovatartozását kézi hálóval történő befogásuk után állapítottuk meg, majd a hátsó szárnyuk fonákán egyedi azonosítóval láttuk el őket. A jelöléshez vékonyhegyű alkoholos filctollat használtunk, ezt követően az állatokat elengedtük. A fogások pontos helyét és időpontját feljegyeztük. Ezt a fajta jelölési eljárást széles körben alkalmazzák, mert az eddigi ismeretek alapján nem befolyásolja a lepkék viselkedését, illetve túlélését. A mintavételt mindig megfelelő időjárási körülmények között végeztük (meleg, napsütéses, szélcsendes időben). Külön figyelmet fordítottunk arra, hogy a mintavételt végző személyek száma állandó legyen, ezáltal standardizálva a mintavételi ráfordítást. A **IV. vizsgálatban** négy réten jelöltünk ki 4-4 egyforma méretű kezelési sávot. A négy kezelési típus a következő volt: kaszálás májusban, kaszálás szeptemberben, kaszálás májusban és szeptemberben, valamint egy kaszálás nélküli kontroll típus. A kezelési sávokat 20×20 méteres kvadrátokra osztottuk, ezek közepén pedig 10×10

méteres kvadrátokat jelöltünk ki. A lepkéket a 20×20-as kvadrátokban mintavételeztük, míg a tápnövény és a gazda hangyák mintavételezése a 10×10 méteres kvadrátokban zajlott. A lepkéket jelölés-visszafogásos módszerrel mintavételeztük: minden kvadrátban egy személy 5 percet töltött jelölés-visszafogással. A 10×10 méteres kvadrátokban egy alkalommal megszámláltuk a tápnövény virágfejeket, a gazda hangyák jelenlétét pedig kvadrátonként négy darab csalis csapdán ellenőriztük.

Az **I. vizsgálatban** tíz különálló réten jelöltünk ki 4–4 (2 pár) 50 méter hosszú és 5 méter széles transzektet. Az egyik transzekt párt a rét erdős szegélyén helyeztük el oly módon, hogy az egyik transzekt éppen a szegélyre esett, míg a másik vele párhuzamosan, 15 méterrel beljebb a rét belseje felé. A másik transzekt párt hasonló módon helyeztük el a rét egy olyan szegélyén, ahol valamilyen kisforgalmú út határolta a rétet és sem bokrok, sem fák nem nőttek. A lepkék rajzási idejének csúcsán (2006 augusztus) naponta egyszer végigjártuk az összes transzektet és a látott lepkék számát feljegyeztük. A terepen dolgozók standard sebességgel (2 perc/transzekt) járták végig a transzektet és külön figyelmet fordítottak arra, hogy minden lepkét csak egyszer számoljanak. A mintavételt napos, szélcsendes napokon végeztük délelőtt 9 és délután 4 óra között. Minden alkalommal elvégeztük a hőmérséklet, a relatív páratartalom és a szélerősség mérését is. A tápnövény virágfejeinek számlálását egy 1 méter széles sávban végeztük el a mintavételi időszak során egy alkalommal.

A **III. vizsgálatban** 30 véletlenszerűen kiválasztott nőstény egyedi nyomon követését végeztük 2005-ben. A lepkék minden egyes leszállási pontját megjelöltük, viselkedésüket részletesen rögzítettük. A megfigyelés végeztével a lepkéket megjelöltük, hogy elkerüljük ugyanannak a lepkének az ismételt megfigyelését. Az egymást követő leszállási pontok közötti távolságot és irányt lemértük. A nőstények által a megfigyelés ideje alatt rakott tojások számát szintén feljegyeztük. Ezzel egyidőben egy jelölés-visszafogásos mintavételt is végrehajtottunk, hogy a nőstények túlélési rátáját megbecsüljük. Végül négy frissen kikelt, szűz nőstényt felboncoltunk, hogy potenciálisan lerakható tojásaik számát megállapítsuk.

Adatelemzés

Az általánosított lineáris kevert modellek rugalmas megközelítést kínálnak olyan nem-normális eloszlású adatok elemzéséhez, melyek random hatásokat is tartalmaznak. Az ökológiai kutatások során gyakran születnek ilyen adatsorok, melyek sokszor számlálások eredményeként jönnek létre (pl. transzekt menti számlálás), s ezeket link függvények, valamint az exponenciális családba tartozó eloszlások (pl. normális, Poisson vagy

binomiális) használatával kell kezelni (Bolker és mtsai. 2009). Ha a mintavételi elrendezés hierarchikus, a random hatások bevonása segít a különböző szinteken belüli, és azok közötti variancia feltérképezésében. Ezt az adatelemzési eljárást mind a négy vizsgálatunkban alkalmaztuk.

A **II. vizsgálatban** a lepkék és a környezeti paraméterek térbeli eloszlását a Moran-féle térbeli autokorrelációs mutatóval (I) jellemeztük (Moran 1948). GLM modellek segítségével kerestünk kapcsolatot a lepkék abundanciája, denzitása és kivándorlási rátája mint függő változók, és a környezeti paraméterek, mint magyarázó változók között.

A lepkék mozgását különböző mintavételi módszerekkel vizsgáltuk, így az adatsorok szerkezete eltérő volt. A **II. vizsgálatban** minden visszafogást egy elmozdulásnak tekintettünk, melyet egy hosszal és időtartammal lehetett jellemezni. Mivel nagyon kevés egyed sikerült sokszor (>10-szer) megfognunk, ezért az egyetlen lehetőség az elmozdulás hosszok eloszlásának exploratív jellegű elemzése volt. Másrésztől a nyomon követéses vizsgálatban (**III.**) minden egyes lepkénél nagyszámú elmozdulását (15–30) regisztráltuk, bár lényegesen kevesebb egyed került a mintába. A repülési útvonalakat jól közelíthetjük egymást követő egyenes vonalú elmozdulások sorozatával, melyek a leszállási pontokat kötik össze. Az elemzés során a megfigyelt adatokat a véletlenszerű bolyongás alapmodelljével hasonlítjuk össze, amely feltételezi, hogy az egymást követő elmozdulások hosszában és a fordulási szögekben nincs autokorreláció. A modell alkalmazhatóságának részletes tesztelése speciális szimulációs eljárásokat igényel, melyeket általában az egyedi esetekhez igazítva kell kifejleszteni és végrehajtani (lásd Turchin 1998).

4. EREDMÉNYEK ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

4.1. Két együttesen előforduló hangyaboglárka élőhelyhasználata és eloszlása tájleptéken és egy adott populáción belül (I. és III. vizsgálat)

Tájleptékű vizsgálatunkban (**I. vizsgálat**) a szegély típusának ellentétes hatása volt a *M. nausithous* és a *M. telei* eloszlására nézve. A *M. telei* denzitása az út melletti transzektteken magasabb volt, mint az erdős szegélyen, míg a *M. nausithous* jóval gyakoribb volt az erdős szegélyeken, ahol egyébként a levegő páratartalma magasabb, a szélereősség pedig alacsonyabb volt. A szegélyhatás csak a *M. nausithous* esetében volt szignifikáns, ez a faj a szegély transzektteken jóval gyakoribb volt, mint a belső transzektteken. Mind a szegély típusa, mind pedig a szegélytől vett távolság hatással volt a tápnövény eloszlására, ami legnagyobb denzitásban

az út menti belső transzekten, míg legalacsonyabb denzitásban az erdő melletti szegély transzekten fordult elő. A **II. vizsgálatban** a lepkék élőhelyhasználatát egyetlen élőhely-fragmentumon belül vizsgáltuk. A *M. nausithous* denzitása szignifikáns pozitív autokorrelációt mutatott, míg a *M. teleius* eloszlása jóval egyenletesebb volt. Az erdős szegély aránya pozitívan hatott a *M. nausithous* denzitására, de negatívan befolyásolta a *M. teleius* abundanciáját. Szignifikáns negatív denzitas–terület összefüggést találtunk a *M. nausithous* esetében. A *M. teleius* kivándorlási rátája negatív összefüggésben volt a mintavételi egységek területével, az erdős szegélyek kiterjedésével és a lepkék denzitásával. A hímek aránya pozitívan befolyásolta mind a hímek, mind pedig a nőstények kivándorlási rátáját. A lepkék átlagos elmozdulás hossza meglepően kicsi volt és elvéve regisztráltunk 200 méternél hosszabb elmozdulásokat. A nőstények szignifikánsan hosszabb elmozdulásokat tettek meg, mint a hímek, de nem találtunk különbséget a két faj között.

Ezek az eredmények világosan rámutatnak arra, hogy a két vizsgált lepkefaj eloszlása és élőhelyhasználata mind tájleptéken, mind pedig az egyes élőhelyfoltok szintjén eltérő volt. Ez annak lehet a következménye, hogy elsődleges forrásuk (a gazda hangya) különbözik, ami egyébként lehetővé teszi a két faj stabil együttélését. A *M. nausithous* kizárólagos hangyagazdája (*Myrmica rubra*) igényli a hazai *Myrmica* fajok közül a leghűvösebb, legnedvesebb mikroklímát és gyakran domináns fajjává válhat a rétek erdős szegélyein. Így a *M. nausithous* imágók preferenciája az erdős szegélyek iránt adaptív értékkel bírhat, hiszen ezeken a területeken a tápnövény és a gazda hangya térbeli átfedése magasabb lehet, mint másutt. Másfelől, a *M. teleius* számára többféle *Myrmica* faj szolgálhat gazdaként, és ez a faj főként a rétek belső részein fordul elő, ahol a hangyaközösségek több fajból állhatnak. Emellett a **II. vizsgálatban** számos olyan jelenséget tártunk fel (negatív denzitas–terület összefüggés, ivarfüggő mozgásmintázat, aggregált eloszlás és korlátozott mozgás), melyek eddig csak tájleptékű metapopulációs vizsgálatokból voltak ismertek a nappali lepkék körében. Továbbá jónéhány érvet szolgáltatunk amellett, hogy a napjainkban uralkodó szemlélet, amely az élőhelyet alkalmas és alkalmatlan foltokra osztja fel, megváltozzon és támogattuk a forrásalapú élőhely-meghatározás használatát (Dennis és mtsai. 2003, 2006).

4.2. A *M. rebeli* nőtények korlátozott élőhelyfolton belüli mozgása és időlimitált tojásrakása (III. vizsgálat)

A lepkék élőhelyen belüli mozgását korlátozottan találtuk, a kezdőponttól való legnagyobb eltávolodás (átlagosan) 20 méter alatt volt. A véletlenszerű bolyongás modellje nem volt megfelelő a mozgásmintázat leírására, mivel túlbecsülte a nettó elmozdulást. Minden adatelemzési megközelítésünk azt sugallta, hogy a *M. rebeli* nőtények (átlagosan 325 m² méretű) mozgáskörzetet tartanak. Mindazonáltal ez nem cáfolta teljesen a kockázatmegosztó hipotézist, mert egy ilyen kis mozgáskörzet is elegendő lehet a nőtények számára a tojások szétszórásához és az utódok közötti kompetíció minimalizálásához. Megbecsültük a nőtények tojásrakási rátáját (~5 tojás/óra) és átlagos élettartamát (~2,5 nap), és kiszámoltuk, hogy egy átlagos nőtény élete során körülbelül 100 tojást képes lerakni, ami jóval kevesebb, mint ahány petét a kiboncolt nőtényekben találtunk (átlag 375). Ezért a nőtények tojásrakása valószínűleg idő-limitált, ami újabb indokot szolgáltat a korlátozott mozgásra: a repülés energia- és időigényes, viszont a belőle származó előnyök bizonytalanok, mivel a nőtények nem képesek az utódaik túlélését megjósolni. Ez lehet a magyarázata annak is, hogy nem sikerült semmilyen világos tojásrakási preferenciát kimutatnunk, hiszen a válogatás időigényes (költséges) tevékenység, viszont kérdéses, hogy milyen előnyökkel jár (Doak és mtsai. 2006). Végül úgy találtuk, hogy a gazda hangyák jelenléte a tápnövények alatt semmilyen hatással nem volt a nőtények tojásrakó viselkedésére.

4.3. A kaszálás hatása a vérfű hangyaboglárka populációjára, tápnövényére és gazda hangyáira az Őrségben (IV. vizsgálat)

Eredményeink azt mutatták, hogy a kaszálás intenzitása növelte a lepkék és a tápnövény denzitását, viszont negatív hatással volt a gazda hangyák gyakoriságára. Ennek oka feltehetően az, hogy látszólagos kompetíció van a tápnövény és a gazda hangyák között, mivel a tápnövény közvetíti a hangyafészkek felé a parazita hernyókat, melyek jelentős károkat okozhatnak a hangyakolónia számára. Ennek következtében azok a területek, melyek a tápnövény számára kevésbé megfelelőek és így a tojásrakó nőtényeknek is kevésbé vonzóak, menedékterületként szolgálhatnak a gazda hangyák számára (Elmes és mtsai. 1996; Thomas és mtsai. 1997). Egy alternatív magyarázat szerint az intenzív kaszálás a *Myrmica* hangyák számára kedvezőtlené teszi a talaj közelében a mikroklímát. Eredményeink azt sugallják, hogy a jövőbeni kezelési tervek

kidolgozásakor figyelembe kell venni, hogy a vérfű hangyaboglárka populációk hosszú távú fennmaradása leginkább egy mozaikos tájszerkezetben biztosítható. Mindemellett jelentős különbségeket találtunk az egyes rétek között a tápnövény denzitását és a gazda hangyák gyakoriságát tekintve, ami kihangsúlyozza, hogy a *Maculinea* populációk megőrzésére irányuló döntéseket egyedi esettanulmányok alapján kell meghozni (Mouquet és mtsai. 2005).

5. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenek előtt köszönetet szeretnék mondani feleségemnek, Ágnesnek és kislányomnak, Lucának, hogy a terepmunkákkal és a konferenciákkal járó gyakori távollétemet türelemmel viselték és tudományos tevékenységemet megértő szeretettel kezelik. Köszönet illeti témavezetőmet, Prof. Dr. Varga Zoltánt, akinek előadásai és jótanácsai jelentős hatással voltak tudományos szemléletemre és emelték munkám színvonalát. Nagy hálával tartozom Peregovits Lászlónak, aki tudományos pályám elindításában rendkívül sokat segített. Általa ismertem meg a hangyaboglárkákat és az ő hatására kezdtem el tanulmányozni a nappali lepkék ökológiáját. Kezdeti kutatásaimhoz biztos anyagi háttérrel, nyugodt munkakörülményeket biztosított, ötleteiből sok inspirációt meríthettem, tanácsai pedig számos tevékenységemben segítettek. Köszönetet mondok szerzőtársaimnak, név szerint Örvössy Noéminek, Dr. Batáry Péternek és Dr. Kövér Szilviának az együttműködésükért és segítségükért. A terepi munkákban rengeteg ember közreműködésére volt szükség, őket név szerint említjük az egyes publikációk köszönetnyilvánításában. Az Órségi Nemzeti Park Igazgatóság rendkívül segítőkész volt munkánkkal kapcsolatban, kiváltképp Dr. Szentirmai Istvánnak szeretnék köszönetet mondani, aki szerzőtársként is kivette a részét a kutatómunkából. Végül köszönöm Dr. Papp Lászlónak, hogy jelenlegi munkámhoz biztos és nyugodt háttérrel biztosít.

A publikációk és a referenciák listája az angol nyelvű téziseknél található.