



**Populációstruktúra, -dinamika és peterakási preferencia
vizsgálatok egy veszélyeztetett lepkefajnál
(*Maculinea alcon*, Lepidoptera: Lycaenidae)**

Doktori (PhD) értekezés

Árnyas Ervin Mihály

Debreceni Egyetem
Természettudományi Kar
Debrecen, 2007.



**Populációstruktúra, -dinamika és peterakási preferencia
vizsgálatok egy veszélyeztetett lepkefajnál
(*Maculinea alcon*, Lepidoptera: Lycaenidae)**

Doktori (PhD) értekezés

Árnyas Ervin Mihály

Debreceni Egyetem
Természettudományi Kar
Debrecen, 2007.

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

Debrecen, 2007.....

.....
Árnyas Ervin Mihály

Tanúsítom, hogy Árnyas Ervin Mihály doktorjelölt 2002-2007 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 javasolom.

Debrecen, 2007.....

.....
Dr. Varga Zoltán

*Édának, Orsinak,
Szüleimnek, Nagymamának és
Nagyapám emlékének.*

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
1.1. Előzmények	1
1.2. Célkitűzések	4
1.3. A <i>Maculinea</i> fajok életciklusa	6
1.4. A <i>Maculineaalcon</i> (<i>M.alcon</i> vs. <i>M.rebeli</i>) taxonómiája, ökológiája és földrajzi elterjedése	10
1.5. A hangyaboglárkák természetvédelmi helyzete	15
2. Vizsgálati terület	18
2.1. Földrajzi helyzet	18
2.2. Geológiai és talajtani sajátosságok	19
2.3. Klimatológiai sajátosságok	19
2.4. Vegetáció	20
2.5. Mintavételi terület	22
3. Jelölés-visszafogás vizsgálatok	24
3.1. Bevezetés	24
3.2. Mintavétel	26
3.3. Adatelemzés	27
3.3.1. Alkalmazott modellek	27
3.3.2. Populációdinamikai paraméterek becslése	30
3.4. Eredmények és megvitatásuk	32
3.4.1. Látszólagos túlélési ráta (φ) és visszafogási valószínűség (p)	32
3.4.2. Egyedszámbecslés	35
3.4.3. Ivararány	37
3.4.4. Összefoglalás	39
4. A természetvédelmi kezelés eredményének vizsgálata	40
4.1. Bevezetés	40
4.2. A tápnövény (<i>Gentiana cruciata</i>) jellemzése	41
4.3. Mintavétel és adatelemzés	42
4.4. Eredmények	43
4.5. Eredmények megvitatása	48

5. Peterakási preferencia vizsgálatok	51
5.1. Bevezetés	51
5.2. A <i>Gentiana cruciata</i> patogén fajai	53
5.3. Mintavétel	55
5.4. Adatelemzés	57
5.5. Eredmények	59
5.6. Eredmények megvitatása	73
6. Összefoglalás	80
7. Summary	84
8. Köszönetnyilvánítás	88
9. Irodalom	89
10. Függelékek	103

1. Bevezetés

1.1. Előzmények

A hangyaboglárkák (*Maculinea* van Eecke, 1915) a Lycaenidae család legismertebb képviselői közé tartoznak, melyek magukba foglalják a világ nappali lepkefajainak (Papilionoidea, mintegy 18 000 faj) egyharmad részét, mintegy 6 000 fajt (Ackery 1984). Európában tradicionálisan öt *Maculinea* fajt tartanak számon: *Maculinea alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) (szürkés hangyaboglárka), *M. rebeli* (Hirschke, 1904) (sztyeppvidéki hangyaboglárka), *M. teleius* (Bergsträsser, 1779) (vérfű hangyaboglárka), *M. nausithous* (Bergsträsser, 1779) (zanót- ill. sötét hangyaboglárka), *M. arion* (Linnaeus, 1758) (nagyfoltos hangyaboglárka) (Elmes & Thomas 1987a; Bálint 1996). A genus fajai elszigetelt, kis populációkban élnek, ahol gyakran limitált az imágók száma (Thomas 1984a; Thomas et al. 1989). Egyedfejlődésük két egymást követő nélkülözhetetlen erőforrás, egy specifikus tápnövény és egy specifikus hangyagazda faj jelenlétének a függvénye (Elmes & Thomas 1987a, 1992; Thomas et al. 1989, 1993). Ennek megfelelően populációik meglehetősen érzékenyek az élőhelyek minőségére, ezért gyakran indikátor fajokként használatosak a konzerváció biológiában (Thomas & Settele 2004). Az élőhelyek fragmentációja és izolációja miatt Európa-szerte számos *Maculinea* populáció jelentős mértékben megfogyatkozott. Mára már minden fajuk veszélyeztetett, az európai lepkefajok vörös listájára kerültek (Munguira & Martin 1997; Wynhoff 1998; IUCN 2006).

Először a múlt század elején Nagy-Britanniában figyeltek fel a *Maculinea arion* számos élőhelyről való eltűnésére (Thomas 1980). A faj védelme céljából az 1930-as 40-es években sok élőhelyet nyilvánítottak védetté és országszerte betiltották a faj gyűjtését. A korai intézkedések mégsem váltották be a hozzájuk fűzött reményeket, mivel a faj populációinak mérete tovább csökkent, a kipusztulás üteme a természetvédelmi területeken ugyanakkora mértékű volt, mint más élőhelyeken. Habár alapvető életciklusuk és a *Maculinea-Myrmica* kapcsolat már a múlt század első felében ismert volt (Chapman 1916; Frohawk 1924; Purefoy 1953), a kipusztulás okaira csak a 70-es évek elején kezdődő újabb ökológiai és terepi kutatások világítottak rá (Thomas 1976, 1977, 1980; Thomas et al. 1989).

Frohawk (1924) kísérletei alapján megállapította, hogy a *Maculinea arion* hernyója laboratóriumi körülmények között bármelyik *Myrmica* Latreille, 1804 (Hymenoptera: Formicidae) hangyafaj fészkeiben kifejlődik. Ezzel szemben a fajon végzett későbbi terepi vizsgálatok egyértelműen bebizonyították, hogy a nagypettyes hangyaboglárka lárvája természetes élőhelyén elsősorban a *Myrmica sabuleti* Meinert, 1860 fészkeiben tud kifejlődni, mely hangyafaj a száraz, intenzív legeltetés során kialakult és fenntartott gyepeket preferálja (Thomas 1980). A *M. arion* védelmében hozott elhamarkodott intézkedések megszüntették az élőhelyeken folytatott korábbi hagyományos gazdálkodást (a terület legelőként való hasznosítását), és ennek köszönhetően átalakult a vegetáció szerkezete. Ez a változás egy tragikus láncfolyamatot indított el, melynek során a legtöbb habitatból először a fő hangyagazda, majd később a szukcesszió előrehaladtával a lárvális tápnövény (*Thymus praecox* Opiz) is eltűnt. A *Myrmica sabuleti*

helyét a korábbi élőhelyeken a *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846 vette át, mely hangyafajnál csak igen rossz arányban fejlődik ki a nagypettyes hangyaboglárka (Thomas 1980, 1984a, 1995; Elmes & Thomas 1992; Elmes et al. 1998; Thomas et al. 1998b). Azonban mindezekre az ismeretekre már csak akkor derült fény, amikor a *Maculinea arion* utolsó populációja is olyan kis méretűre zsugorodott, hogy elkerülhetetlenné vált a faj szigetországi kipusztulása (1979) (Thomas 1980).

A legnagyobb és leggyorsabban repülő boglárkafaj eltűnése Nagy-Britanniából felhívta a figyelmet a veszélyeztetett lepkefajok kutatásának fontosságára, és arra, hogy ezen fajoknak az ökológiai igényeit minél előbb meg kell ismerni megmentésük érdekében.

Az 1992-ben létrejött riói egyezményben vállalt kötelezettségek alapján hazánkban is létrehozták a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszert. A rendszer célja az, hogy hosszú távon adatokat biztosítson az ország biodiverzitásának változásáról, segítséget nyújtva ezzel a természetvédelmi értékek megőrzésével és a biológiai erőforrások fenntartható használatával kapcsolatos döntésekben (Kovács-Láng 1997). A monitorozásra kiválasztott lepkefajok között az összes Magyarországon élő *Maculinea* faj szerepel. Ezen felül, a *Maculinea alcon* mind a két ökotípusának lárvális tápnövényeit és élőhelyeit is monitorozásra javasolták (Ronkay 1997).

Jelentős előrelépést hozott a *Maculinea*-k további kutatásában a MacMan project (2002-2005), mely hat ország kutatóinak összefogásával valamint az Európai Unió támogatásával valósult meg. A MacMan a *Maculinea* lepkékről történő további információgyűjtést, monitorozásukra alkalmas protokollok, valamint a megmentésükre irányuló stratégiák kidolgozását vállalta feladatul (Settele et al. 2005). A projekttel egyidejűleg megélénkült a

Maculinea-fajok taxonómiájának és filogenetikájának kutatása is (Als et al. 2002, 2004; Pech et al. 2004; Pecsénye et al. 2007), melynek során kitűnt, hogy a korábban két fajként kezelt *M.alcon* és *M.rebeli* valójában ugyanannak a fajnak két eltérő élőhelyhez alkalmazkodott ökotípusa, amelyek között a különbségek elsősorban a lehetséges tápnövény-, illetve hangyagazda faj kiválasztásában nyilvánulnak meg.

A dolgozat a MacMan projekt támogatásával, annak résztémájaként készült. Vizsgálatainkat a *Maculineaalcon* fajcsoport szárazgyepi ökotípusának (= *Maculinea rebeli*) az Aggteleki karszthoz tartozó tohonyavölgyi populációján végeztük (Aggteleki Nemzeti Park, Jósvafő) 2002 és 2006 között.

1.2. Célkitűzések

(i) Az alapvető populáció dinamikai paraméterek becslése

A 2002 és 2004 között végzett jelölés-visszafogás vizsgálatok során az egyes mintavételi években a populáció egyedszámának, ivararányának és a rajzásgörbe menetének megállapítását tűztük ki célul. A populáció egyedszáma és annak időbeli változása nélkülözhetetlen a populációk időbeli dinamikájának a megértéséhez. Az általunk használt modellek (CJS modellek (Schwarz & Arnason 1996; Schwarz & Seber 1999) révén a látszólagos túlélési ráta (ϕ) és a visszafogási valószínűség (p) is becsülhető, így következtethettünk a be- és kivándorlás mértékére, vagyis arra, hogy a populáció mozgási értelemben nyitott-e vagy zárt. Az egyes paraméterek becsült értékei a fajra, illetve a populációra jellemző mintázatot mutatnak.

(ii) Természetvédelmi kezelés eredményének vizsgálata

Munkánk másik célkitűzése a 2001-től elkezdett élőhely rekonstrukció eredményességének meghatározása volt. A vizsgálsorozat keretében (2002 és 2005 között) évente feltérképeztük a lepke tápnövény állományát (*Gentiana cruciata*) és megszámoltuk a rajtuk elhelyezett peték mennyiségét. Mivel az élőhelyen végzett korábbi felvételezések adatai rendelkezésünkre álltak, nyomon követhető volt a fajok dinamikájának változása egy viszonylag hosszabb periódus alatt. Így többéves adatbázisunk monitorozási célokra is alkalmas volt.

Állományfelméréseink és monitoring vizsgálataink eredményeiből következtethettünk a *Maculinea* és a *Gentiana* populáció stabilitására is, és igazolni tudtuk a természetvédelmi kezelés fontosságát, amely nélkülözhetetlen a *Maculinea* populáció és az élőhely megőrzése szempontjából.

(iii) Peterakási preferencia vizsgálatok

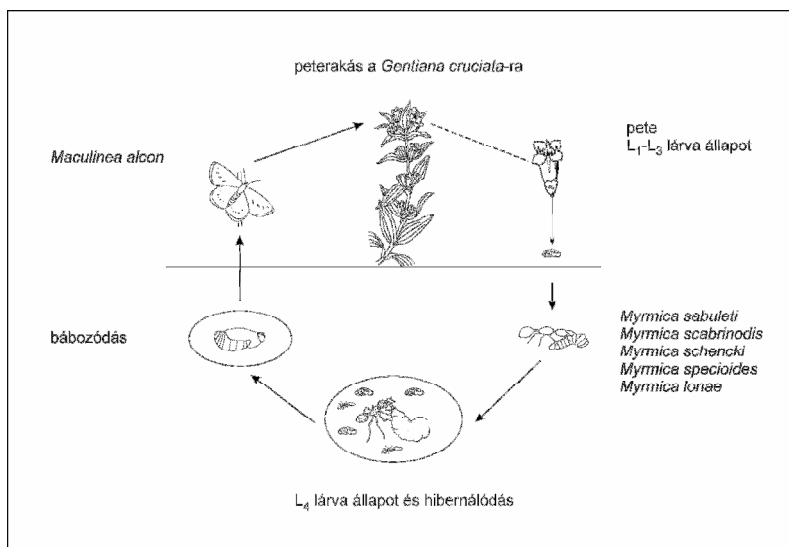
A 2004-től elkezdett peterakási preferencia vizsgálatok során elemeztük azokat a tényezőket, amelyek potenciálisan jelentősek a nőstények számára a tápnövények kiválasztásában. Megvizsgáltuk, hogy milyen módon oszlanak meg a peték a tápnövény különböző hajtástípusain, illetve milyen az arányuk az egyes növényi szerveken. Továbbá összefüggéseket kerestünk a peték denzitása és a tápnövény számos (eddig nem vizsgált) tulajdonsága (pl. hajtások fenológiai állapota és a fertőzöttség típusa) között.

1.3. A *Maculinea* fajok életciklusa

A *Maculinea* boglárkalepkék obligát szociálpazsiták, lárváik a negyedik stádiumtól bizonyos *Myrmica* hangyafajok fészkeiben fejlődnek (Elmes & Thomas 1987a, 1992; Thomas et al. 1989, 1993; Munguira & Martin 1997; Fiedler 1998). Évente csupán egyetlen nemzedékük van. A nyár folyamán a megtermékenyített nőstények petéiket egyesével a tápnövény föld feletti vegetatív, illetve generatív szervire helyezik (Thomas et al. 1989; Elmes et al. 1991a). Egy adott *Maculinea* fajnak rendszerint egyetlen vagy kevés számú közelrokon iniciális tápnövénye van (Dolek et al. 1998; Sielezniew & Stankiewicz 2004; Tóth & Varga személyes észrevétel). A kikelés után a hernyók a fejlődő magházban táplálkoznak (Thomas et al. 1989; Elmes et al. 1991a). Két-három hét elteltével az utolsó stádiumú lárvák kimásznak, majd a talaj felszínére ereszkednek és várakoznak, hogy egy *Myrmica* dolgozó a fészkebe cipelje őket (Purefoy 1953; Thomas 1977). A lárvák az adoptálás stádiumában már rendelkeznek a boglárkákra jellemző dorzális nektár- és pórus-kupola szervekkel, sőt a *Myrmica* dolgozók „cirpelését” is utánozni tudják (Elmes et al. 1991a). A laboratóriumi kutatások eredményei szerint a *Maculinea* lárvák aktívan keresik a gazdafaj egyedeit, a hernyók az őket adoptáló hangyák irányába célirányosan közelednek (Frohawke 1924; Schroth & Maschwitz 1984; Lengyel & Tartally szóbeli közlés). A hernyók elpusztulnak, ha egy-két napon belül az adoptáció nem jön létre (Thomas 1995).

Az adoptálás feltétele a hangya és a lárvák közötti közvetlen fizikai kontaktus, vagyis a hangyának meg kell érintenie a hernyót, hogy felismerje (Elmes et al. 1991a.). Miután az adoptáció megtörtént, a dolgozó a bolyba

szállítja a hernyót, ahol mintegy 11-22 hónapot tölt egészen a bebábozódásig (Thomas et al. 1998a; Schönrogge et al. 2000; Wardlaw et al. 2000). Ez idő alatt mérete és tömege jelentősen növekszik, a lárva testtömegének 98-99%-át itt szerzi meg (Thomas 1977). A növekedés első periódusa október-novemberig tart, majd a hibernáció után április végétől kezdődik a második periódus (Elmes et al. 1991b). A bábozódás a kirepülés előtt két-három héttel történik, a fejlődés befejeztével a kikelő imágók rendszerint hajnalban hagyják el a hangyafészket (Thomas 1995) (1. ábra).



1. ábra: A *Maculinea alcon* (= *M. rebeli* auct.) szárazgyepi ökotípusának fejlődésmenete.

A hangyaboglárkák fejlődésének elengedhetetlen feltétele az, hogy a specifikus hangyagazda fajuk adoptálja a lárváikat, melynek a fészében a legnagyobb valószínűséggel fejlődnek ki utódaik (a hangyagazda egy adott *Maculinea* faj különböző földrajzi régióban élő populációinál eltérő lehet) (Thomas et al. 1989; Elmes et al. 1994, 1998; Als et al. 2002; Steiner et al.

2003; Sielezniew & Stankiewicz 2004; Tartally & Csősz 2004). A hernyók a hangyalárvákra jellemző feromonok, illetve ultrahang kibocsátásával utánozzák a gazdafajt, így a hangyák saját ivadékaiknak tekintik őket (Akino et al. 1999). A nem megfelelő hangyabolyba került hernyók túlélési esélye mindössze 1-2% (Elmes & Thomas 1987a).

A bolyban folytatott fészekparazita életmód alapján a hangyaboglárkáknak két fő típusát különíthetjük el. A „kakukk” stratégiát folytató *Maculinea alcon* lárváit a dolgozók etetik, melyeket egy külön kamrában tartanak. Egy lárvát rendszerint több dolgozó is táplál, melyek a hangyák által regurgitált folyadékot, valamint azok petéit fogyasztják. A hernyók cserébe a tentacularis mirigyükből kiválasztott váladékkal látják el a hangyákat, ami aminosavakban és cukrokban gazdag. Táplálékhiány esetén hangyalárvákat fogyasztó *alcon* hernyókat is megfigyeltek (Elmes et al. 1991a, b). A másik csoportot az ún. „ragadozó” fajok képviselik (*Maculinea arion*, *M. nausithous*, *M. teleius*), mely boglárkák hernyói hangyalárvákat fogyasztanak fejlődésük során (Thomas & Wardlaw 1992). Az 1. függelékben röviden összefoglaltam a Magyarországon előforduló *Maculinea* fajok fontosabb jellemzőit.

A megfigyelések szerint a *Maculinea alcon* nőstények a *Gentiana* spp.-ok virágaira, leveleire, és szárára rakják petéiket, ezzel szemben a „ragadozó” stratégiát folytatók csak a tápnövények virágzataiba petéznek, virágzati fejenként rendszerint 1-3 petét rakva (Thomas 1984b; Wynhoff 1996).

További különbségeket találunk az eltérő életmódú hangyaboglárkák között a preferált hangyabolyméret és az egy bolyban kifejlődött hernyók száma tekintetében is. A „ragadozó” hernyók csak a nagyobb, sok

hangyalárvát tartalmazó bolyokban képesek megélni, ezzel szemben a „kakukk” stratégiát akár kisebb hangya közösségekben is felnőnek (Elmes et al. 1991a; Thomas & Wardlaw 1992). A *M. alcon* esetében a dolgozók kapacitása a fő limitáló tényező, a hangyaboly méretétől függően akár 5-10 vagy több lárvát is kifejlődhet fészkenként. A „ragadozó” fajoknál ez az érték többnyire csak 1-3 hernyó fészkenként, itt ugyanis korlátozó tényező a táplálékul szolgáló hangyalárvák mennyisége (Thomas & Wardlaw 1992).

A terepen végzett *Myrmica* fészkek feltárásai azt mutatják, hogy a legtöbb hangyabolyba jóval több *Maculinea* lárvát kerül, mint ahogy ezt a boly eltartó képessége megengedhetné, így a lárvák között versengés lép fel (Hochberg et al. 1992, 1994; Thomas & Wardlaw 1992). A „ragadozó” fajok hernyói között az ún. „scramble” típusú kompetíció figyelhető meg, vagyis ha túl sok a hernyó és kevés a táplálék, akkor az összes hangyalárva elfogyasztása után minden lepkehernyó éhen pusztul. A ragadozó lárvák egyetlen esélye a túlélésre, ha az eredeti hangyakolónia helyére egy azonos fajhoz tartozó másik költözik, melynek lárvái új táplálékforrást jelentenek (Thomas & Wardlaw 1992). Ezzel szemben a „kakukk” stratégiát folytatók esetében a „contest” kompetíció érvényesül. Túlszűfolttság esetén a dolgozók csak a legnagyobb *Maculinea* hernyókat nevelik fel, míg a kisebb példányok azok táplálékául szolgálnak. Így tehát bármilyen sok is a „kakukk” stratégiájú hernyó egy bolyban, egy részük biztosan életben marad a hangyák gondozásának köszönhetően (Thomas et al. 1993).

A *Maculinea* fajok ökológiájának további érdekes területe a hernyóikban fejlődő parazitoid darazsak (Hymenoptera: Ichneumonidae) támadása. A parazitoid fajok tekintetében is jelentős különbség mutatkozik a két eltérő lárvastratégiájú csoport között. A „kakukk” stratégiát az *Ichneumon*

fajok parazitálják (pl. *Ichneumon eumerus* Wesmael, 1857). A darazsak a bolyba behatolva már az adoptált hernyókba helyezik petéiket (Thomas & Elmes 1993; Hochberg et al. 1996, 1998). A „ragadozó” fajok élősködői viszont a *Neotypus* fajok, melyek a tápnövény virágzatában fejlődő hernyókba petéznek. A darazsak kockázatát és hasznát mérlegelve megállapítható, hogy az *Ichneumon* fajoknak a bolyban található legnagyobb méretű hernyókba érdemes petézni, hisz a jól fejlett lárvákban van a legjobb esélye utódaiknak a kikelésre. A „ragadozó” fajok hernyóinak nagy mértékű mortalitása miatt a parazita darazsaknak túl költséges volna a hangyák támadását felvállalni, ezért kockázatmentesebb számukra, ha a tápnövényeken fejlődő hernyókból minél többet támadnak meg (Thomas & Elmes 1993).

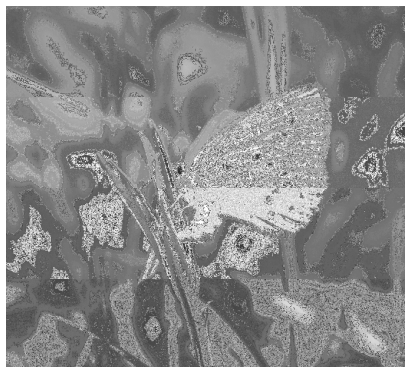
1.4. A *Maculineaalcon* (*M.alcon* vs. *M.rebeli*) taxonómiája, ökológiája és földrajzi elterjedése

A *Maculineaalcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) populációit korábban általában két taxonra bontották: *M.alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) és *M.rebeli* (Hirschke, 1904). Morfotaxonómiai bélyegek alapján a két taxon elkülönítése nem egyértelmű (Bernardi 1947; Beuret 1949, 1954; Kaaber 1964; Urbahn 1964; Ebert & Rennwald 1991). A különbségek főleg a nőstényeken mutatkoznak: az „*alconoid*” fenotípus szárnyfelszíne sötét szürkés barna, míg a „*rebeloid*” fenotípusra a szárnytő és középtér kékes árnyalata és erősebben látszó discalis foltosor jellemző. A „két faj” külső morfológiai alapon történő elkülönítését az is nehezíti, hogy szárnyjellegeik átfedők (2-3. ábra). Emellett a genitáliákban sem sikerült egyértelmű

eltéréseket találni (Beuret 1954; Urbahn 1964). Ugyanakkor mindkét „fajnak” számos alfaját írták már le elterjedési mintázataik alapján, főleg az Alpokból és Délkelet-Európa hegyvidéki területeiről (Fruhstorfer 1917; Rebel & Zerny 1931; Szabó 1956; Bálint 1985, 1986).

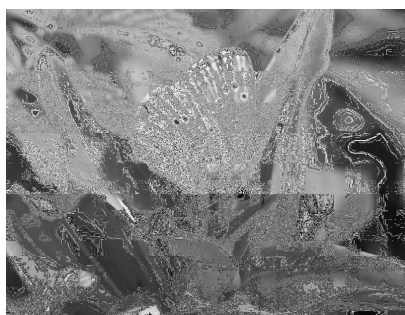
Kudrna & Belicek (2005) a bécsi Naturhistorisches Museum-ban őrzött típuspéldányok tanulmányozása során arra mutattak rá, hogy a *M. rebeli* (Hirschke, 1904) [*nec auctorum*] csupán egy infraszubspecifikus magashegységi alak, mely 1700 m tengerszint feletti magasságban jellemző előfordulású. Így ezt a nevet hibásan terjesztették ki az összes európai populációra, melyeknek iniciális tápnövénye a *Gentiana cruciata*. Véleményük szerint, a kornistárnicsra fejlődő „*M.alcon*” és a Szent László tárnicsra fejlődő „*M. rebeli*” populációi csupán ökotípusként

különnülnek el. Ezt a hipotézist a legutóbbi genetikai, morfológiai és filogenetikai eredmények is megerősítették (Als et al. 2004; Pech et al. 2004;



2. ábra: *Maculinea alcon* lápréti ökotípusa.

Leírás: Az elülső szárny szegélye hossza: 17-19 mm. A ♂ szárnyfelszíne szürkéslila, keskeny fekete szegéllyel. Rojtozata szürke. A ♀ szárnyainak színe barna, rojtozata szürkésbarna. Fonákjuk szürke, a fekete pontokat szürkésfehér gyűrűk övezik. A szegélytér rajzolata fekete és barna „sapkafoltból” és barna pontokból áll. (Bálint 1996).



3. ábra: *Maculinea alcon* (= *M. rebeli* auct.) szárazgyepi ökotípusa.

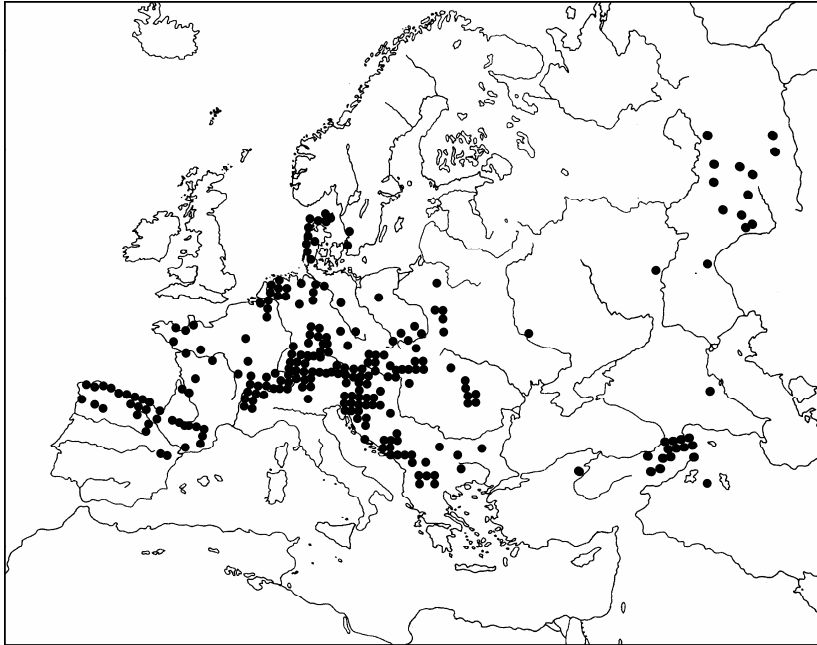
Leírás: Az elülső szárny felső szegélyének hossza: 17-19 mm. A ♂ szárnyfelszíne lila, keskeny fekete szegéllyel. Rojtozata szürke. A ♀ szárnyainak színe barna, rojtozata szürkésbarna, de a tő és középtér kék. Sejtvégi folt és középtéri fekete foltosor gyakran látható az elülső szárnyon és olykor a hátulsón is. Fonákjuk szürke, a fekete pontokat szürkésfehér gyűrűk övezik (Bálint 1996).

Berezki et al. 2005; Pecsénye et al. 2007). Dolgozatomban a két taxont én is a faj ökotípusainak tekintem.

A két ökotípust elsősorban ökológiai bélyegek alapján (élőhely, iniciális tápnövény, hangyagazda) lehet elkülöníteni (Berger 1946; Elmes & Thomas 1987a, b; Thomas et al. 1989; Elmes et al. 1991a, b, 1994; Munguira & Martin 1997). Eszerint a *M. alcon* általában a domb- és síkvidéki kiszáradó és nedves láprétek jellemző faja, tápnövénye főleg a kornistárnics (*Gentiana pneumonanthe* L.), de bizonyos élőhelyeken a fecsketárnics (*G. asclepiadea* L.) is lehet (Krismann 2000; Dolek személyes közlés). Vele ellentétben a *M. rebeli* meszes alapkőzetű száraz gyepekben és hegyi réteken fordul elő, ahol a Szent László tárnics (*G. cruciata* L.) mellett magasabb hegyvidékeken esetenként a sárga tárnicsra (*G. lutea* L.) (Beuret 1949, 1954; Varga személyes közlés), illetve a hegyi tárnicskára (*Gentianella austriaca* A. et J. Kern.) is petézhet (Tartally & Varga 2005). A *Gentiana pneumonanthe* és a *G. cruciata* populációinak fő Magyarországi előfordulási helyeit a 2. függelékben szemléltetem.

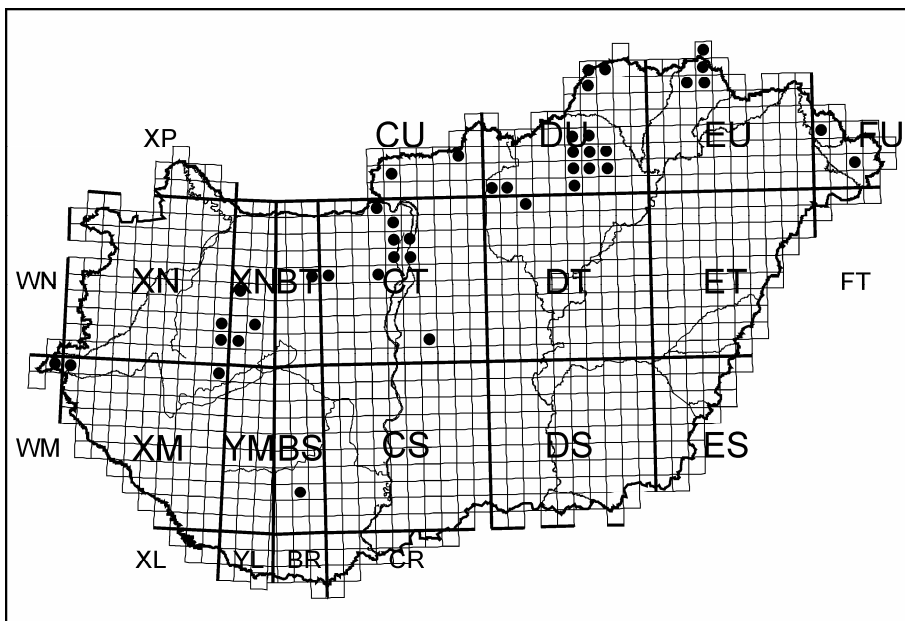
A két ökotípus között a különbség a lárvákat adoptáló *Myrmica* hangyafajok tekintetében is megfigyelhető. A lápréti ökotípus (= *M. alcon*) hangyagazdái az alábbi hangyafajok lehetnek: *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846, *My. ruginodis* Nylander, 1846 és a *My. rubra* (Linnaeus, 1758) (Elmes & Thomas 1987a, b; Thomas et al. 1989; Elmes et al. 1991a, b, 1994; Akino et al. 1999). Vele szemben a szárazgyepi ökotípusnak (= *M. rebeli*) eltérő hangyagazda fajait találták Európa különböző részein. Míg Nyugat-Európában főleg a *My. schencki* Viereck, 1903 adoptálja a *rebeli* lárvákat, addig Közép- illetve Közép-kelet Európa alacsony magasságokban fekvő területein a *My. sabuleti* Meinert, 1860 a fő hangyagazda (Meyer-

Hozak 2000). További lehetséges potenciális gazdafajok: *My. scabrinodis* Nylander, 1846, *My. sulcinodis* Nylander, 1846, *My. specioides* Bondroit, 1918, *My. lonae* Finzi, 1927 és a *My. schencki* (Steiner et al. 2003; Schlick-Steiner et al. 2004; Sielezniew et al. 2004; Tartally & Csősz 2004).



4. ábra. A *Maculinea alcon* Európai elterjedése (Wynhoff 2001).

Az utóbbi populációkat gyakran azonosították a *M. rebeli xerophila* Berger, 1946 alfajjal, melynek típuslelőhelye Rochefort környékének (Belgium) mészköves területe (Bálint 1996). Mivel azonban a típus-populáció kipusztult (Munguira & Martin 1997), nehézségekbe ütközik annak vizsgálata, hogy ez a populáció milyen genetikai rokonságban áll más, *Gentiana cruciata*-n fejlődő populációkkal.



5. ábra: A *Maculinea alcon* magyarországi elterjedése (Varga 1999; Bálint et al. 2006; Varga Z. személyes gyűjtései alapján). Az UTM cellákhoz tartozó lelőhelyeket és azok koordinátáit a 3. függelék tartalmazza.

A két ökotípus areája átfedi egymást, és megegyezik lárvális tápnövényeik, illetve legfontosabb hangyagazda fajaik szimpatrikus elterjedésével (4-5. ábra, 3. függelék). A szárazréti ökotípus areája a Pireneusoktól a Kaukázusig és Kis-Ázsiáig, míg a lápréti ökotípusé Nyugat-Európától Dél-Szibériáig terjed (Hesselbarth et al. 1995; Bálint 1996; Wynhoff 1998). Érdekes módon Közép-Európa délkeleti részein számos hegyvidéki “*cruciata*” típusú populációban egyszínű barnás-feketés “*alconoid*” nőtények fordulnak elő (pl. Erdély mészkőhegyei, a Szlovéniai karszt, a Dinári-hegységek Albániáig és a Rila-Rodope masszívum), ezzel szemben pl. a Balaton-felvidéken és a Bakonyban, illetve Északkelet-Magyarországon előforduló “*pneumonanthé*” típusú populációkban kékes

szárnytő-behintésű, pettyezett “*rebeloid*” nőtények figyelhetők meg (Varga személyes közlés). Dél-Szibéria és Kazahsztán hegyvidéki részein a két alak nem különül el élesen, a magas fűvű sztyeppréteket “átmeneti formák” népesítik be, melyek olyan nagytermetű *Gentiana* fajokat használnak tápnövényként, mint pl. a *G. longifolia* (Varga & Woyciechowski személyes közlés).

1.5. A hangyaboglárkák természetvédelmi helyzete

A nappali lepkék állományainak jelentős csökkenése, életterük beszűkülése kontinensünkön különösen nagymértékű. Ez a tendencia figyelhető meg a *Maculinea* genus fajainak esetében is, melyek átmeneti szukcessziós fázisú vagy extenzív gazdálkodással létrehozott és kezelt habitatokhoz kötődnek. Ezek az élőhelyek láprétek (*M.alcon* lápréti ökotípusa, *M. teleius*, *M. nausithous*), irtásrétek (*M. arion*), mészkő és dolomitsziklagyepek (*M.alcon* szárazgyepi ökotípusa). Az ilyen élőhelyek részint az intenzív gyepgazdaság, részint a művelés felhagyása miatt egyre jobban visszaszorulnak, ezért számos hangyaboglárka populáció pusztult ki az elmúlt évtizedekben. A *Maculinea* fajok napjainkra a legveszélyeztetettebb nappali lepkék közé tartoznak, és Európa-szerte védelmet élveznek (3 faj ún. „közösségi jelentőségű” faj, illetve valamennyi faj benne van az európai lepkék Vörös Könyvében), számos esetben az élőhelyeikkel együtt (Elmes & Thomas 1992; Munguira & Martin 1997).

A *Maculinea* populációk fennmaradása szempontjából a legfontosabb tényező a hangyagazda populáció megfelelő denzitása. Meghatározó továbbá a tápnövény állomány nagysága, illetve annak eloszlása az élőhelyen.

Például a *M. alcon* lárváinak optimális az, ha a *Gentiana* sarjtelepek egy nagy területen elszórtan nőnek (nem néhány nagyobb foltban), így számos „gazdabolynak” van lehetősége a hernyók befogadására. Ebben az esetben csökken a hernyók közötti versengés, nő azok túlélési rátája. Mivel az imágók többféle nektárforrást fogyasztanak, ennek a faktornak jóformán elhanyagolható a szerepe (Elmes & Thomas 1992).

A gyakorlati természetvédelem feladata az, hogy a megmaradt populációk élőhelyén fenntartsa a hagyományos gazdálkodást (pl. kaszálás, legeltetés), vagy az eltartó képességet növelő új területkezelési módszereket dolgozzon ki. Az idejében elkezdett védelmi intézkedések (melyet adott fajra és élőhelyre terveztek meg) igen jó eredménnyel kecsegtetnek, sokszor a leromlott populációk gyors felvirágzását hozzák (Thomas 1991). A siker eléréséhez azonban elengedhetetlen a szakemberek személyes irányítása és a folyamatos monitoring, vagyis annak a nyomon követése, hogy a tervezett beavatkozást az erre hivatott szervek a megfelelő időpontban és szakértelemmel hajtják-e végre. Ezzel szemben a már kipusztult populációk visszatelepítése sokkal költségesebb, az eredeti állapot visszaállítása sohasem lehetséges (Elmes & Thomas 1992).

A *M. alcon* szárazgyepi ökotípusának populációi természetközeli vagy féltermészetes élőhelyeken fordulnak elő. Állapotuk, szukcessziós stádiumuk fenntartásához legtöbbször emberi beavatkozás szükséges. Csak néhány olyan élőhely ismert, ahol a talaj tápanyagszegénysége, vagy a vadállomány legelő hatása nem engedi a növénytakaró záródását. Azokban a száraz-félszáraz gyepekben, ahol természetvédelmi beavatkozásra van szükség, a kutatások a juhval végzett legeltetést tartják az egyik lehetséges megoldásnak, mivel ezek az állatok nem rágják le a *G. cruciata* hajtásait,

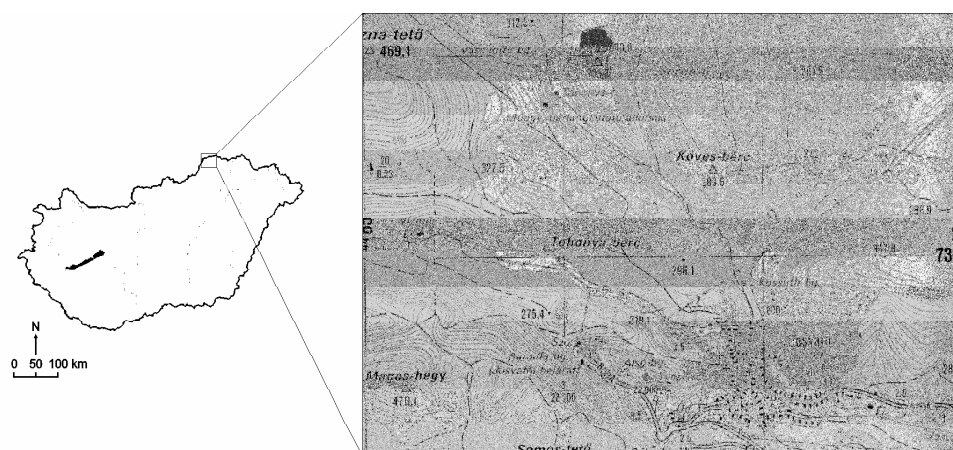
ellentétben a szarvasmarhával. A kezelést a területen évente két-három alkalommal ajánlják elvégezni, ami több szempontból is előnyös. Egyrészt a birkanyájjal történő legeltetés elősegíti a tárnicsok kiemelkedését a környező vegetációból, miközben a *Maculinea* peték biztonságban vannak a növényevőktől. Másrészt a legelő állatok taposása kedvezően hat a tápnövény és a hangyagazda populációira, mivel az egyre nyíltabbá váló növényzet elősegíti azok terjedését (Wynhoff 1996). Ez a fajta kezelési mód mindenekelőtt a *M.alcon* atlantikus fenyér-jellegű élőhelyein alkalmazható, ahol a juhval való legeltetés hosszú történelmi múltra tekinthet vissza.

Az általunk kutatott élőhelyen (Aggteleki karszt, Tohonya-völgy) a fentiekben ajánlott kezelést nem volt módunkban alkalmazni a célra alkalmas méretű birkanyáj hiánya miatt. Ezért a helyi lehetőségekhez alkalmazkodva megpróbáltunk egy új, kombinált természetvédelmi eljárást kifejleszteni (nagy mozgásigényű hucul lovakkal végzett „véletlenszerű” legeltetés és a tenyésztőidőszak végén holt szervesanyag-eltávolítás, gépi kaszálás), ami ötvözi a hagyományos és modern gazdálkodás előnyeit. Az elvégzett munkát és annak eredményeit a dolgozat 4. fejezetében ismertetem részletesen.

2. Vizsgálati terület

2.1. Földrajzi helyzet

A vizsgált populáció elterjedési területe megközelítőleg 3 ha, amely egy enyhén lejtő, lapos hegyháton a Lófej és a Tohonya-völgy között húzódik az Aggteleki Nemzeti Park és Bioszféra Rezervátum átmeneti zónájában. (Jósvafő, 48°29'É/20°32'K; 290 m) (6. ábra). Az élőhely a hegyszajki beosztás alapján az alacsonyhegységi-dombsági szintben foglal helyet. A táj, hovatartozást illetően nem tartozik szorosan az Északi-középhegységhez, hanem szerkezetileg az ÉNy-i Kárpátok belső vonulatához tapad, és részben a medencékre is áthúzódó Gömör-Tornai-karszt része (Ujvárosy 1998).



6. ábra: A tohonya-völgyi *Maculinea alcon* populáció elterjedési területe.

2.2. Geológiai és talajtani sajátosságok

A karsztterületen a két leggyakoribb kőzet a mészkő és a dolomit, melyek a középső és a felső triászból származtathatók, és tiszta képződményeknek tekinthetők. A talaj miocén korból származó, szubtrópusi terra rossa talajra épül fel. Ez a kevésbé hidratált vasvegyületektől élénkvörös (rubifikáció), enyhén kilúgozott, közel semleges kémhatású talaj gyengén humuszos, agyagos szerkezetű. Az utolsó természetes vegetációt alkotó tölgyesek főleg agyagbemosódásos barna erdőtalajokat hoztak létre rajta, az előzőektől gazdagabb humusztartalommal. A mezőgazdasági művelés céljára kiírtott erdők helyén a nagyobb reliefenergiájú helyeken a talajréteg vastagsága csökkent, míg a laposabb dombháton az agyagbemosódás és a betömörödés folytatódott (Gyulai 1983; Zámbó 1998). A fent említett edafikus körülmények (mészkő alapkőzet, bázisokban gazdag vörös agyaggal borítva) rendkívül kedvezőek a fajgazdag félszáraz gyepek kialakulására (Varga-Sipos & Varga 1997).

2.3. Klimatológiai sajátosságok

Az éghajlat mérsékelt csapadékos kontinentális, hosszú nyárral és a Kárpátok közelsége miatt erős hegyvidéki hatással. Az évi középhőmérséklet a Jósvafői mérőállomás 1989-2004 közötti méréseinek átlagában $9,1\text{ }^{\circ}\text{C}$, a havi átlagos középhőmérséklet $-2,2$ és $19,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ között alakul (1. táblázat).

Az évi napfénytartam az 1900 órát nem haladja meg, a sugárzás értéke $4300\text{--}4400\text{ MJ/m}^2$. A tenyészidőszak 175 nap (Ujvárosy 1998). A téli

időszak hosszú ideig tart. A januári középhőmérséklet a többi hónaptól eltérően igen tág határok között változik: 1994-ben pl. 1,4 °C volt, míg 2004-ben -4,4 °C. A fagyos napok száma 120-130, az utolsók április végére esnek. A hótakarós napok száma évente 40, az átlagos maximális hóvastagság 50 cm. Az uralkodó szélirány ÉNy-i (Ujvárosy 1998).

A csapadékmennyiség a többi hegyvidékhez képest alacsony, a 16 éves átlag 606,5 mm. A legcsapadékosabb a július, majd a június - május, a legszegényebb a január.

1. táblázat: A havi átlagos középhőmérséklet (°C) értékei a Tohonya-völgyben (a számítások az 52813 számú mérőállomás 1989-2004 között rögzített adatai alapján készültek).

Január	Február	Március	Április	Május	Június
-2,2	0	4,5	9,7	14,7	17,7
Július	Augusztus	Szeptember	Október	November	December
19,5	19,5	14	9	3,1	-0,5

2.4. Vegetáció

Az élőhely növényzete számos változáson ment keresztül az elmúlt évtizedek során. A természetes vegetáció eredetileg egy nagy kiterjedésű, kevert állományú gyertyános-tölgyes (*Quercus petraeae-Carpinetum*) volt, melyet a fakitermelés után felszántottak és fokozatosan mezőgazdasági művelés alá vontak. A 60-as években a területen folytatott növénytermesztéssel felhagytak, így a természetes szukcesszió eredményeként egy magas produkciójú félszáraz gyeperdő (*Cirsio-*

Brachypodium) alakult ki, magas növésű fűfajok dominanciájával. A területet a 70-es évektől a 80-as évek elejéig kaszálóként, ezután (meglehetősen rendszertelenül) legelőként használták. A 80-as évek végén a hucul lovak betelepítésével intenzív legelés és taposás vette kezdetét, amelynek következtében a vegetáció a 90-es évek közepére erősen degradálódott, lehetővé téve néhány kétszikű dinamikus terjedését (pl. *Agrimonia eupatoria* L. (közönséges párlófű), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (mezei aszat), *Stenactis annua* (L.) Nees (egynyári seprence), stb). A sok vaddisznó-túrásban számos „pioneer” stádiumhoz kötődő növényfaj jelent meg, mint pl. az *Adonis aestivalis* L. (nyári hérics), *Berteroa incana* (L.) DC. (hamuka), *Bifora radians* M. Bieb. (poloskagyom), *Consolida regalis* S. F. Gray (mezei szarkaláb), *Papaver rhoeas* L. (pipacs). Az élőhely leromlásának következtében (Dósa szóbeli közlemény) mind a *Maculina alcon*, mind a *Gentiana cruciata* populációjának méretében csökkenő tendenciát észlelt a 90-es évek végére.

A Tohonya-hátat változó gyakorisággal látogató hucul ménes extenzív legeltetése egyaránt okozhat túl- és alullegettetést, ráadásul a cserjésedést és gyomosodást sem akadályozza. Így nem elegendő a *Maculinea*-k számára kedvező mérsékelt sűrű, rövidfüvű gyeppállapot fenntartásához. Ezért a 2001-től megkezdett természetvédelmi kezelés keretében a területen először szelektív cserjeírtást és szárzúzózást végeztek, illetve a későbbi kaszálhatóság érdekében a vaddisznótúrásokat sekély tárcsázással egyengették. Jelenleg a területet évente a tenyészedőszak végén rendszeresen lekaszálják. Ez a beavatkozás minden év szeptemberében történik, miután a lárvák adoptálása már befejeződött, és a kezelés nem okozhat kárt a *Maculinea* populációban.

A habitat növénytársulásának konstans és szubkonstans fajai az alábbiak:

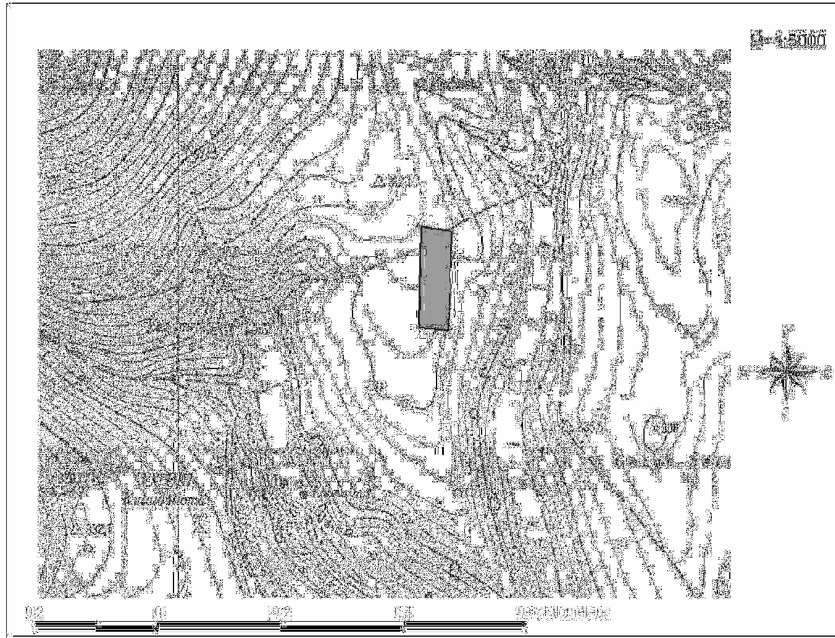
(i) A terület tárcsázatlan részein: *Arrhenatherum elatius* (L.) P.B. ex J. et C. Presl (franciaperje) (V), *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. (tollas szálkaperje) (IV), *Festuca rupicola* Heuff. (pusztai csenkesz) (V), *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (L.) Gaud. (karcsú perje) (IV), *Agrimonia eupatoria* L. (IV), *Euphorbia cyparissias* L. (farkas-kutyatej) (V), *Galium verum* L. (tejoltó galaj) (V), *Leontodon hispidus* L. (közönséges oroszlánfog) (IV), *Plantago media* L. (réti útifű) (IV), *Rumex acetosa* L. (mezei sóska) (IV), *Taraxacum officinale* Weber. (gyermekláncfű) (V), *Trifolium repens* L. (fehér here) (IV).

(ii) A terület tárcsázott részein: *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (V), *Agrimonia eupatoria* (IV), *Euphorbia cyparissias* (IV), *Galium verum* L. (V), *Glechoma hederacea* L. (kerek repkény) (IV), *Rumex acetosa* (IV), *Taraxacum officinale* (V), *Trifolium pratense* L. (réti here) (IV), *T. repens* (V). (Bővebb leírás: ld. Varga-Sipos & Varga 1997; Sipos & Varga 1998; Varga et al. 2000).

2.5. Mintavételi terület

A *Maculinea* populáció élőhelyén belül egy 0,75 ha kiterjedésű mintavételi területet választottunk ki (7. ábra). Először a kutatási területünkről műholdas helymeghatározó műszer (GPS) segítségével részletes térképet készítettünk, majd a területet 10 x 10 m-es kvadrátokra osztottuk fel, melyek határait számozott karókkal jelöltük meg. Ezeken a

kvadrátokon belül végeztük a jelölés-visszafogás vizsgálatokat, valamint ezekben az egységekben történt a tápnövények térképezése és a peték számlálása is.



7. ábra: A mintavételi terület (2002-2006).

3. Jelölés-visszafogás vizsgálatok

3.1. Bevezetés

A *Maculinea alcon* szárazgyepi ökotípusának populáció ökológiája jól tanulmányozott, annak köszönhetően, hogy az obligát szociálp parazita, myrmecophil hangyaboglárkák biológiájának kutatása a múlt század 90-es éveitől kezdve igen intenzív volt (Hochberg et al. 1992, 1994; Elmes et al. 1996; Clarke et al. 1997; Thomas et al. 1998a). Élőhelyeik nagysága általában mindössze néhány hektár. Populációik ezen a szűk területen belül többnyire nagy egyedszámúak, ami a „kakukk” stratégiának köszönhető jó forráshasznosításból adódik (Thomas & Wardlaw 1992). Wynhoff (1996) beszámolójában egy észak-spanyolországi populáció esetében 600 egyed/ha denzitást említ egy négyhektáros biotópban. Ez az érték a faj abundanciájára jellemző. Az imágók ivararánya 1:1 körüli, bár egyes vizsgálatokban a nőstények arányát valamivel többre becsülték (1,2:1) (Wynhoff 1996; Meyer-Hozak 2000). Az eddigi kutatások szerint a populációk mozgási értelemben zártak, migráció alig figyelhető meg (Elmes & Thomas 1992; Kockelke et al. 1994). Ezzel szemben populációdinamikai szempontból a többi nappali lepkefajhoz hasonlóan a nyitottság jellemző, mivel a lepkék kikelése a bábokból és az imágók pusztulása végéig folyamatos a rajzás során, így az állomány fokozatosan lecserélődik a repülési időszak alatt. A rajzáscsúcskor az egyedek száma a teljes populáció nagyságának mintegy 30%-át teszi ki, egyes fajok esetében ez az érték alig haladja meg a 10%-ot (Settele et al. 2000). Az egyes egyedek élettartama ennek megfelelően rövid.

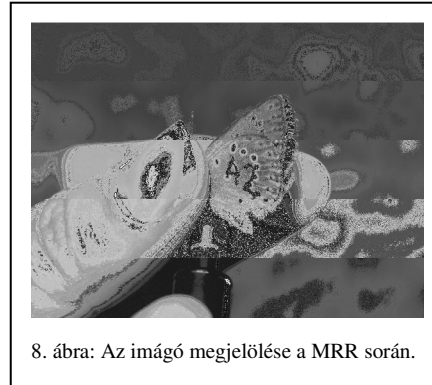
A populációk egyedszámának becslésére kifejlesztett (ma már klasszikus) módszer az ún. jelölés-visszafogás módszere (Mark-Release-Recapture), mely eredményesen használható a nappali lepkék esetében is. (Blower et al. 1981; White et al. 1982; Gall 1985; Demeter & Kovács 1991; Settele et al. 2000; Cizek & Konvicka 2005; Nowicki et al. 2005a). A módszer lényege az, hogy a mintavételi időszak alatt a populáció minél több tagját fogják meg és jelölik, majd elengedik az egyedeket. Megfelelő idő elteltével újabb mintavételezést végeznek, melyek során a jelölt és a jelöletlen egyedek arányából becsülhető a populáció egyedszáma és számos más populációt jellemző paraméter. A vizsgálatok révén kapott információk elengedhetetlenek a fajok aktív védelméhez, felhasználásuk a fajmegőrzési programok kidolgozása során döntő jelentőségű, ugyanakkor jó kiindulópontjai egy hosszú távú monitoring vizsgálatnak is (Thomas 1995; Settele et al. 1996; Maes et al. 2004; Nowicki et al. 2005b).

Munkánk célkitűzése az volt, hogy a többszörös jelölés-visszafogás módszer segítségével három egymást követő évben (2002-2004) megbecsüljük a tohonya-völgyi *M.alcon* populáció dinamikáját leíró változókat (látszólagos túlélési rátát az egyes mintavételi események között, a visszafogási valószínűséget a mintavételi események során, a populációnagyságot és az ivararányt az egyes mintavételi napokra), valamint információt szerezzünk a lepkeállomány stabilitásáról. A látszólagos túlélési ráta és a visszafogási valószínűség becsült értékeiből következtethetünk a populáció mozgási értelemben való nyitottságának a mértékére. A mintavételi napokra tett egyedszámbecslések ábrázolásával a populáció rajzágörbét kapjuk meg, amit szükséges a hímekre és a nőstényekre külön-külön is elvégezni. Az így kapott görbék jó képet adnak a rajzás alatti

ivararány változásáról. Ha ezt kiegészítjük az egyes napokra tett ivararány-becsléssel (ami nem a becsült, hanem a fogott egyedek számán alapul), megállapítható, hogy az egyes mintavételi események idején mennyire tér el a hímek és nőstények aránya az 1:1-től.

3.2. Mintavétel

A vizsgálatokat naponta végeztük, így egy napot egy mintavételi eseménynek tekinthetünk. A lepkéket hálózattal fogtuk meg. Nemük meghatározása után a szárnyuk fonákára XF alkoholos filctollal egyedi azonosító számot írtunk, majd elengedtük őket. A jelölés sokáig felismerhető marad, a



8. ábra: Az imágó megjelölése a MRR során.

lepkék túlélését és viselkedését nem zavarja, ahogyan ezt számos terepi fényképfelvétel bizonyítja (8. ábra). Az elvégzett munkákról végig jegyzőkönyvet vezettünk, amelyben feltüntettük a fogás-visszafogás pontos időpontját és helyét (a területen kijelölt 10x10 m-es kvadrátok alapján), valamint a fogott egyed számát és nemét. Összesen 2002-ben 11 mintavételre került sor június 15. és június 27. között, 2003-ban 10 alkalommal vettünk mintát június 14. és június 23. között, 2004-ben június 23. és július 16. között 20 mintavétel volt.

3.3. Adatelemzés

3.3.1. Alkalmazott modellek

A jelölés-visszafogás vizsgálatok adatainak elemzésére számos modellt fejlesztettek ki, de ezek a számítási módszerek különböző feltételezéseken alapulnak (Lincoln 1930; Fisher & Ford 1947; Bailey 1951; Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965; Manly & Parr 1968; Pollock 1982; Brownie et al. 1985; Lebreton & Pradel 2002). Bizonyos mértékig megengedhető, ha a kiválasztott állat nem teljesít egyet vagy többet ezek közül a kikötések közül, de egy elemző módszert nem szabad alkalmazni anélkül, hogy amennyire csak lehetséges, ne biztosítanánk azt, hogy a módszerrel együtt járó feltételezések ne teljesüljenek (Southwood 1984).

Az alkalmazott adatelemzési módszereknek két fő csoportját különböztetjük meg. A zárt modelleket (i) olyan esetekben alkalmazhatjuk, amikor a vizsgálati periódus az állatpopulációban zajló demográfiai és mozgási folyamatokhoz képest igen rövid (pl. egy kis emlős populáció mintavételezése, a szaporodási perióduson kívül). A legegyszerűbb ilyen típusú modell a Lincoln-Petersen index, mely szigorú feltételrendszere alapján igen korlátozott gyakorlati alkalmazhatóságú, de fontossága megkérdőjelezhetetlen a fogás-visszafogás vizsgálatok elméleti háttérének kidolgozásában (lásd részletesen: Lincoln 1930; Southwood 1984; Demeter & Kovács 1991).

Velük szemben a nyílt modellek (ii) megengedik a mintavételi alkalmak között a populáció egyedszámának változását (növekedés: bevándorlás – születés vs. csökkenés: kivándorlás – halálozás révén). Ezek a modellek

megkövetelik az egyedek visszafogás történeteinek pontos nyomon követését. Legismertebb közülük a Jolly-Seber (JS) sztohasztikus modell (ill. a Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell), mely az irodalom szerint a legalkalmasabb módszer a jelölés-visszafogás adatok kiértékelésére (Blower et al. 1981; Demeter & Kovács 1991). A modellt számos esetben alkalmazták nappali lepkefajok populációi esetében is (Meglécz 1998; Schtickzelle et al. 2002; Árnýas et al. 2005; Nowitcki et al. 2005a, b, c).

A módszer feltételei:

- többszörös mintavétel (legalább 3 szükséges)
- a populáció jelölt és jelöletlen egyedeinek befogási valószínűsége azonos
- két egymást követő mintavétel között a jelölt álatok túlélési valószínűsége azonos
- a jelölt egyedek nem veszítik el jelölésüket, az a visszafogáskor felismerhető
- a mintavétel viszonylag rövid ideig tart.

A modell szerint a populáció mérete (N) az i -edik mintavétel idején:

$$N_i = \frac{M_i n_i}{m_i}$$

ahol:

n_i : az i -dik minta teljes fogásszáma

M_i : az i -dik időpontban, a populációban jelenlevő jelölt egyedek száma

m_i : az i -dik mintában lévő jelölt egyedek száma.

Mivel az elvándorlás és a halálozás miatt nem tudjuk pontosan, hogy az i -dik időpontban hány jelölt egyedünk van a populációban, ezért az M_i értékét az alábbi képlet alapján becsüljük:

$$M_i = m_i + \frac{z_i R_i}{r_i}$$

ahol:

R_i : azon egyedek száma, melyeket az i -dik mintavétel előtt megjelöltünk, de az i -dik mintában nem fogtunk vissza, de később igen,

z_i : az i -dik mintavétel során visszafogott állatok száma,

r_i : az i -dik mintavétel során megjelölt állatok visszafogásainak száma összesen.

A jelölt egyedek bármelyik mintavételi időpontban való megfogási valószínűségét (p_i), az alábbi összefüggés adja meg:

$$p_i = \frac{m_i}{M_i}$$

A fenti változók mellett a túlélési valószínűség (φ_i) és a születések (bevándorlások) száma (B_i) is becsülhető:

$$\varphi_i = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + z_i}$$

és

$$B_i = N_{i+1} - \varphi_i(N_i - Q_i)$$

ahol a Q_i , a mintavétel során megfogott, de a populációba vissza nem engedett állatok száma.

A fenti módszer egyik változata, a Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell, amely annyiban különbözik az alapmodelltől, hogy csak a jelölt egyedek további visszafogásait használja fel, viszont nem veszi figyelembe a jelölt egyedek arányát a jelöletlenekhez képest (Schwarz & Arnason 1996; Schwarz & Seber 1999). Ez előnyös lehet olyan esetekben, amikor a jelölés és visszafogás más módszerrel történik (pl. madarak gyűrűzése és leolvasása), de a hátránya az, hogy az egyedszám közvetlenül nem becsülhető vele (Kőrösi 2006).

3.3.2. Populációdinamikai paraméterek becslése

A látszólagos túlélési rátát (ϕ) és a visszafogási valószínűséget (p) a MARK 4.0. programcsomagba beépített CJS modellekkel becsültem (White & Burnham 1999). A látszólagos túlélési ráta (ϕ) megmutatja, hogy adott mintavételi alkalomkor a populációban tartózkodó egyed mekkora valószínűséggel lesz a következő mintavételkor is a populációban. Tehát a ϕ értéke az emigráció mértékétől és az egyedek tényleges túlélésétől függ. A mozgási értelemben zárt populációk esetében a kivándorlási ráta nulla, a ϕ a túlélési rátával lesz egyenlő. A p értéke azt adja meg, hogy adott mintavételi alkalomkor a populációban lévő jelölt egyed mekkora valószínűséggel kerül bele a mintába (Kőrösi et al. 2004).

A Mark segítségével, a paraméterek kombinálása révén modelleket alkothatunk, amelyek közül szelekció révén választhatjuk ki azt, amely optimális, melynek elfogadjuk a becsléseit. A modellek Akaike-értékeik (AIC_c - Akaike's Information Criterion) alapján hasonlíthatók össze, amit a program a modell gazdaságosságából („parsimony”), illetve az adatokhoz

való illeszkedéséből számol ki (Hurvich & Tsai 1989). Minél kisebb egy modell AIC_c értéke, annál támogatottabb (Burnham & Anderson 1998). Alapmodellként a $\phi(gt)p(gt)$ modellt használtuk, ebben az esetben a túlélési ráta és a visszafogási valószínűség is időfüggő (t), és ivarokra nézve eltérő (g). Az alapmodell illeszkedését az adatokhoz a GOF („bootstrap goodness of fit”) tesztekkel vizsgáltuk.

Az ivararányok becsléséhez az adott napon fogott egyedszámot használtuk (Motulsky 1995). A becsült érték (r), a fogott hímek számának (m) és az összes fogott egyed (n) hányadosa:

$$r = \frac{m}{n}$$

A konfidencia intervallumot az alábbiak szerint számoltuk:

$$CI = r \pm 1,96 \left(\frac{r(1-r)}{n} \right)^{\frac{1}{2}}$$

A populáció egyedszámának becslése a POPAN-5 programcsomag Jolly-Seber modelljével történt, a becslést külön-külön a hímekre és a nőstényekre is elvégeztük (Arnason et al. 1998; Arnason & Schwarz 1999). A futtatott modell paraméterezése a MARK optimális modellje alapján lett beállítva (Schtickzelle et al. 2002; Kőrösi 2006).

3.4. Eredmények és megvitatásuk

3.4.1. Látszólagos túlélési ráta (φ) és visszafogási valószínűség (p)

2002-ben összesen 688 egyedet jelöltünk meg, amelyből 493 volt hím és 195 volt nőstény. A 688 jelölt lepkéből 292-t fogtunk vissza, tehát a jelölteknek 42,44%-át. 173 lepkét csak egy alkalommal, míg 34 példányt legalább háromszor visszafogtunk a mintavételi időszak során. 2003-ban összesen 806 lepkét jelöltünk meg a 10 mintavételi nap alatt, amelyből 566 volt hím és 240 pedig nőstény. A visszafogási arány 51,36% volt, 291 hímet és 123 nőstényt fogtunk meg újból. Ebben az évben 223 lepkét fogtunk vissza egy alkalommal, míg legalább háromszor 81-et. 2004-ben 20 mintavételi napra került sor, melyek során 780 egyedet jelöltünk meg, 507 hímet és 273 nőstényt. Az összes jelölt 42,7%-át fogtuk vissza, vagyis 333 egyedet. 188 lepkét egyszer, míg 66 lepkét legalább háromszor sikerült visszafognunk.

A 2002-es és a 2004-es adatsoron végzett modellszelekció eredménye alapján a legtámogatottabb modell a $\varphi(.)p(t)$, vagyis a túlélési ráta időben állandó és azonos értékű a két ivarra nézve, míg a visszafogási valószínűség időben változó és megegyező a hímek és a nőstények esetében. 2003-ban a $\varphi(g)p(gt)$ modell bizonyult a legjobbnak, melyben a túlélési ráta konstans, és különböző értékű a két ivarnál, valamint a visszafogási valószínűség időben változó és eltérő a két nem esetében (2. táblázat, 9. ábra). A GOF-tesztek eredményei alapján kijelenthetjük, hogy mindhárom évi adatsornál az alapmodellek megfelelően illeszkedtek az adatokhoz, az illeszkedés hiánya

statisztikailag nem volt kimutatható. Az optimális modellek becsléseit a 2. táblázat és a 9. ábra mutatja.

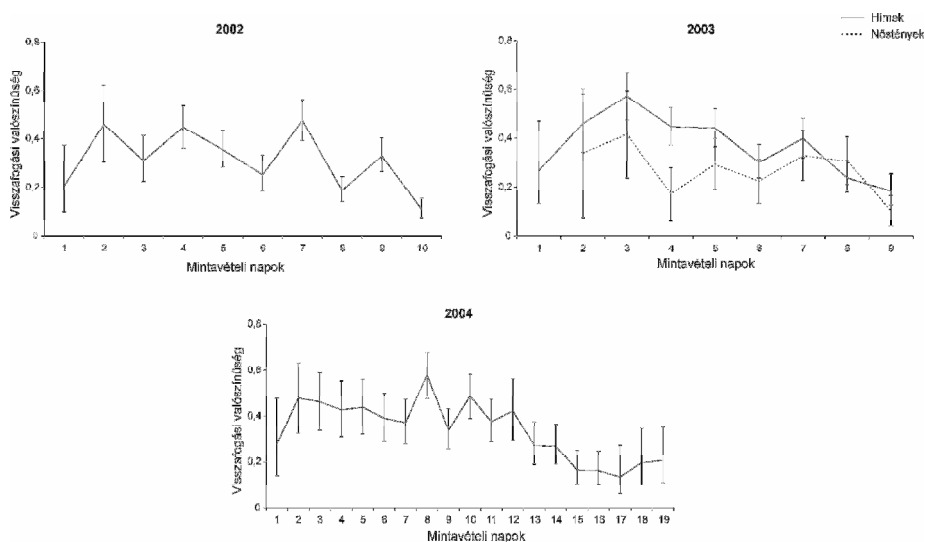
A látszólagos túlélési ráta értékekből megállapítható, hogy a 2002-ben és 2003-ban az állatoknak még a 20%-a sem tűnt el (elpusztult vagy elvándorolt) egyik napról a másikra. 2004-ben a φ becsült értéke alapján a populáció 25%-ának „veszett nyoma” két mintavétel között.

2. táblázat: A 2002- 2003 és 2004. évi adatsornál optimális modellek becslései a látszólagos túlélési rátára. SE: Standard hiba.

Év	Modell	Ivarok	Becsült (φ)	SE	95% CI alsó	95% CI felső
2002	$\varphi(.)p(t)$	-	0,832	0,013	0,804	0,857
2003	$\varphi(g)p(gt)$	Hímek	0,806	0,017	0,769	0,838
		Nőstények	0,946	0,025	0,868	0,979
2004	$\varphi(.)p(t)$	-	0,744	0,012	0,718	0,768

A visszafogási valószínűség (p) a populáció méretétől, nyitottságának mértékétől, faji jellegzetességektől és a mintavételi intenzitástól függ. A (p) értékei jelentős ingadozásokat mutatnak az egyes mintavételi napok között (9. ábra). Az irodalom és a terepi megfigyeléseink szerint egyes időjárási elemek nagyban befolyásolják a nappali lepkék aktivitását, így jelentős hatással vannak azok megfoghatóságára (Meglécz 1998; Körösi et al. 2004; Árnys & Tóth személyes észrevétel). A hőmérséklet, a páratartalom, a szélsebesség és a felhőzet mennyiségének változása a legfontosabb tényezők, amelyek a visszafogási valószínűség értékét módosíthatják. Körösi et al. (2004) munkájában a visszafogási valószínűség és a relatív páratartalom közötti pozitív összefüggésről számol be. A szerzők magasabb páratartalomnál az állatok fokozott aktivitását tapasztalták, ami (jobb foghatóságuk révén) a visszafogási valószínűség növekedését idézte elő.

Megfigyeléseink alapján a szél erősödésével és a felhőzet mennyiségének gyarapodásával jelentősen csökken a fogások száma, az állatok elülnek az aljnövényzetben és nehezkessé válik a megfogásuk. A lepkék alacsony intenzitású rajzását regisztráltuk azokban a déli órákban is, amikor a levegő hőmérséklete 30 °C fölé emelkedett. Az időjárási tényezők és a *M. alcon* aktivitásának vizsgálata a jövőben további célzott kutatásaink tárgyát fogja képezni.



9. ábra: A 2002- 2003 és 2004. évi adatsornál optimális modellek becslései a visszafogási rátára (p). A hibasávok a becslések 95%-os konfidencia intervallumait mutatják.

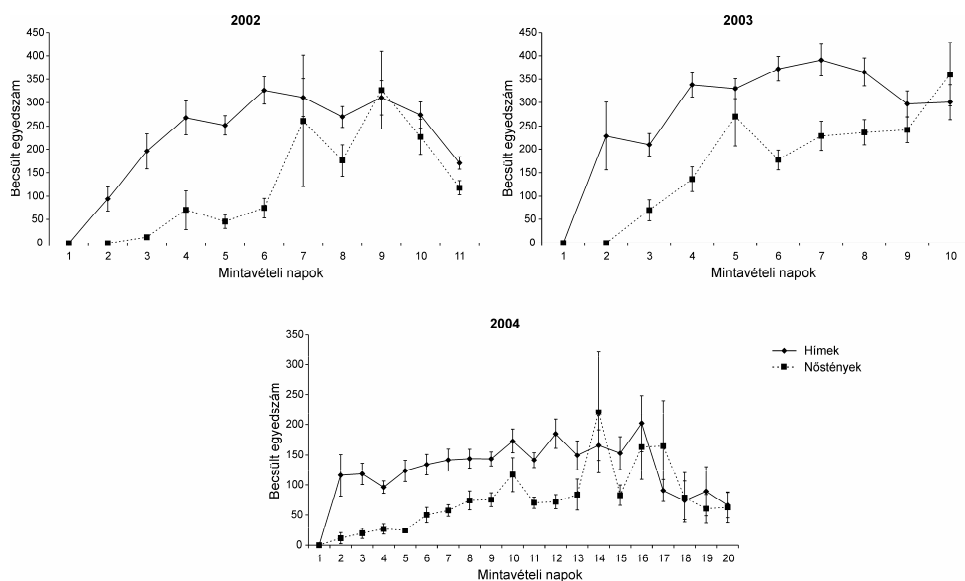
A 2003. évben mind a túlélési rátában, mind a visszafogási valószínűség értékeiben különbség volt a két ivar tekintetében. Ennek oka a hímek és a nőstények eltérő viselkedésében keresendő. A magasabb visszafogási ráta értékek a hímek esetében azzal magyarázhatók, hogy a párzótárs keresése miatt intenzívebben és magasabban repülnek, mint a nőstények, ezáltal könnyebb megfogni őket. A nőstények alacsonyabb magasságban való

repülésének oka pedig az lehet, hogy ők az aljnövényzetben lévő tápnövények megtalálására koncentrálnak, így nehezebben észrevehetők.

2004-ben a visszafogási ráta becsült értékei magasak voltak a 14. mintavételi napig, de ekkor egy hosszan tartó aszály következett be a területen. Jelentős mértékben lecsökkent a visszafogásaink száma. Ennek oka az, hogy a lepkék lehúzódtak a mintavételi területünk két oldalán húzódó hűvösebb völgyekbe, így csak jóval kisebb arányban fogtuk őket vissza. A becsült értékek azt mutatják, hogy a populáció mozgási értelemben zártnak tekinthető, a lepkék ragaszkodnak élőhelyükhöz, migráció nem jellemző a közösségre. Ezt az a terepi tapasztalat is alátámasztja, hogy a legközelebbi *M.alcon* populációban (a mintavételi területünktől kb. 1,5 km-re található) egyetlen általunk megjelölt egyedet sem találtunk a genetikai mintavételek során. Az eddig megfigyelt legnagyobb, egy egyed által megtett távolság 200-300 m volt (Kockelke et al. 1994; Peregovits et al. 2001). A kapott eredmények, a *M. rebeli* más mozgási értelemben zárt populációin végzett jelölés-visszafogás vizsgálatok túlélési ráta és visszafogási valószínűség becsléseihez hasonlóak (Nowicki et al. 2005a, b; Tóth J. publikálatlan adatok).

3.4.2. Egyedszámbecslés

Az eddigi vizsgálatok alapján a *Maculinea* fajoknál kétféle rajzásgörbét sikerült azonosítani (Peregovits et al. 2001; Árnýas et al. 2005, Nowicki et al. 2005c). Az egyikre fokozatos növekedés jellemző, a görbe csúcsa nagyjából a rajzási periódus közepén van, majd utána szintén egyenletes csökkenés következik.



10. ábra: A Jolly-Seber modell becslései 2002- 2003 és 2004-ben a populáció egyedszámára. A hibasávok a becslések standard hibáit mutatják.

A másik típusú görbe már a rajzás korai szakaszában eléri a maximumát, aztán egy hosszan elnyúló csökkenés figyelhető meg. Itt azonban meg kell jegyeznünk, hogy a rajzágörbék lefutását az időjárási viszonyok nagymértékben módosíthatják (10. ábra). A 2002. évben kapott harang alakú görbe azt jelzi, hogy a mintavétel időtartama lefedte a rajzási időszakot. 2003-ban a mintavétel néhány nappal hamarabb fejeződött be, mint ahogy a lepkék lerepültek volna, de a populáció nagyságáról és összetételéről így is szemléletes képet kapunk. Mindkét évben meleg, csapadékszegény időjárás előzte meg és jellemezte a rajzási időszakot (3. táblázat). A lepkék kelése és a populációjuk növekedése igen intenzív volt egyik mintavételi napról a másikra. Mind a rajzás csúcsa, mind pedig a lepkék lerepülése viszonylag gyorsan bekövetkezett. Ezzel szemben 2004. évben a repülési időszak hosszan elnyúlt az előző évekhez képest. Ennek oka a rajzási időszak első

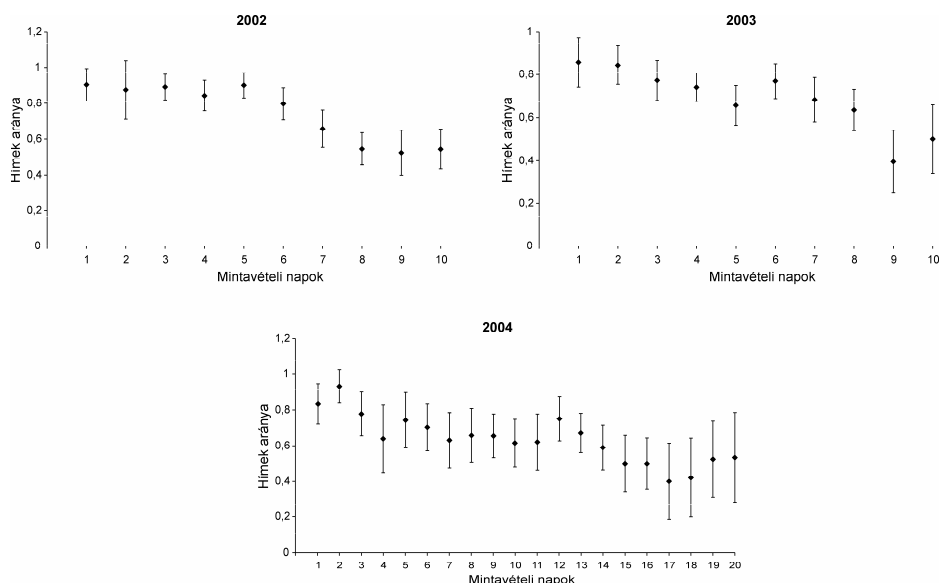
felében lévő, az átlagnál hűvösebb, csapadékos időjárás volt (3. táblázat). Ebben az évben egyébként az imágók kelése közel egy héttel később kezdődött, mint az előző években. A rajzáscsúskor a program a két nem esetében közel 100 egyeddel kevesebbet becsült 2004-ben, mint a korábbi években. Viszont ha figyelembe vesszük azt a tényt, hogy a repülési idő kb. másfél héttel tovább tartott az utolsó mintavételi évben, mint 2002-ben, illetve 2003-ban, és azt, hogy közel annyi egyedet jelöltünk meg 2004-ben, mint az előző években, akkor kijelenthetjük: a Tohonya-völgyi populáció stabil, egyedszáma megközelítőleg 900-1100 egyedre tehető az egyes években.

3. táblázat: A májusi és júniusi középhőmérséklet (°C) és a csapadékösszeg (mm) alakulása a vizsgált években.

Év	Középhőmérséklet		Csapadékösszeg	
	Május	Június	Május	Június
2002	16,8	18,7	42,9	82,1
2003	17,5	19,5	47,3	57,5
2004	12,3	16,7	93,1	116,6

3.4.3. Ivararány

Az ivararányok becslését minden mintavételi napra elvégeztük. A kapott eredmények jó összhangban vannak az egyedszám-becslésekkel (10-11. ábra). 2002-ben csak tíz napra tudtam becslést végezni, mert az utolsó mintavételi napon már nem fogtunk jelöletlen egyedeket, csak visszafogások történtek.



11. ábra: A becsült ivararányok az egyes mintavételi napokra 2002- 2003 és 2004-ben. A hibasávok a becslések 95%-os konfidencia intervallumait mutatják.

A repülési időszak múlásával a nőstények aránya fokozatosan növekedett, a mintavételek utolsó harmadában az ivararány közel került az 1:1-hez. A rajzás során megfigyelt jelentős ivararány-változás nemcsak a *Maculinea* fajoknál, hanem számos más nappali lepke esetében ismert jelenség (proterandria) (Wiklund & Fagertsröm 1977). A hímek korábbi megjelenésének oka az, hogy a kikelést követően még nem termékenyek, fajonként eltérően bizonyos időre van szükségük az ivarsejtjeik utolsó érési folyamatainak befejezéséhez. Velük szemben a nőstények azonnal fertilisek, még a kelés napján elkezdnek petézni, de petéik többségét csak a második napon rakják le (Peregovits et al. 2001). Azonban ha a teljes vizsgálati időszak során nézzük a jelölt egyedek számát, a nőstények száma minden évben jóval alatta maradt a hímekének (kb. 1:2). Ez az eredmény ellentmond a külföldi irodalomban szereplő adatoknak (Elmes et al. 1991a; Wynhoff

1996), viszont megegyezik Peregovits et al. (2001) Nagyszénáson végzett vizsgálatainak eredményével. A szerzők véleménye szerint a két nem eltérő viselkedéséből adódó, különböző foghatósági valószínűség az oka annak, hogy a nőstények kevesebbszer kerülnek a hálóba, mint a hímek. Azonban ez csak feltételezés, melynek igazolására további vizsgálatok szükségesek.

3.4.4. Összefoglalás

(i) A (φ) és a (p) becsült értékei alapján a vizsgált *Maculinea* populáció mozgási értelemben zártnak tekinthető, tehát a populációból nincs kivándorlás, illetve a populációba nincs bevándorlás. A visszafogási valószínűség értéke időben változó volt, a becsült paraméter ingadozásait a mintavételi alkalmak eltérő időjárási viszonyai okozhatták, mivel a mintavétel intenzitása azonos volt az egyes napokon.

(ii) Az egyedszámbecslés során kapott rajzásgörbék az időjárási viszonyoknak megfelelően alakultak. 2002-ben és 2003-ban a meleg-száraz körülmények miatt mind a rajzás csúcsa, mind pedig a populáció lerepülése viszonylag gyorsan bekövetkezett. 2004-ben a nyár eleji hűvös-csapadékos klíma a populáció lassú, fokozatos növekedését és a rajzási időszak elnyúlását okozta. Eredményeink alapján a tohonya-völgyi *Maculineaalcon* populáció stabil, egyedszáma mintegy ezer egyedre tehető a vizsgált években.

(iii) A rajzási időszakok elején a hímek aránya dominált a nőstényekkel szemben, mely különbség fokozatosan kiegyenlítődt. A repülés-periódus utolsó harmadában az ivararány 1:1-hez közelebbi lett.

4. A természetvédelmi kezelés eredményének vizsgálata

4.1. Bevezetés

A nappali lepke metapopulációk fennmaradása szempontjából az élőhely minősége hasonlóan fontos tényező, mint a folt mérete és izolációjának foka (Dennis & Eales 1997; Thomas et al. 2001; Anthes et al. 2003). Thomas et al. (2001) és WallisDeVries (2004) munkájukban hangsúlyozzák, hogy a fenti kritériumok nem vagylagosak, hanem egymást kiegészítőnek tekintendők. A lepkék élőhely preferenciáját leginkább az imágó stádium előtti egyedfejlődési szakaszok igényei határozzák meg, mivel a peték és a bábok rögzítettek, a hernyók pedig csak kis mobilitásúak (Porter 1992; Fartmann 2004). A kedvezőtlen időjárás, a táplálékhiány vagy a habitat pusztulásakor nem tudnak elmenekülni. Az élőhelyek minőségének kiértékelése alapján azonban kidolgozhatunk olyan élőhelykezelési irányelveket és javaslatokat, amelyek gyakorlati alkalmazásával biztosítható (a faj számára kulcsfontosságú területeken) az állomány hosszú távú fennmaradása.

A 90-es évek második felétől kezdve a tohonya-völgyi *M.alcon* populáció jelentős mértékű hanyatlása következett be. Az egyedszám csökkenésének egyik fontos indikátora a peték alacsony denzitása volt a tápnövényeken (Dósa személyes észrevétel). A bekövetkezett állapotért az élőhely degradációja, illetve túllegeltetése és taposása (hucul ménes és a vadállomány) révén tehető felelőssé. 2001-től kezdődött el a habitat rekonstrukciója, melynek kezdetén szelektív cserjeirtás történt, majd pedig a területet évente szeptemberben lekaszálták. A vadállomány méretének

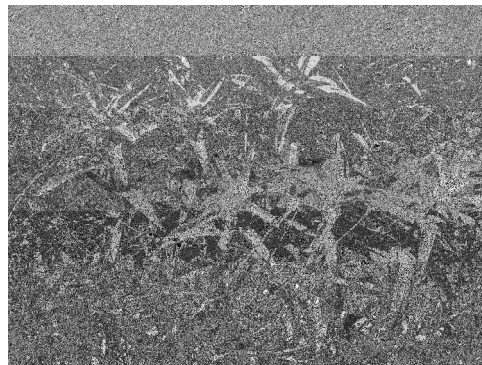
szabályozása és a lovak más területre való átszoktatása révén napjainkra már hozzávetőleg optimális zavarás éri az élőhelyet (a *Gentiana* populáció szempontjából), ugyanis a lovak az őzekkel szemben nem rágják le a tápnövény hajtásait, de taposásuk révén gyepházagok keletkeznek, ami előnyös feltételeket biztosít a *Gentiana* magoncok és sarjtelepek terjedéséhez.

Munkánk következő részében a természetvédelmi kezelés hatását kívántuk nyomon követni az élőhelyen, ezért célul tűztük ki a *Gentiana cruciata* állományának és a rajtuk elhelyezett peték mennyiségének részletes felmérését. Mivel a területen kutatócsoportunk tagjai már a kezelés előtt is több éven keresztül végeztek *Gentiana* térképezést és peteszámlálást, a jelenlegi és a korábbi vizsgálatok adatainak összevetése révén le tudtuk írni mind a tápnövény állományának alakulását, mind pedig a *Maculinea* populáció dinamikájának a változását a kezelés utáni időszakban. Bár a kezelési eljárásokat elsősorban a *Maculinea* populációk igényei alapján dolgoztuk ki, mégsem tekinthetők pusztán fajvédelmi stratégiáknak. A hangyaboglárkák ugyanis speciális ökológiai igényeik miatt úgynevezett ernyő fajok, amelyek az élőhely minőség indikátorai. A megfelelő élőhely-típus és szukcessziós stádium fenntartásával tehát nemcsak a *Maculinea alcon* populációja őrizhető meg, hanem más fajoké is, amelyek ezen habitatokhoz alkalmazkodtak.

4.2 A tápnövény (*Gentiana cruciata*) jellemzése

Az évelő *Gentiana cruciata* eurázsiai flóraelem, Észak-Spanyolországtól és Hollandiától kezdve elterjedt az egész kontinensen. Areája egészen

Nyugat-Szibériáig terjed (Peregovits et al. 2001). Élőhelye: mészkedvelő hegyi rétek, szőrfügyepek, irtásrétek, vágások, legelők (2. függelék: B). Jellemző, hogy egy többől több (1-14 db) hajtás eredhet, melyek magassága elérheti a 40-45 cm-t (12. ábra). Átellenes



12. ábra: *Gentiana cruciata* – Tohonya-völgy (2004).

állású, kissé húsos levelei lándzsásak, általában három jól kivehető párhuzamos érrel. A meddő levélrózsák levelei a szárlevelekhez hasonlóak. A négy cimpájú, kék virágok a felső levelek hónaljában ülnek (Farkas 1999). Virágzási ideje júliustól szeptemberig tart, egy hajtáson akár 100-120 virágkezdemény is megjelenhet. Védett növény.

4.3. Mintavétel és adatelemzés

Első lépésként feltérképeztük a kiválasztott 150 x 50 m-es mintaterületet a hegyháton található, kövel megjelölt térképezési magassági pontból kiindulva. A felmérés során megszámoztuk a területen található *Gentiana cruciata* töveket, majd pontosan rögzítettük azok helyzetét, hajtásaik számát és állapotát (4.A, B, C függelék). A hajtásokat, állapotukat tekintve három kategóriába soroltuk: (i) ép virágos, (ii) ép steril, (iii) leharapott.

Az élőhely természetvédelmi kezelése előtt a tápnövények felmérése és a peték számolása egy nagyobb mintavételi területen történt, mint a kezelés megkezdése után: 1992-ben és 1993-ban 75 kvadrátban, míg 1998-ban 200

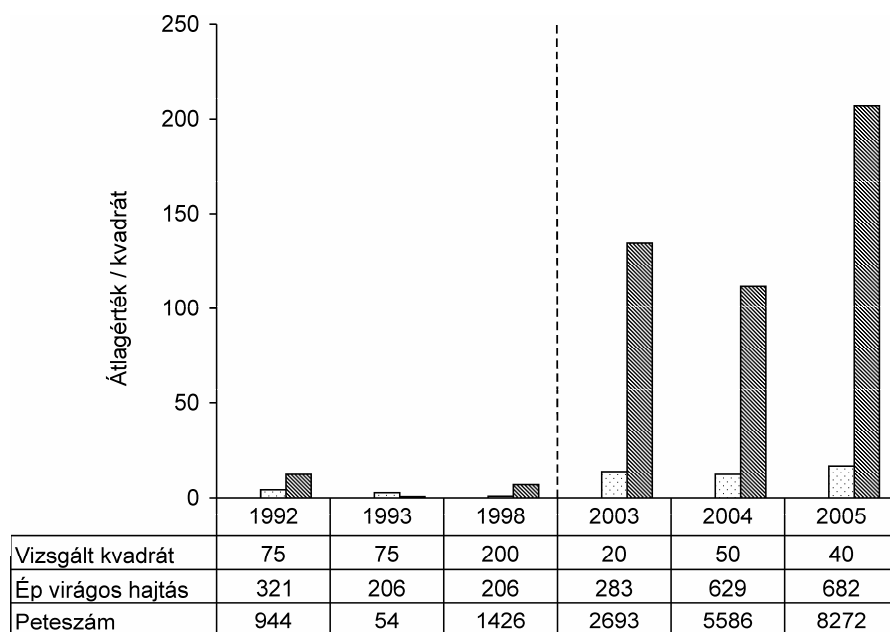
kvadrátban. 2003-ban csak 20 kvadrátban volt felvételezés. 2004-ben és 2005-ben részletes vizsgálatokat végeztünk az élőhelyen, melynek során 2004-ben 95 (átfogóbb mintavétel miatt, a 7500m²-es területen kívül további 20 kvadrátot jelöltünk ki), 2005-ben 75 kvadrátban végeztük el a *Gentiana* tövek térképezését. A peteszámlálás 2004-ben 50, 2005-ben 40 véletlenszerűen kiválasztott kvadrátban folyt. Vizsgálatainkat közvetlenül az imágók rajzása után végeztük (július eleje-közepe). Ekkorra a *Gentiana cruciata* vegetatív és generatív részei már jól láthatóak voltak, de a *M. alcon* lárvák még nem jelentek meg. Mivel a felvételezés módja lényegében ugyanaz volt a korábbi vizsgálatok során is, ezért az eredmények összehasonlíthatóak voltak a kezelés előtti évekkel.

Az adatok kiértékelését generalizált lineáris modellek (GLM) alkalmazásával végeztük. Mivel mind a hajtásszámok, mind pedig a peteszámok diszkrét változók voltak, ezért a modellekben Poisson eloszlást és logaritmikus kapcsolt függvényt alkalmaztunk (Crawley 1993, Francis et al. 1994). A hajtások különböző kategóriák közötti megoszlását a kezelés előtt és után Fisher-féle egzakt teszttel elemeztük (Crawley 1993). Az analízisekhez a GLIM 4 programcsomagot használtuk (Francis et al. 1994).

4.4. Eredmények

A véletlenszerűen kiválasztott kvadrátokban megszámloltuk a *Gentiana cruciata* töveket, majd azok hajtástípusainak (ép virágos, ép steril, leharapott) arányát meghatároztuk minden mintavételi időszakra (13. ábra). Mivel az egyes években a kvadrátok száma változó volt, ezért az egy kvadrátra eső átlagértékeket hasonlítottuk össze. A kezelést megelőző

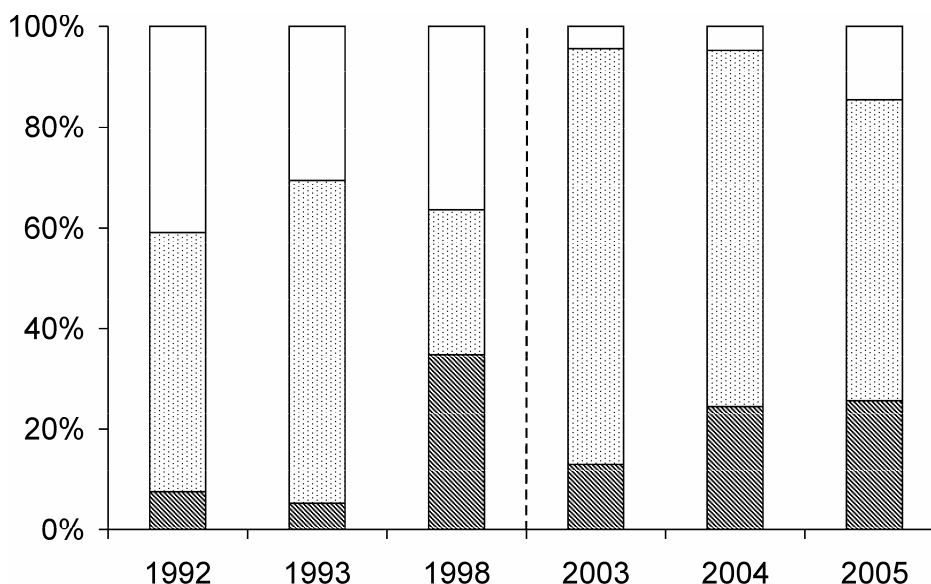
években az ép virágos hajtások aránya nagyon alacsony volt (2,68), megoszlásuk csökkenő tendenciát mutatott. Ezzel szemben a rekonstrukció elkezdése után számuk jelentősen növekedett (15,06), több, mint ötszörösére emelkedett az előző periódushoz képest. A két időszak között a különbség erősen szignifikáns ($\chi^2 = 27,4$, $df = 1$, $P < 0,001$) volt (13. ábra).



13. ábra: Grafikon – az ép virágos hajtások (pöttyös oszlop) és a peték számának (csíkos oszlop) egy kvadrátra eső átlagértékei az egyes mintavételi években. Táblázat – a vizsgált kvadrátok, az ép virágos hajtások és a peték száma az egyes években. A szaggatott vonal a terület kezelésének a kezdetét jelzi.

Mivel a *Gentiana cruciata* tövek megoszlását nem vizsgáltuk minden évben részletesen, ezért a tápnövény-populáció összehasonlítása (a két vizsgálati periódusban) a hajtástípusok megoszlásán alapult (14. ábra). A kezelés előtti és utáni évek jelentősen különböztek az ép virágos és a leharapott hajtások százalékos gyakoriságát illetően is ($\chi^2 = 1467$, $df=14$, $P <$

0,001). A rekonstrukciót megelőző években jóval magasabb volt a rágott (35,94%) és alacsonyabb az ép virágos hajtások aránya (48,14%), mint a kezelés utáni időszakban (rágott hajtások aránya: 7,88%; ép virágos hajtások aránya: 70,97%).



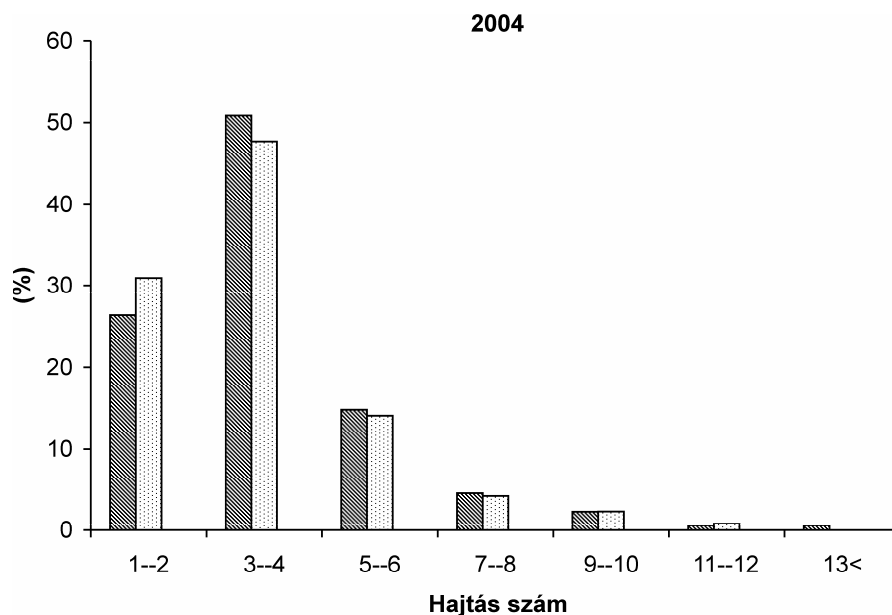
14. ábra: A hajtások megoszlása az egyes mintavételi években. Csíkos rész – ép steril hajtás, pöttyös rész – ép virágos hajtás, üres rész – leharapott hajtás. A szaggatott vonal a terület kezelésének a kezdetét jelzi.

2004-ben, a *Gentiana cruciata* tövek megoszlását összehasonlítottuk a teljes mintavételi területen és a random módon kiválasztott 50 kvadrátban, ezáltal tesztelni tudtuk azt, hogy van-e különbség a két területegységben talált tápnövények gyakorisága között. 527 tövet vételeztünk fel 9500m²-en, míg 251-et találtunk az 50 véletlenszerűen kiválasztott kvadrátban. Összesen 1928 hajtást számoltunk meg a 95 kvadrátban, ami átlagosan 3,65 hajtást jelent tövenként. A random módon kiválasztott kvadrátokban 890 hajtás volt,

ami 3,54 hajtás per tövet jelent. A hajtások kategorizálását két szempont szerint is elvégeztük. Egyrészt megállapítottuk az ép virágos, az ép steril és a lerágott hajtások arányát az összes 95 és a random módon kiválasztott 50 kvadrátban. A hajtástípusok megoszlása tekintetében szignifikáns különbséget találtunk a teljes mintavételi terület és az 50 random kvadrát között a ($\chi^2 = 11,9$, $df = 2$, $P < 0,01$). Ez a különbség azonban a lerágott hajtások számában jelentkezett, amelyek relatíve nagyobb arányban voltak jelen az 50 random kvadrátban (4,7%), mint átlagosan (2,6%). Ugyanakkor mind a random módon kiválasztott 50 kvadrátban, mind pedig az összes 95 kvadrátban az ép fertilis hajtások adták a hajtástípusok döntő hányadát, hozzávetőlegesen 70 %-át.

A következő lépésben a *Gentiana* töveket a hajtásszámuk alapján is kategóriákba soroltuk (15. ábra). Ebben az összehasonlításban az 50 véletlenszerűen kiválasztott kvadrát megoszlása nem különbözött szignifikánsan a területen tapasztalt átlagos megoszlástól. ($\chi^2 = 3,30$, $df = 2$, $P > 0.05$). Mind az 50 random, mind pedig az összes 95 kvadrátban leggyakoribbak a 3-4 hajtással rendelkező tövek voltak (megközelítőleg 49 %). Számottevő volt azonban az 1-2 hajtással rendelkező tövek aránya is (26,38 % az összes kvadrátban; 30,92 % az 50 random kvadrátban). Az állomány felmérése során csak igen kis számban találtunk nagyon nagy hajtásszámú töveket, mindösszesen 6 (ebből 2 az 50 random kvadrátban) tő volt, amelynek a hajtásszáma meghaladta a 10-et. (15. ábra). A 3-4 hajtással rendelkező tövek és az ép fertilis hajtások száma az összes 95 és az 50 véletlenszerűen kiválasztott kvadrátban rendkívül hasonló volt. A fenti eredmények alapján megállapíthatjuk, hogy az 50 random kvadrátban,

(amelyben a peteszámolást végeztük) reprezentatív volt tárnics tövek száma és megoszlása.



15. ábra: A hajtásaik száma alapján való megoszlása a *Gentiana cruciata* töveknek. Csíkos oszlop: a teljes mintavételi területen (9500m²), pöttyös oszlop a random módon kiválasztott kvadrátokban (5000m²).

Mivel a *Gentiana* térképezésén kívül minden évben történt peteszámlálás is, így meg lehetett vizsgálni a kezelés peteszámra gyakorolt hatását. Az élőhely rekonstrukciójának megkezdése előtt az egy kvadrátra eső átlagos peteszám igen alacsony volt (6,8), míg a kezelés utáni években ez az érték szignifikánsan megnőtt (160,3) ($\chi^2 = 45,4$, $df=1$, $P < 0,001$) (13. ábra). A másik különbség a két vizsgálati periódus között az, hogy eltérő a peték megoszlása az ép, a steril és a leharapott hajtásokon. A kezelést megelőző években az ép fertilis hajtások alacsonyabb aránya miatt a nőstények a rágott hajtásokra is petéztek (15,2%). 2002 után azonban az ép fertilis hajtások

száma erőteljesen megnövekedett, így a nőstények petéiket (98,9%) ezekre helyezték. A steril és a leharapott hajtásokon gyakorlatilag nem volt pete.

4.5. Eredmények megvitatása

Mivelhogy mind a peték, mind pedig a *Gentiana* tövek mennyiségéről részletes adatsorral rendelkezünk a természetvédelmi kezelés megkezdése előtti és utáni időszakból, lehetőségünk volt a rekonstrukció hatását megbecsülni a *Maculinea* élőhelyre nézve. A kezelés megkezdése utáni években nemcsak a tápnövények hajtásainak, hanem a *M.alcon* nőstények által lerakott petéknek a száma is jelentősen nőtt. A két intervallum között további eltérést mutattunk ki a *Gentiana* tövek hajtástípusainak megoszlásában is, ami jelentős hatással volt a lepkék peterakási viselkedésére. A kezelés előtti időszakban az ép virágos hajtások aránya alacsony volt, így a nőstények a sérült hajtásokra is nagy számban petéztek, ami jelentősen csökkentette az ilyen petékből kikelő hernyók túlélési esélyeit. A természetvédelmi kezelés utáni időszakban azonban szinte az összes petét az ép fertilis hajtásokon találtuk meg, vagyis a kezeléssel a hernyók túlélési esélyei is jelentősen megnöttek, hiszen reális túlélési esélye csak annak a hernyónak van, amely képes befúródni a tápnövény magházába, és ott a magvakkal táplálkozni (Thomas & Elmes 2001). Az eredmények alapján kijelenthetjük, hogy a *Maculinea alcon* nőstények előnyben részesítik az ép virágos hajtásokat a leharapottakkal szemben. Csak abban az esetben választják a rágottakat, ha az intakt fertilis hajtások aránya relatíve alacsony. A habitat regenerálódásának szintén figyelemre méltó jele az is, hogy a 2004-ben és 2005-ben felvételezett *Gentiana*-k túlnyomó

többsége aránylag fiatal tő volt. Ezek a növények viszonylag sűrűn, egymáshoz közel nőttek, így ideális peterakó helyet biztosítottak a *Maculinea* nőtények számára. A mintavételi területéről készült tápnövény térképek alapján megállapítható, hogy a tárnicsok sarjtelepei, melyek jellegzetes foltszerű eloszlási mintázatot mutatnak, erős vegetatív szaporodásban, ezzel együtt terjedőben vannak (4.A, B, C függelék). Hatékony sarjadzását figyelembe véve a *Gentiana* populáció akár egy nagyobb arányú magvesztéséget is túlélhet, ha az élőhely alkalmas a vegetatív reprodukcióra.

Abban az esetben, ha a mintavételi területen leszámolt peteszámot extrapoláljuk a teljes elterjedési területre, akkor a boglárkapopuláció nagyságáról a lerakott peték mennyisége alapján is képet alkothatunk. Eredményeink szerint a Tohonya-háton évenként kb. 13 000-15 000 petével számolhatunk, ami több száz kifejlett egyedből álló populációra utal.

Számos szerző említette már a peték denzitását és megoszlását a *M. alcon* lápréti ökotípusának populációi esetében (Hochberg et al. 1994; Van Dyck et al. 2000; Küer & Fartmann 2005; Nowicki et al. 2005d). Ezen tanulmányokban a peték denzitása tág határokon belül változott (4,7-17,8 pete per *G. pneumonanthe* hajtás). A szárazgyepi ökotípus pete-monitoring vizsgálatával azonban jóval kevesebb kutatás foglalkozott (Peregovits et al. 2001; Thomas & Elmes 2001). Thomas & Elmes (2001) egy hosszabb vizsgálati időszakról készített összefoglalást, amelynek során átlagosan 10,4 petét számoltak *G. cruciata* hajtásonként, míg Peregovits et al. (2001) Nagyszénásról hajtásonkénti 13,3 petét említ. A Tohonya-völgyi populáció esetében a kezelés előtti időszakban 3,3 a rekonstrukció megkezdése utáni periódusban 10,1 pete jutott átlagban egy tárnicsshajtásra. A kapott értékek

alapján jól látható, hogy a 90-es évek során a peték gyakorisága nagyon alacsony volt, a populáció szinte a kipusztulás szélére került. A rekonstrukció megkezdése utáni időszakban az egy hajtásra eső peték aránya a normális szintre emelkedett, ami az állomány regenerálódását jelezte. Hochberg et al. (1994) szerint, 0,75 pete per virág alatti érték esetén a peték denzitásától független a tápnövényen fejlődő hernyók mortalitása, ezzel szemben az előbbi gyakoriság felett erős pete-denzitás függés tapasztalható a lárvakori halálozási rátában. Virágkörönként 5 virágot feltételezve mi is meghatároztuk a Tohonya-háton az egy generatív szervre eső peteszámot. A kezelés előtti időszakban megközelítőleg 0,2-0,3, a rekonstrukció után 0,5-0,6 pete jutott egy *Gentiana* virágra. Ez azt jelenti, hogy még az élőhely rekonstrukció következtében megnövekedett peteszám is alatta van annak a határértéknek, amelyen felül a peték denzitása befolyásolja a lárvakori pusztulást.

Összességében megállapítható, hogy a *Maculinea* és a *Gentiana* populáció megőrzése érdekében végzett természetvédelmi kezelés sikeresnek bizonyult az élőhelyen. A terület gépi kaszálása és időszakos legeltetése megfelelő beavatkozás a habitat szukcessziós stádiumának és a közösség nagyfokú diverzitásának megőrzése céljából.

5. Peterakási preferencia vizsgálatok

5.1. Bevezetés

Mivel az összes *Gentiana* tő a Tohonya-hát viszonylag sík felszínén helyezkedik el, a hajtásoknak elméletileg az esélye arra, hogy a *Maculinea* nőstények rájuk petézzenek. A lepkék azonban szelektálnak a rendelkezésre álló tápnövények között, sokszor a számunkra megfelelőnek tűnő hajtásokat visszautasítják, másokat pedig előnyben részesítenek (Thomas & Elmes 2001; Küer & Fartmann 2005; Nowicki et al. 2005d). Így előfordulhatnak olyan helyzetek, amikor bár elegendő denzitású tápnövény-állomány tenyészik az élőhelyen, a *Maculinea*-k mégsem petéznek, majd a populációjuk kipusztul (Peregovits et al. 2001), vagy ellenkezőleg, egy kisebb tápnövény-csoport is viszonylag erős populációt képes fenntartani (Dolek et al. 1998; Meyer-Hozak 2000). Az optimális vegetációszerkezetnek és mikroklimatikus viszonyoknak meghatározó szerepe van a *Maculinea alcon* tápnövény szelekciójában, a lepkék elkerülik a sűrű, beárnyékolt növényzetet (Marktanner 1985; Kockelke et al. 1994; Dolek et al. 1998; Meyer-Hozak 2000).

A petéző nőstények szaporodási sikere nagyban függ attól is, hogy mennyire sikeresen találják meg az olyan tápnövényeket, amelyek beleesnek *Myrmica* hangyagazdáik mozgáskörzetébe. Arról viszont megoszlanak a vélemények, hogy ez véletlenszerűen történik-e, vagy a petéző nőstények valamilyen módon érzékelik a hangyabolyok jelenlétét. Van Dyck et al. (2000) szerint a nőstények felismerik a hangyagazdák mozgásrádiuszán belül eső *Gentiana* töveket, míg Thomas et al. (2001) azt állítják, hogy a *Myrmica*

fajok jelenléte nem befolyásolja a peterakást. Ennek a vitának az eldöntése további kutatásokat tesz szükségessé, de a terepi megfigyeléseink Thomas et al. (2001) hipotézisét erősítik meg.

Munkánk célkitűzése volt, hogy megállapítsuk azokat a tényezőket, amelyek befolyásolhatják a *Maculinea alcon* nőstényeket a peterakó hely kiválasztásában. Először elemeztük a peték mennyisége és a *Gentiana* tövek hajtásszáma közötti összefüggést, majd a peterakás szempontjából a hajtások legvonzóbb részeit, ill. szerveit határoztuk meg.

Mivel a *Gentiana* fajokon viszonylag ritkán jelennek meg pathogének, ezért ezeknek a specifikus kórokozó fajoknak a petezésre gyakorolt hatását eddig figyelmen kívül hagyták. Ennek valószínűleg az is oka lehet, hogy a pathogén fajok populációinak denzitása a rajzás időpontjában igen alacsony, sőt számos élőhelyen hiányoznak is (Varga & Árnas személyes észrevétel). A tohonya-völgyi *Gentiana* populációban azonban viszonylag nagy gyakorisággal találtunk levéltetűvel, illetve rozsdagombával fertőzött hajtásokat. Így lehetővé vált annak a vizsgálata, hogy befolyásolja-e a nőstények tápnövény választását a hajtások kórokozó fajokkal való fertőzöttsége. A fertőzött és az ép hajtások összehasonlítása révén feltártuk a petezés intenzitása és a hajtás tulajdonságai közötti kapcsolat számos új oldalát.

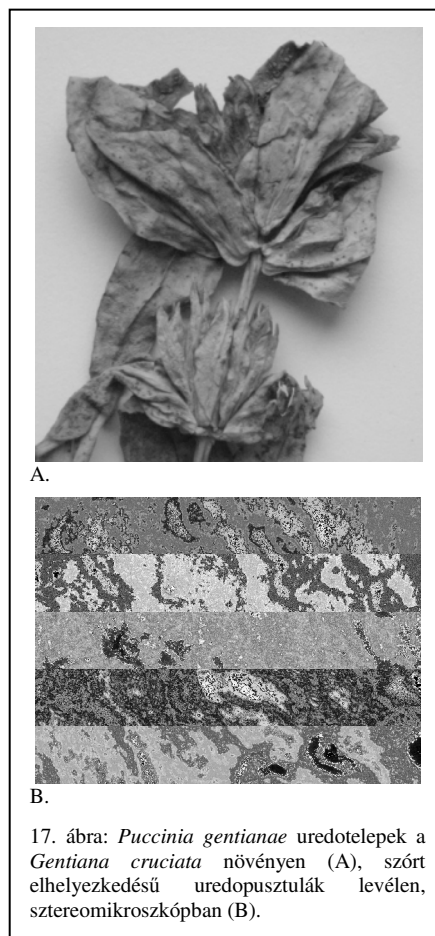
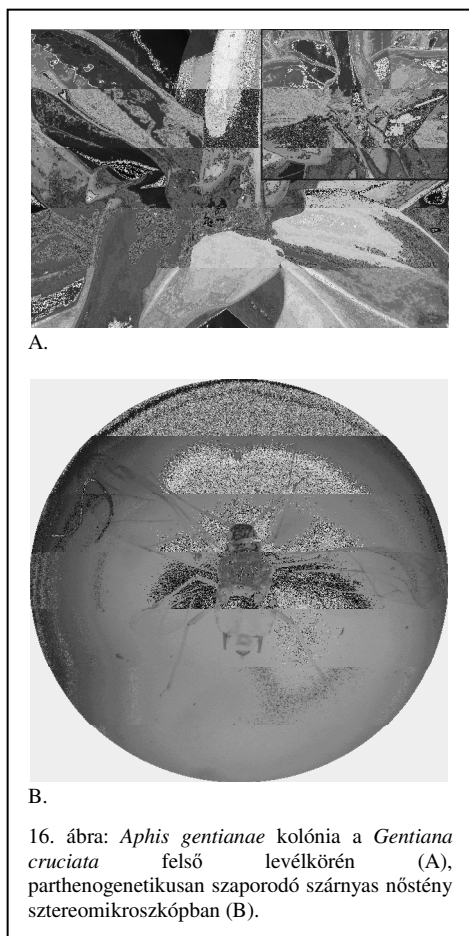
Megfigyeléseink alapján feltételeztük, hogy a nőstények felismerik az ép virágos *Gentiana* hajtásokat valószínűleg azon kémiai anyagok alapján, amelyek a tápnövény csúcsi részéhez közel halmozódnak fel. Hipotézisünket közvetett és közvetlen módon egyaránt megerősítettük: (i) a peték döntő többségét az ép virágos hajtásokon, főleg a hajtások csúcsának a közelében találtuk; (ii) a steril hajtásokhoz hasonlóan a fertilis, de rágott hajtásokat is

elkerülték a lepkék. Következésképpen ha a *Gentiana* hajtás fertőzöttsége csökkenti a peték számát a tápnövényen, akkor az vagy úgy történik, hogy a fertőzés elfedi a virágok és bimbók feltételezett kémiai jeleit (indirekt taszító hatás), vagy pedig úgy, hogy közvetlen kontaktus alakul ki a lepke és a pathogén faj egyedei között (direkt hatás). A harmadik lehetséges magyarázat az lehet, hogy infekció hatására a hajtások bizonyos tulajdonságai megváltozhatnak, melyek következtében minőségük romlik és így elvesztik attraktivitásukat a nőtények számára.

5.2. A *Gentiana cruciata* pathogén fajai

A vizsgálati területünkön a *Gentiana cruciata*-nak két specifikus kórokozója fordult elő. Az egyik az *Aphis gentianae* (Börner, 1940) (Hemiptera: Aphididae, det. Basky Zs.) levéltetű faj, a másik pedig egy rozsdagomba faj a *Puccinia gentianae* (Strauss) Röhl., 1813 (Uredinales: Pucciniaceae, det. Kövics Gy.) volt (16-17. ábra). A levéltetvek mindig a *Gentiana* hajtások virágos levélköreinek védett részein fordultak elő (rendszerint a virágok tövében illetve a levelek fonákán), míg a *Puccinia* fertőzés főleg a hajtások levéllemezein volt megfigyelhető. A rozsdagomba uredotelepei narancssárga-barna színűek, főként epifitonok, hosszú ideig epidermisszel borítottak. Később elporzók, rendszerint klorotikus gyűrű övezi őket. A teliumok sötétbarnák, az epidermisz áttörést követően fénylők. A nyárvégi időszakban kevert rozsdatelepek együttesen is előfordulhatnak. (Parmelee & Carteret 1985). Terepi tapasztalataink szerint a levéltetűkolónia nagysága és helyzete a hajtáson nagyban függött a pillanatnyi mikroklimatikus viszonyoktól (pl. a levegő nedvességtartalmától és a

besugárzás mértékétől). A rozsdagombával való fertőzöttség terjedése viszont mindig egyirányú volt: az alsóbb levélkörök felől a felsők irányába tartott (Árnyas személyes észrevétel). A rozsdagomba megjelenése az élőhelyen nagyjából egybeesik a tápnövény virágzási periódusával. Míg a virágzás elején csak öt *Puccinia*-val fertőzött tövet sikerült felvételeznünk, másfél hónappal később már a tápnövények 40-50%-a megkapta a fertőzést. A fent említett levéltetű és rozsdagomba faj ritka kártevői a *Gentiana cruciata*-nak. Korábban nem közöltek róluk magyarországi előfordulási adatokat.



5.3. Mintavétel

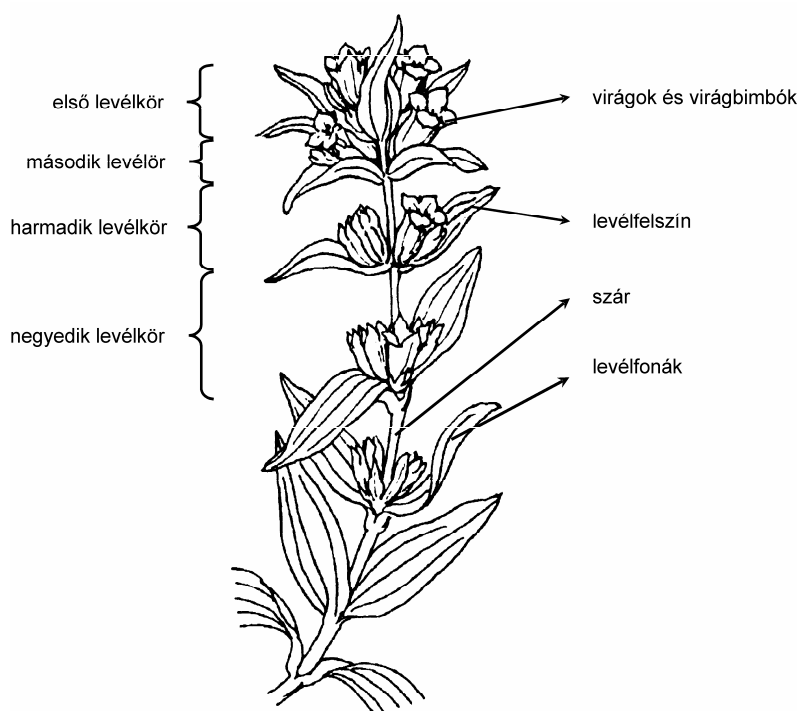
Két egymást kiegészítő vizsgálat sorozatban tanulmányoztuk a *Maculinea alcon* nőstények peterakási preferenciáját:

(i) A *Gentiana cruciata* tövek hajtásszáma és a peték denzitása közötti összefüggés, valamint a peték térbeli eloszlásának vizsgálata során 2004-ben 50, 2005-ben 40 véletlenszerűen kiválasztott kvadrátban dolgoztunk.

(ii) A kórokozó fajok és a hajtások tulajdonságainak a petezésre gyakorolt hatásának elemzéséhez (a véletlenszerűen kiválasztottak közül) csak azokat a kvadrátokat vettük figyelembe, amelyekben a fertőzött hajtástípusok előfordultak. 2004-ben mindössze 5, 2005-ben pedig 6 kvadrátban találtunk levéltetves hajtásokat. 2006-ban a 20 random kvadrátból 14-ben fordultak elő fertőzött hajtások. Mivel 2004-ben és 2005-ben nagyon kevés volt a levéltetűvel fertőzött hajtások száma, a két év adatait összevontuk az elemzések során. 2006-ban a csapadékos nyár eleji időjárásnak köszönhetően a levéltetves hajtások száma jóval több volt az előző évekéhez képest, így elegendő adat állt a rendelkezésünkre az év önálló kiértékeléséhez.

A mintavételekre a rajzási időszakok végén került sor. Az alábbi adatokat rögzítettük kvadrátonként: (i) a tövek hajtásainak száma és állapota (így volt ép fertilis, ép steril, leharapott, levéltetűvel és rozsdagombával fertőzött); (ii) a hajtás magassága; (iii) a tövet körülvevő növényzet magassága (2004-ben ilyen jellegű méréseket még nem végeztünk);

(iv) virágos levélkörök száma; (v) a hajtásokon található peték száma az alábbi felosztásban: a peték nóduszonkénti száma a virágokon, illetve a bimbókon, a szártagokon, a levelek színén és fonákán (18. ábra). 2006-ban az előző két évnél részletesebb adatfelvétel történt, a fenti adatokon kívül felmértük a hajtásokon található (vi) generatív szervek számát és fenológiai állapotát, valamint (vii) a levéltetves hajtások kolóniáinak méretét és az őrzőhangyák számát. Ebben az évben a peték és a levéltetvek mennyiségének felvételezése a rajzási időszak során három alkalommal történt meg. A mintavételi események között nyolcnapos szüneteket tartottunk.



18. ábra: A *Gentiana cruciata* hajtás részei.

5.4. Adatelemzés

(i) A *Gentiana cruciata* tövek hajtásszáma és a peték denzitása közötti összefüggés, valamint a peték térbeli eloszlásának vizsgálata

Az elemzéseket generalizált lineáris modellek (GLM) segítségével végeztük. Mivel a változók diszkrétnek voltak, ezért Poisson eloszlást és logaritmikus kapcsolt függvényt alkalmaztunk. A tárnicsnövények hajtásszáma és a rajtuk talált peték mennyisége közötti összefüggést Fisher-féle egzakt teszttel elemeztük (Crawley 1993). A varianciaanalízis egyik változatát („deviance analysis”) használtuk, hogy meghatározzuk a peték eloszlásában mutatkozó különbségeket a hajtások egyes levélkörein és különböző szervein. A számításokat a GLIM 4 programcsomaggal végeztük (Francis et al. 1994).

(ii) A kórokozó fajok és a hajtások tulajdonságainak a petezésre gyakorolt hatásának vizsgálata

Az elemzések során a peteszám, és ahol szükséges volt a levéltetűszám logaritmusával ($\log n+1$) számoltunk, ez jobban közelíti a normál eloszlást, mint az eredeti változóé. Az értékeléshez varianciaanalízist (ANOVA) használtunk (Michaletsky 1986), amelyben a hajtástípusokat az alábbi változók esetében hasonlítottam össze: peteszám, virágos levélkörök száma, a vegetációból való kiemelkedés mértéke, generatív szervek és a kinyílt virágok száma. A páronkénti összehasonlításokat független mintás t- és Welch-próbák (t-próba robosztus változata, melynek szabadsági foka

egyenlőtlen varianciák esetén törtszám), valamint Tukey-Kramer tesztek segítségével végeztük. A változók közötti kapcsolatot parciális korreláció segítségével vizsgáltuk. Ezáltal kiszűrtük a mögöttes hatásokat, majd az így szerzett ismeretek révén több változós lineáris regressziós modellt illesztettünk (Székely 1986). A peteszám és a hajtások fenológiai állapota közötti összefüggés vizsgálata során mindkét változóból kategóriákat képeztünk (peteszám: 1: ≤ 10 , 2: 11-20, 3: ≥ 21 ; fenológiai állapot: 1: többségében bimbók, 2: bimbók és a virágok száma közelítőleg egyenlő, 3: a kinyílt virágok vannak többségben). A kategória-értékű változók közötti függetlenséget kontingencia táblázat és χ^2 próba segítségével vizsgáltuk (Rudas 1986). A peték és a levéltetvek előfordulásának elemzéséhez a fertilis hajtásokat minőségük alapján kategóriákba soroltuk, melyhez a rajtuk képződött generatív szervek számát használtuk. Két kategóriát képeztünk: (1) a jó minőségű hajtások az átlagos generatív szerv számnál (30) több, míg a (2) gyengébb minőségűek kevesebb virággal, illetve bimbóval rendelkeztek. A felállított kategóriák között az ép virágos hajtások, a peték és a levéltetvek megoszlását Fisher-féle egzakt teszttel hasonlítottuk össze (Crawley 1993). A peték és a levéltetvek száma közötti interakció megállapításához a vizsgált változók alapján két-két csoportra bontottuk az ép virágos hajtásokat (peték – 1: petét tartalmazó hajtások, 2: pete nélküli hajtások; levéltetvek – 1: levéltetves hajtások, 2: levéltetű nélküli hajtások). A kategóriákba sorolt változók függetlenségét χ^2 próba révén teszteltük. Annak eldöntésére, hogy a levéltetvek jelenléte közvetlen vagy közvetett módon hat-e a peterakó nőstények viselkedésére, a petés hajtások megoszlását összehasonlítottuk mind az összes fertilis, mind pedig azon hajtások között, amelyeken a harmadik (fő) felvételezés idején már nem

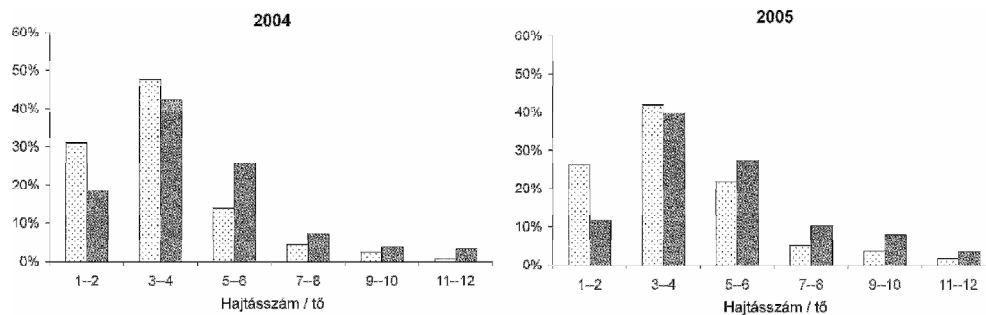
találtunk levéltetveket, de az első vagy a második mintavételkor fertőzöttek voltak. A minták homogenitás vizsgálatát Fisher-féle egzakt teszttel végeztük. A statisztikai elemzésekhez az SPSS programcsomag 14-es verzióját használtuk (Ketskeméty & Izsó 2005; Norusis 2006).

5.5. Eredmények

(i) A *Gentiana cruciata* tövek hajtásszáma és a peték denzitása közötti összefüggés, valamint a peték térbeli eloszlásának vizsgálata

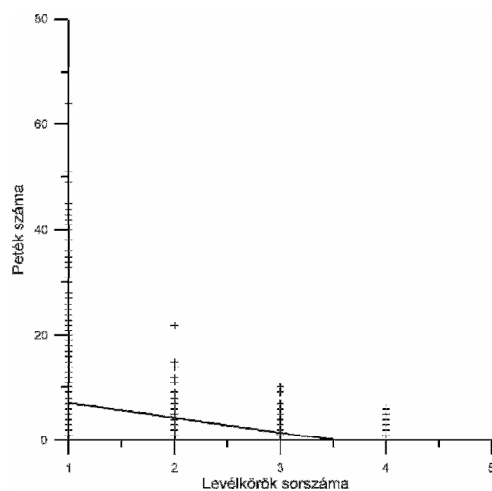
A 2004. és 2005. évben az 50, illetve 40 véletlenszerű módon kiválasztott kvadrátban felmért tápnövény-tövek és hajtások megoszlását a negyedik fejezetben és a 19. ábrán mutattam be részletesen.

Először a peték elhelyezkedése és az egy tőhöz tartozó hajtások száma közötti összefüggést vizsgáltuk, mely során a különböző méretű *Gentiana* tövek és a rajtuk talált peték megoszlását hasonlítottuk össze. A Fisher-féle egzakt teszt szerint szignifikánsan több pete volt az 5-6, ill. a nagyobb hajtásszámú töveken, mint ahogy azt a mintavételi területen való gyakoriságuk alapján várható lett volna (2004: $\chi^2 = 43,8$, $df = 5$, $P < 0,001$; 2005: $\chi^2 = 59,1$, $df = 5$, $P < 0,001$) (19. ábra). Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a nőstények a nagyobb hajtásszámú töveket kedvelik a kisebb méretűekkel szemben. Ez a megállapítás látszólag ellentmond annak, hogy a legtöbb petét a közepes hajtástagú (3-4) töveken találtuk. Nem hagyhatjuk azonban figyelmen kívül azt a tényt, hogy ezek a tövek voltak a leggyakoribbak a mintavételi kvadrátokban (45-50%).



19. ábra: A *Gentiana* tövek megoszlása a hajtásszám (pöttyös oszlop) és a rájuk helyezett peték mennyisége alapján (csíkos oszlop).

A peték levélkörönkénti megoszlásának elemzésekor a várt eredményt kaptuk, a nőstények a peték 89 %-át a legfelső levélkörhöz tartozó szervekre rakták. A második levélkörre az összes peteszám 7,3%-a, a harmadik szárcsomó szervein a peték 2,8%-a, a negyediken már csak a 0,7%-a helyezkedett el (20. ábra). Ennél alacsonyabb részekben már nem voltak peték. Egy erős negatív korrelációt találtunk a peték száma és a levélkörök sorszáma között ($r = -0,824$; $\chi^2 = 29,66$, $df = 1$, $P < 0,001$).



20. ábra: A peték száma és a levélkörök sorszáma közötti összefüggés.

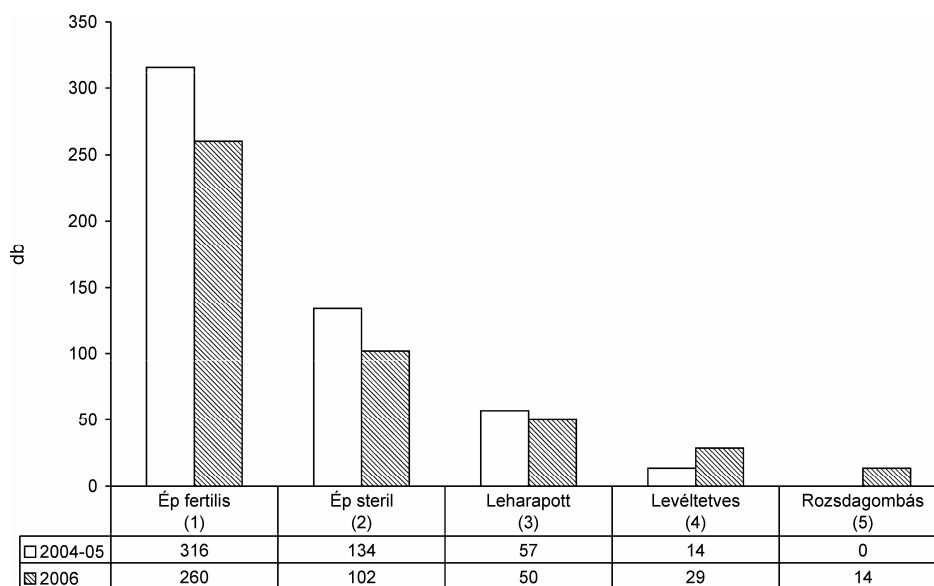
Amikor összehasonlítottuk a peték megoszlását a különböző levélkörökhöz tartozó szerveken (4. táblázat), azt tapasztaltuk, hogy a virágok és a virágbimbók mellett a levelek felszíne volt a legvonzóbb a nőstények számára ($\chi^2 = 193$, $df = 3$, $P < 0,001$). A lerakott petéknek mindösszesen csak 0,01%-a volt a hajtások szárán.

4. táblázat: A peték megoszlása a tápnövény levélkörein és a hozzájuk tartozó szerveken.

	1. levélkör	2. levélkör	3. levélkör	4. levélkör
Virág	1444	130	77	25
Szár	37	20	17	3
Levélfelszín	2932	232	62	12
Levélfonák	571	28	6	3

(ii) A kórokozó fajok és a hajtások tulajdonságainak a petezésre gyakorolt hatásának vizsgálata

2004-05-ben a 11 kvadrátban összesen 134 *Gentiana cruciata* tövet mértünk fel. 2006-ban a 14 kvadrátban a felvételezett tövek száma 94 volt. A vizsgált kvadrátokban a mintavételek ideje alatt csak 2006-ban találtunk rozsdagombával fertőzött hajtásokat. Az egyes mintavételi időszakokban a hajtástípusok megoszlását a 21. ábra szemlélteti.



21. ábra: A hajtások megoszlása a fertőzött tápnövényeket tartalmazó kvadrátokban.

A hajtástípusok között a rajtuk talált peteszám tekintetében mindkét vizsgálati időszakban szignifikáns különbség volt kimutatható (ANOVA-2004-05: $F_{3,517} = 170,727$, $P < 0,001$; 2006: $F_{4,450} = 55,887$, $P < 0,001$). A nőtények által lerakott peték több mint 90 %-a az ép fertilis fertőzetlen hajtásokra került (2005: 97,90%; 2006: 92,72%), holott ezek a hajtások az összes hajtásnak csak kevéssel több, mint a felét tették ki (2005: 60,65%; 2006: 57,15%). Ezzel szemben a többi hajtástípuson (ami az összes hajtás 2005: 39,35%-a; 2006: 42,45%-a volt) a lerakott peteszámnak csak kis hányadát találtuk (2005: 2,09 %; 2006: 7,28%). A független mintás t-próbák és a Tukey-tesztek alapján megállapíthatjuk, hogy a peteszám tekintetében az ép fertilis hajtások szignifikánsan különböztek a levéltetűvel fertőzött (2004-05: $t = 5,918$, $df = 18,690$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$; 2006: $t = 4,983$, $df = 58,666$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$).

0,001), az ép steril (2004-05: $t = 18,345$, $df = 315$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$; 2006: $t = 11,667$, $df = 259$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$) és a leharapott hajtásoktól (2004-05: $t = 15,310$, $df = 364,264$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$; 2006: $t = 10,329$, $df = 303,326$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,001$). Az ép fertilis és a rozsdagombával fertőzött hajtások között azonban nem volt szignifikáns különbség (2006: $t = 1,065$, $df = 17,082$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$) (5. táblázat).

5. táblázat: Az átlagos peteszám ($\pm SE$) az egyes hajtástípusokon a két vizsgálati időszakban.

Hajtástípus	2004-05	2006
Ép fertilis	$11,23 \pm 0,612$	$6,71 \pm 0,575$
Ép steril	$0,00 \pm 0,000$	$0,00 \pm 0,000$
Leharapott	$0,75 \pm 0,306$	$0,40 \pm 0,206$
Levéltetves	$2,36 \pm 1,369$	$1,62 \pm 0,844$
Rozsdagombás	-	$5,00 \pm 1,501$

Az első lépésben, a tápnövény levéltetvekkel való fertőzöttségének indirekt hatását vizsgáltuk a hajtásokon talált peteszámra. Azt feltételeztük, hogy a kórokozók jelenléte rontja a hajtások minőségét, így azok kevésbé vonzóak a peterakó nöstények számára. A hipotézis teszteléséhez először többszörös lineáris regresszió analízist végeztünk abból a célból, hogy meghatározzuk a hajtásoknak a petezésben szerepet játszó legfontosabb tulajdonságait. 2004-05-ben három, míg 2006-ban öt független változót vizsgáltunk (6. táblázat). A peteszám és a vizsgált független változók közötti kapcsolat szignifikáns volt (2005: $r = 0,760$; $F_{2,369} = 251,611$, $P < 0,001$; 2006: $r = 0,540$; $F_{3,387} = 53,132$, $P < 0,001$). Bár a változók száma

különbözött a két vizsgálati periódusban, az eredmények hasonlóak voltak. A hajtás virágos levélköreinek a száma és a vegetációból való kiemelkedés mértéke szignifikánsan pozitív, míg a levéltetvek száma szignifikánsan negatív hatással volt a peteszámra. Ebben a modellben a generatív szervek száma és a hajtás magassága nem befolyásolta szignifikánsan a peteszámot (6. táblázat).

6. táblázat: A peték számának logaritmus és a hajtás vizsgált tulajdonságai közötti kapcsolat többszörös lineáris regresszió analízis stepwise módszere alapján. SE: standard hiba; ***: $P < 0,001$; *: $P < 0,05$; ns: nem szignifikáns.

2004-05	Független változók	B koefficiens	SE	t	P
	Virágos levélkörök száma	0,417	0,025	16,866	***
	A hajtások kiemelkedése	0,010	0,004	2,353	*
	A hajtások magassága	-	-	0,353	n.s.
2006					
	Virágos levélkörök száma	0,153	0,029	5,211	***
	Levéltetvek száma	-0,325	0,064	-5,101	***
	A hajtások kiemelkedése	0,019	0,005	3,698	***
	A hajtások magassága	-	-	0,998	n.s.
	Generatív szervek száma	-	-	0,093	n.s.

A következő lépésben az öt vizsgált hajtástípust hasonlítottuk össze a peteszámmal erős pozitív korrelációt mutató morfológiai tulajdonságok alapján. Mindkét vizsgálati időszakban szignifikáns különbség volt a hajtástípusok között a virágos levélkörök számában (ANOVA- 2004-05: $F_{3,517} = 252,204$, $P < 0,001$; 2006: $F_{4,450} = 192,039$, $P < 0,001$). A független mintás t-próba és a Tukey-teszt alapján az ép fertilis és a levéltetvekkel fertőzött hajtások között 2004-05-ben nem tudtunk szignifikáns különbséget kimutatni. (2004-05: $t = 2,040$, $df = 14,244$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc:

$P > 0,05$). 2006-ban a különbség szignifikáns volt a levéltetves hajtások javára (2006: $t = 2,305$, $df = 33,171$, $P < 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,05$), vagyis a fertőzött hajtások több virágos levélkörrel rendelkeztek, mint a levéltetűtől mentesek. Az ép virágos hajtások nem különböztek szignifikánsan a virágos levélkörök számában a rozsdagombával fertőzött hajtásoktól (2006: $t = 0,615$, $df = 14,891$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$) (22A. ábra).

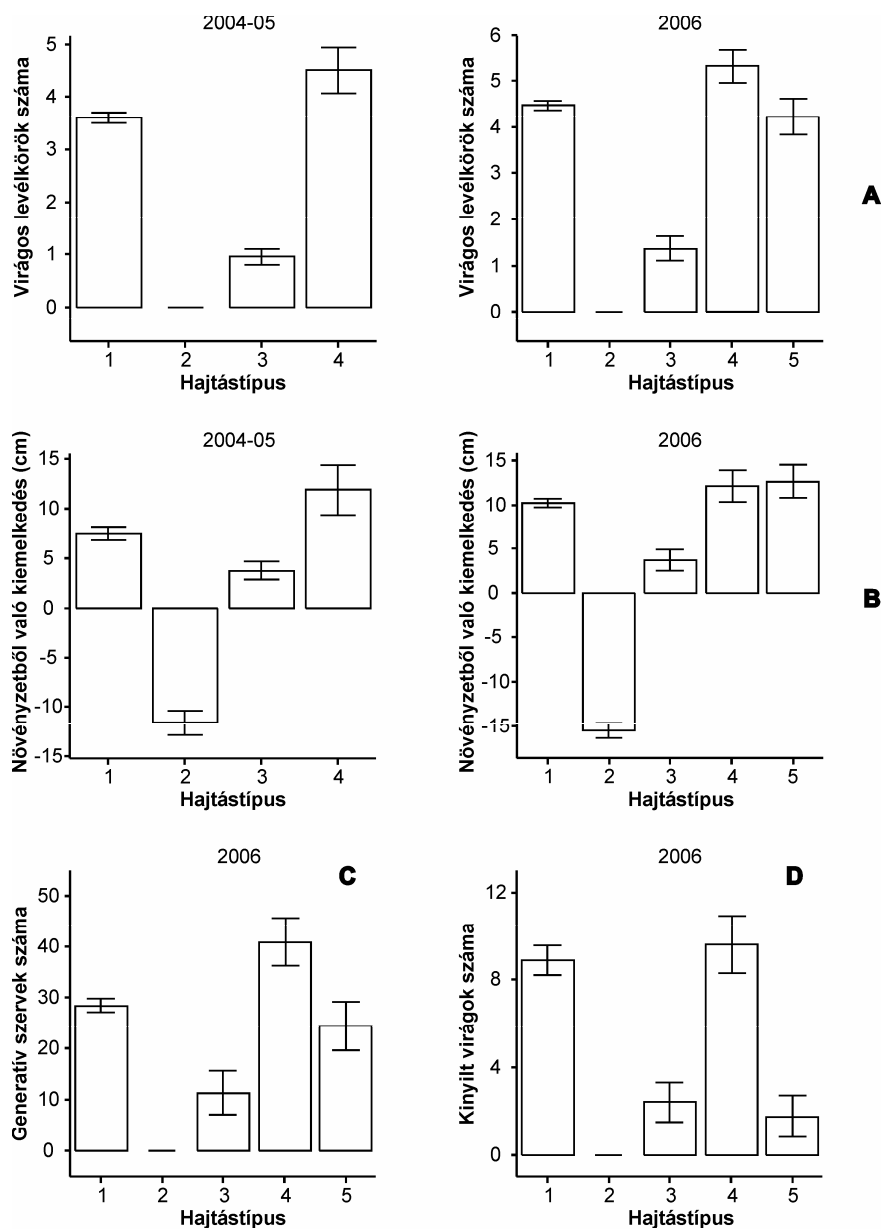
A környező növényzetből való kiemelkedés tekintetében is szignifikáns különbség volt a hajtástípusok között (ANOVA- 2004-05: $F_{3,368} = 88,45$, $P < 0,001$; 2006: $F_{4,450} = 216,305$, $P < 0,001$). A páronként elvégzett t-próbák és a Tukey-tesztek alapján viszont kitűnt, hogy az ép fertilis hajtások sem a levéltetvekkel, sem a rozsdagombával fertőzött hajtásoktól nem különböztek számottevően a kiemelkedés mértékében (ép fertilis vs. levéltetves 2004-05: $t = 1,750$, $df = 9,065$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$, 2006: $t = 1,023$, $df = 31,248$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$; ép fertilis vs. rozsdagombás 2006: $t = 1,273$, $df = 14,461$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$) (22B. ábra).

Mivel a peteszámot döntően befolyásoló két tulajdonsággal (a virágos levélkörök száma és a környező növényzetből való kiemelkedés mértéke) nem tudtuk magyarázni a peték számában való különbséget az ép fertilis, levéltetves, illetve rozsdagombával fertőzött hajtások között, ezért olyan további tulajdonságokat kerestünk, amelyek szintén pozitívan korrelálnak a hajtások peteszámával. Mint azt a korábbi publikációinkban valószínűsítettük, a generatív szervek (virágok és bimbók) száma befolyásolja a nőtények petézési preferenciáját (Árnyas et al. 2006). A korrelációs vizsgálatok alátámasztották ezt a feltételezést (7. táblázat).

7. táblázat: A peték számának logaritmusa és a hajtás vizsgált tulajdonságai közötti kapcsolat Pearson-féle korreláció alapján. ***: $P < 0,001$.

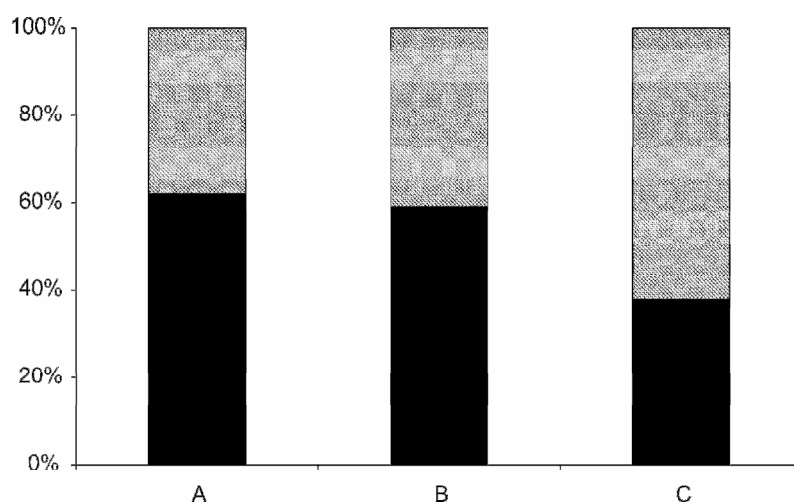
Vizsgált tulajdonságok	N	r	P
Virágos levélkörök száma	455	0,482	***
A hajtások magassága	455	0,471	***
A hajtások kiemelkedése	455	0,444	***
Generatív szervek száma	391	0,402	***
Kinyílt virágok száma	391	0,350	***

2006-ban a virágos levélkörök száma mellett felmértük a hajtásokon található generatív szervek mennyiségét és azok fenológiai állapotát. A generatív szervek mennyisége tekintetében szignifikáns különbséget találtunk az egyes hajtástípusok között (ANOVA- $F_{4,386} = 49,995$, $P < 0,001$). A független mintás t-próba és a Tukey-teszt alapján kijelenthetjük, hogy az ép fertilis hajtások szignifikánsan különböztek a levéltetves hajtásoktól ($t = 2,547$, $df = 32,446$, $P < 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,01$). Érdekes módon a levéltetűvel fertőzött hajtásokon több generatív szerv volt, mint a fertőzetlen, ép fertilis hajtásokon. Ugyanakkor nem tudtunk szignifikáns különbséget kimutatni az ép fertilis és a rozsdagombával fertőzött hajtások között a vizsgált tulajdonság tekintetében ($t = 0,799$, $df = 12,647$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$) (22C. ábra).



22. ábra: A virágos levélkörök számának ($\pm$ SE) (A), a növénytől való kiemelkedés mértékének ($\pm$ SE) (B), a generatív szervek számának ($\pm$ SE) (C) és a kinyílt virágok számának ($\pm$ SE) (D) átlagértékei az egyes hajtástípusokon. 1: ép virágos, 2: ép steril, 3: leharapott, 4: levéltetvekkel fertőzött, 5: rozsdagombával fertőzött.

Hasonló eredményre jutottunk a Fisher-féle egzakt teszttel való elemzés során, amikor összehasonlítottuk a jó és a gyengébb minőségű hajtások megoszlását (azaz az átlagosnál több vagy kevesebb generatív szervvel rendelkező hajtások arányát) az összes fertilis, a petés és a levéltetűvel fertőzött hajtások között. A három különböző minta szignifikáns különbséget mutatott a jó minőségű hajtások arányában ($\chi^2 = 6,25$, $df = 2$, $P < 0,05$). A levéltetvek gyakrabban fordultak elő a jó minőségű hajtásokon, mint ahogyan ezt a gyakoriságuk alapján várhattuk volna (23. ábra). Érdekes azonban az, hogy a jó és a gyengébb minőségű hajtások megoszlása hasonló volt az összes fertilis és a petékkel rendelkező hajtások között (23. ábra). Ez azt jelzi, hogy a nőstények a jó és a gyengébb minőségű *Gentiana* hajtásokra annak megfelelő arányban petéznek, ahogy azok előfordulnak az élőhelyen.



23. ábra: Az ép fertilis hajtások megoszlása a generatív szervek mennyisége alapján. A oszlop: összes fertilis hajtás; B oszlop: fertilis hajtások, amelyek petét tartalmaztak; C: levéltetűvel fertőzött fertilis hajtások. Fekete rész: 30-nál több generatív szervvel rendelkező hajtások (jó minőségű hajtások); csíkos rész: 30-nál kevesebb generatív szervvel rendelkező hajtások (gyengébb minőségű hajtások).

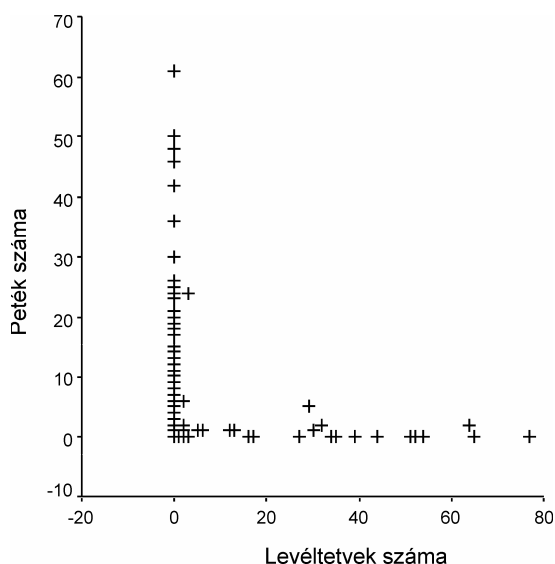
A fenológiai állapot hatását a peteszámra, kontingencia táblás függetlenség vizsgálattal elemeztük. Az analízishez az ép fertilis hajtásokat kategóriákba soroltuk a rajtuk talált peték, valamint a bimbók és a kinyílt virágok aránya alapján. Az eredmények az mutatják, hogy a peték jelenléte független a fertilis hajtások fenológiai állapotától ($\chi^2 = 2,138$, $df = 4$, $P = 0,710$), vagyis a nőstények számára nem meghatározó a virágok fenológiai állapota a hajtás kiválasztásában.

A hajtástípusok további összehasonlításánál a kinyílt virágok számát használtuk a fenológiai állapot jellemzésére. Ennek a jellegnek a kapcsán is szignifikáns különbséget találtunk a különböző hajtástípusok között (ANOVA- $F_{4,386} = 22,489$, $P < 0,001$). A páros összehasonlítások azt mutatták, hogy az ép fertilis és a levéltetves hajtások között nem volt szignifikáns különbség ($t = 0,483$, $df = 44,285$, $P > 0,05$ – Tukey-féle post hoc: $P > 0,05$). Az ép fertilis hajtásokon azonban szignifikánsan több kinyílt virág volt, mint a rozsdagombával fertőzött hajtásokon (ép fertilis vs. rozsdagombás: $t = 6,127$, $df = 25,068$, $P < 0,001$ – Tukey-féle post hoc: $P < 0,05$) (22D. ábra). A fenti eredmények alapján úgy tűnik, hogy a hajtások fenológiai állapotát nagymértékben befolyásolta a rozsdagombával való fertőzöttség, míg a levéltetvesség nem volt hatással a generatív szervek fejlődésére. Mivel a peték mennyisége hasonló volt az ép virágos fertőzetlen hajtásokon és a rozsdagombával fertőzötteken (miközben az ép fertilis hajtásokon sokkal több pete volt, mint a levéltetveseken), azt a következtetést vonhatjuk le, hogy sem a generatív szervek száma, sem pedig azok fenológiai állapota nincs hatással a nőstények tápnövény választására. Összeségében tehát megállapítható, hogy a levéltetvesség hatása nem

közvetett módon fejeződik ki a fertőzött hajtások csökkent minőségén keresztül.

A vizsgálat következő szakaszában azt a hipotézist teszteltük, hogy közvetlenül befolyásolja-e a levéltetvesség a nőstények peterakási preferenciáját. Ezért 2006-ban részletes felmérést végeztünk a levéltetvek peteszámra gyakorolt hatásának kimutatására. Az elemzés első részében kontingencia táblázatot használtunk, amelyben minden ép virágos hajtás adata szerepelt. A hajtásokat kategóriákba soroltuk a rajtuk talált peték és levéltetvek száma alapján. A χ^2 próba eredménye szerint a peték jelenléte nem volt független a levéltetvektől, azaz a levéltetvek előfordulása a hajtásokon csökkentette a peték előfordulásának valószínűségét ($\chi^2 = 11,4$, $df = 1$, $P = 0,001$). A levéltetvesség gátló hatásának vizsgálta során először negatív korrelációt feltételeztünk a peték és a levéltetvek száma között. Azonban a két változó együttes ábrázolása azt sugallta, hogy a levéltetvek hatása a peteszámra valószínűleg kizárólagos (24. ábra).

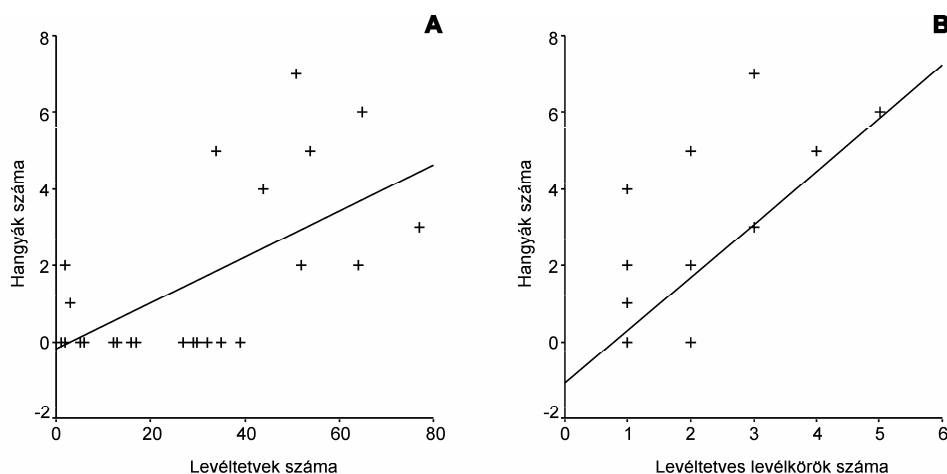
A felvételezések során 12 olyan hajtást találtunk, amelyen a levéltetveken kívül peték is előfordultak. A hajtások részletes vizsgálata azt mutatta, hogy a levéltetvek és a peték csaknem minden esetben különböző levélkörökön fordultak elő. A 12 hajtás összesen 96 náduszából csupán 5-ön voltak a peték és a levéltetvek egyazon levélkörön. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a levéltetvek jelenlétének közvetlen gátló hatása van a peterakásra.



24. ábra: A peték és a levéltetvek száma közötti összefüggés.

A következőkben a levéltetvesség indirekt hatásának lehetőségét vizsgáltuk meg a petezésre, vagyis teszteltük, hogy a levéltetvek előfordulása a tápnövényen elfedi-e a virágok és a bimbók általunk feltételezett kémiai jeleit. Ennek érdekében a fertilis, levéltetűmentes hajtásokat két kategóriába soroltuk: (i) soha nem volt fertőzött; (ii) csak a harmadik felvételezésnél nem volt rajta levéltetű, de korábban fertőzött volt. A továbbiakban összehasonlítottuk a petés hajtások arányát a két hajtás kategóriában. A Fisher-féle egzakt teszt szerint a petés hajtások gyakorisága szignifikánsan alacsonyabb volt azon virágos hajtások között, amelyek korábban levéltetűvel fertőződtek, mint azok között, amelyek soha nem voltak levéltetvesek ($\chi^2 = 6,01$, $df = 1$, $P < 0,05$). Ez azt jelenti, hogy a levéltetveknek a közvetlen gátló hatáson kívül egy közvetett hatása is van a peterakásra.

2006-ban a 29 levéltetves hajtásból 11-en *Lasius* Fabricius, 1804 genusba tartozó hangyákat is megfigyeltünk. A levéltetves-hangyás hajtások túlnyomó többségében (10 hajtás) a *Lasius paralienus* Seifert, 1992 faj monokalizálta a kolóniákat, mindössze csak egy hajtás esetében fordult elő őrzőként a *Lasius niger* (Linnaeus, 1758).



25. ábra: A hangyák száma és a hajtás levéltetűvel való fertőzöttségének mértéke közötti összefüggés.

A 25. ábra világosan mutatja, hogy igen erős pozitív összefüggés van a hajtás tetvességének mértéke és a rajtuk talált hangyák száma között (az összefüggés a hajtáson talált tetvek és hangyák száma között – 2006: $r = 0,656$, $n = 29$, $P < 0,001$; illetve a tetves levélkörök száma és a hangyák száma között – 2006: $r = 0,655$, $n = 29$, $P < 0,001$). A levéltetvekkel fertőzött hajtásokon talált peteszám tekintetében független mintás t-próba nem mutatott ki szignifikáns különbséget a „csak” levéltetves és a levéltetves-hangyás hajtások között (2006: $t = 0,766$, $df = 27$, $P > 0,05$).

A *Puccinia*-val fertőzött hajtások meglehetősen ritkák az élőhelyen a *Maculinea*-k repülési periódusának kezdetén. Számuk csak 2006-ban volt elegendő az analízishez. A rozsdagomba hatását a peteszámra szintén kontingencia táblázat segítségével vizsgáltuk. Az összes hajtást kategóriába soroltuk a rajtuk talált peték és a rozsdagomba-fertőzés előfordulása alapján. A χ^2 próba eredménye szerint a peték a virágos hajtásokon vagy előfordulnak, vagy nem, tekintet nélkül a rozsdagomba jelenlétére ($\chi^2 = 0,96$, $df = 1$, $P = 0,32$).

5.6. Eredmények megvitatása

A *Maculinea alcon* nőtények egyesével, vagy kis csoportokban rakják le petéiket a *Gentiana cruciata* hajtások felső levélköreinek leveleire, valamint a levélhónaljakban található generatív szervekre. A nőtények peterakási preferenciáját pozitívan befolyásolta a tápnövény-tövek hajtásainak a száma. Mivel azonban a hajtások magassága is pozitívan hat a peteszámra, ezért a tövek hajtásainak a száma és a rajtuk talált peteszám közötti pozitív összefüggésnek bizonyos korlátai vannak. Véleményünk szerint a 7-8 hajtástagú tövek az optimálisak, hisz ezek már kellően dúsak ahhoz, hogy a lepkék észrevegyék azokat, valamint ekkora hajtásszámnál a tövek még megfelelően magas hajtásokat növesztenek. Az ilyen növények hajtásainak többsége fertilis, bár alkalmanként 1-2 steril hajtást is regisztráltunk rajtuk. A túl sok hajtással rendelkező *Gentiana* tövek azért nem kedvezőek, mert viszonylag kevés magas (4-5), illetve átlagos méretű hajtást tudnak fejleszteni. Hajtásaik túlnyomó többsége alacsony és virágtalan volt,

melyeket rendszerint takart az aljnövényzet, így a nőstények nem tudtak rájuk petézni.

A nőstények a *Gentiana* hajtások bizonyos részeit előnyben részesítik a peterakás szempontjából. A legkedveltebb szervek helyzete azonban nagyban függ a tápnövény fiziognómiájától. A *Gentiana lutea* esetében a petezés gyakran történik a levelek fonákára (Varga Z. személyes megfigyelés, Szlovén Karszt, Nanos fennsík), míg a *Gentiana pneumonanthe* esetében a virágok csészelevelein és a száron is több pete fordul elő, mint a leveleken (Küer & Fartmann 2005). Ezzel szemben a *Gentiana cruciata* hajtásokon a legtöbb petét a legfelső levelek és virágok felszínén jegyeztük fel, arányuk megközelítőleg 2:1 volt. Az eredményekből úgy tűnik, hogy a nőstények a levelek felszínét részesítették előnyben a generatív szervekkel szemben. Azonban ha figyelembe vesszük azt, hogy a bimbók, ill. a virágok a peterakás szempontjából jóval kisebb felszínnel rendelkeznek, mint a levelek (sziromlevél felszín : levél felszín ~ 1:5), akkor elfogadható az a megállapítás, hogy a generatív szervek a hajtások legvonzóbb részei a peterakó nőstények számára. Ezt a feltételezést az a tény is alátámasztja, hogy a legtöbb virág még bimbó állapotban van a rajzás első felében.

A magas, ép, virágos hajtások a leggyakrabban kiválasztott peterakó helyek. Bár a virágok és a bimbók száma szoros korrelációban van a virágos levélkörök számával, a két jellegnek a petezésre gyakorolt hatása mégis különböző lehet. A környező növényzet takarása miatt ugyanis számos, adott esetben magas virágszámot hordozó levélkör gyakorlatilag nem játszik szerepet a peterakásban (Árnyas et al. 2006). Eredményeink azt valószínűsítik, hogy a *Maculinea* nőstények számára a petezés legfontosabb faktora a generatív szervek megléte vagy hiánya a hajtás felső néhány

levélkörén. Ez az a kulcsinformáció, ami alapján a nőtények eldöntik, hogy a hajtás alkalmas-e a lárvák további fejlődésére vagy sem. Jóllehet, a *Maculinea*-k nem petéznek a steril hajtásokra, úgy tűnik, hogy nem részesítik előnyben (a többi fertilis hajtással szemben) a nagyon magas virágszámmal rendelkező hajtásokat sem. Ebből arra lehet következtetni, hogy néhány (4-8 generatív szerv/hajtás) virágkezdemény már vonzóná tehet egy hajtást a lepkék számára (lásd szintén: Thomas & Elmes 2001; Árnys et al. 2006).

A hajtások levéltetvessége és a rozsdagomba eltérően hatott a nőtények petezésére. A levéltetvekkel fertőzött hajtásokon jelentősen kevesebb pete volt megfigyelhető, mint az ép fertiliseken, míg a rozsdagombával való fertőzés nem okozott szignifikáns eltérést a peteszámban. A levéltetvek hatásának vizsgálatához először azt a hipotézist teszteltük, hogy a levéltetű-fertőzés lényegében közvetve hat a petezésre, vagyis a fertőzött hajtások azon tulajdonságai kedvezőtlenebbek az épekéhez képest, melyek befolyásolják a nőtények petézési viselkedését. A jellemzők kiválasztásához többszörös lineáris regresszió analízist hajtottunk végre, melynek eredményei alapján megállapítottuk, hogy a nőtények tápnövény választásában a virágos levélkörök száma és a vegetációból való kiemelkedés mértéke a két legmeghatározóbb tényező. Számos szerző jutott hasonló megállapításra a *M. alcon* lápréti ökotípusa esetében (Küer & Fartmann 2005; Nowicki et al. 2005d). A két jelleg összehasonlítása a különböző hajtástípusok esetében arra az eredményre vezetett, hogy a levéltetves és a rozsdagombás hajtások nem különböztek szignifikánsan az ép virágos hajtásoktól.

Noha kutatásainknak nem volt célja a levéltetvek ökológiai preferenciáinak vizsgálata (lásd: Powell et al. 2006), azonban elemzéseinkből az tűnik ki, hogy az *Aphis gentianae* kolóniák előfordulása (a generatív szervek száma alapján) a legjobb minőségű hajtásokra jellemző, mivel azok lehetővé teszik gyors parthenogenetikus szaporodásukat. Annak ellenére, hogy a peteszámmal legerősebben korreláló tulajdonságokban a levéltetűvel fertőzött hajtások hasonlóak, vagy még jobbak is, mint a fertőzetlen ép virágos hajtások, rajtuk szignifikánsan kevesebb pete található. Ebből egyértelműen következik, hogy maguknak a levéltetveknek a jelenléte gátolja a *Maculinea* nőstények petézését.

Annak érdekében, hogy a gátló hatás jellegét meghatározzuk, két további hipotézist alkottunk. Először azt tételeztük fel, hogy a levéltetveknek közvetlen fizikai hatása van a petéző nőstényekre. A felvetés bizonyításhoz a peték és a levéltetvek relatív helyzetét tanulmányoztuk azon a 12 hajtáson, ahol együtt fordultak elő. A 12 hajtásból 8-nál a peték és a levéltetvek különböző levélkörökön jelentek meg. Mindössze 5 alkalommal találtuk egyazon levélkörökön belül őket. Azonban ezekben az esetekben sem lehetett közvetlen fizikai kontaktus a levéltetvek és a petéző nőstények között, mivel a peték a levelek színen, a levéltetvek pedig a levelek fonákán, illetve a virágok tövében voltak. Így a nőstények gyakorlatilag nem érzékelték a fertőzés jelenlétét. A fenti tények alapján kimondható, hogy a levéltetvek jelenléte gyakorlatilag kizárja a nőstények petézését.

A másik hipotézisünk azon a feltételezésen alapult, hogy a *Maculinea* nőstény tápnövény felismerésében a *Gentiana* virágok/bimbók kémiai anyagai is szerepet játszhatnak. Az volt az elgondolásunk, hogy a levéltetvek egy kémiai interakción keresztül, közvetett hatást gyakorolhatnak a

Maculinea-k peterakására. A hipotézis tesztelésekor arra az eredményre jutottunk, hogy a nőstények szignifikánsan kevesebbszer választották petézéskor azokat a hajtásokat, melyek korábban levéltetűvel voltak fertőzöttek. Mivel a harmadik felvételezéskor ezeken a hajtásokon már nem találtunk levéltetveket (csak az azt megelőző két mintavétel során), azt valószínűsítettük, hogy a korábbi fertőzés hatott a nőstények viselkedésére, feltehetően kémiai szignál(ok) útján. Összességében megállapítható, hogy a hajtás levéltetűvel való fertőzöttsége gátolja a nőstények peterakását. Ez a gátlás részben a levéltetvek és a nőstények közvetlen fizikai kontaktusának a következménye, részben pedig a tápnövény és a levéltetű kémiai jelei között feltételezett interakcióra visszavezethető indirekt hatás.

A levéltetvek és bizonyos hangyafajok mutualista kapcsolata már régóta ismert (Nixon 1951; Way 1963; Carrol & Janzen 1973; Buckley 1987 a, b; Hölldobler & Wilson 1990; Flatt & Weisser 2000). A levéltetvek táplálkozásuk során cukrokban gazdag váladékot választanak ki (mézharmat), amit a hangyák előszeretettel fogyasztanak. A táplálékért cserébe a hangyák védik a kolóniát a predátorok és a paraziták támadásaival szemben (El-Ziady & Kennedy 1956; Banks 1962; Way 1963; Banks & Macaulay 1967; Addicott 1979; Buckley 1987 a, b; Volkl 1992). Az *Aphis* kolóniákkal fertőzött *Gentiana* hajtásokon, a *Lasius paralienius*, valamint a *Lasius niger* vonulását figyeltük meg. A hangyafajok jelenléte nem fokozta a fertőzött hajtások taszító hatását a lepkék peterakására.

A hajtások *Puccinia*-val való fertőzöttsége esetében más a helyzet. Míg a levéltetvek kizárólag az ép fertilis hajtásokon fordultak elő, addig a rozsdagomba nem szelektált a hajtások között, egyaránt megtámadta a fertilis, a steril és a leharapott hajtásokat. A rozsdagombával fertőzött

hajtások nem különböztek szignifikánsan az ép fertilis hajtásoktól a megvizsgált paraméterekben, beleértve a hajtásokon előforduló peték számát is. A rozsdagomba jelenléte tehát nem befolyásolta a nőstények petézési viselkedését. Az egyetlen tényező, amelyik szignifikánsan különbözött a rozsdagombával fertőzött és az ép virágos hajtások között, az a virágok fenológiájában mutatkozott. A rozsdás hajtásokon kevesebb volt a kinyílt virágok száma. Ez a különbség azonban nem hatott a peteszám alakulására, amiből egyértelműen következik, hogy a generatív szervek fenológiai állapota nem befolyásolja a nőstények petézését.

Ez a megállapításunk azonban eltér Thomas & Elmes (2001) eredményeitől. A szerzők kimutatták, hogy a „*Maculinea rebeli*” peterakási mintázata nagymértékben függött a tápnövény virágainak fenológiai állapotától. A két vizsgálat ellentmondó eredményének összehasonlítása több szempontból is nehéz. Először is mi a hajtások három fő fenológiai állapotát vettük figyelembe (főleg bimbók, megközelítőleg egyenlő számú virág és bimbó, kinyílt virágok domináltak), míg ők hat kategóriát adtak meg a fenofázis jellemzésére. Másodszor a *Gentiana cruciata* virágzási periódusa legalább kétszer olyan hosszú, mint a *M. alcon* rajzásideje. Míg Thomas & Elmes (2001) a növény teljes virágzási periódusát vizsgálta, addig mi a kutatási időszakot a hangyaboglárkák repülésének ideje alapján jelöltük ki. Harmadszor, mind a generatív szervek fenológiai állapota mind pedig a nőstények peterakása kumulatív folyamatok. Figyelembe kell tehát vennünk: (i) a bimbók és a kinyílt virágok arányának folyamatos változását, valamint (ii) a peték növekvő számát a hajtásokon. Mindezen nehézségek ellenére is úgy tűnik, hogy az eredményeink határozottan alátámasztják hipotézisünket. Ebből a szempontból a rozsdagombával fertőzött hajtásokat tekintjük

kulcsfontosságúnak, melyeken különösen nagy számban voltak bimbók az ép fertilis hajtásokhoz képest. Eredményeink azt mutatják, hogy nem volt rajtuk szignifikánsan több pete, mint az intakt fertilis hajtásokon. Úgy tűnik tehát, hogy az általunk vizsgált populációban a nőtények nem preferálták a bimbókat a kinyílt virágokhoz képest. A nőtények (különösen a kései repülő) a kinyílt virágokra is petéztek a rajzás folyamán (Árnyas személyes észrevétel). Továbbá megjegyezendő az is, hogy az időjárási viszonyok eltérő módon befolyásolhatják a virágok fenológiáját és a petézést. Mindezek alapján biztonsággal kijelenthetjük, hogy a *M. alcon* peterakási preferenciájában van némi plaszticitás a hajtások fenofázisa tekintetében, mely egy sikeres túlélő stratégia lehet a szélsőséges időjárási feltételek között a lepkék számára (pl. 2003 és 2005 vs. 2006).

6. Összefoglalás

Munkánk során a *Maculineaalcon* szárazgyepi ökotípusának (=”*Maculinea rebeli*”) populációját vizsgáltuk az Aggteleki karszthoz tartozó Tohonya-völgyben. 2001-ben kezdődött el a terület természetvédelmi kezelése, melynek során a habitatot a tenyészdíszak végén rendszeresen kaszálják, a cserjéket szelektíven kivágják. Az élőhelyen a *Maculineaalcon* populációjának elterjedési területe megközelítőleg 3 ha, melyen belül egy 7500 m²-es mintavételi területen dolgoztunk. Kutatásunk eredményeit és a természetvédelmi javaslatainkat az alábbi hét pontban foglalom össze.

(i) A jelölés-visszafogás vizsgálatok alapján a *Maculinea* populáció méretét közel ezer egyedre becsüljük az elmúlt években. A meleg, száraz időjárás a populáció gyors lerajzását, míg a hűvös-csapadékos klíma az egyedszám lassú növekedését és a repülési időszak elhúzódását eredményezte. A látszólagos túlélési ráta és a visszafogási valószínűség magas értékei arra engednek következtetni, hogy a lepkék ragaszkodnak élőhelyükhöz, a közösség mozgási értelemben zárt. A repülési időszak első felében a hímek aránya jóval magasabb volt, majd a rajzás második felétől kezdve a két ivar aránya fokozatosan közel került az 1:1-hez.

(ii) A *Gentiana crutiata* sarjtelepei jellegzetesen foltos eloszlási mintázatot mutatnak a parlaggyepben. A legtöbb felvételezett tápnövény viszonylag fiatal tő volt, amelyek közel helyezkedtek el egymáshoz, így biztosítva az optimális peterakó helyet a lepkék számára. Eredményeink alapján arra lehet gondolni, hogy a tápnövény az élőhelyen erős vegetatív

szaporodásban, ezzel együtt terjedőben van. A 90-es évek eredményeivel szemben, a hajtások zöme ép és termékeny volt, csak igen kis hányadukat rágták le.

(iii) 2004-ben (amikor is 50 kvadrátban mértük fel a peték mennyiségét) a felvételezett tövek 890 hajtásán közel 5600 petét találtunk. A lerakott peteszámból extrapolálva kb. 13 000-15 000 petére számolhatunk a teljes élőhelyen. Ez a jelentős petesűrűség a jelölés-visszafogás vizsgálatok eredményeinek megfelelő populáció nagyságot tételez fel.

(iv) Az egy kvadrátra eső átlagos peteszám a rekonstrukció előtti időszakhoz képest sokszorosára nőtt, ami a területen folytatott kezelés kedvező hatását igazolja. A Tohonya-völgyben a *Maculinea alcon* populáció jelenleg stabilnak tűnik, a kipusztulás veszélye nem fenyegeti. A terület kaszálása és extenzív legeltetése révén fenntartott rövidfűvű gyeppel állapottal előnyös a sarjtelepek szaporodása és a *Maculinea* populáció tenyésztése számára. Eredményeink azt mutatják, hogy az erősen sérült hajtások alkalmatlanok a petezésre, így nagyon fontos a kezelés helyes időzítése, csak a hernyók kihullása után szabad azt megkezdeni. A védelem másik fontos eszköze a vadállomány riasztása és gyérítése, hisz az őzek által okozott rágás nemcsak a peterakás lehetőségében, hanem a petékben is veszteséget okoz.

(v) A nőstények petéiket kis számban a *Gentiana crutiata* felső leveleire és generatív szerveire helyezik. A peterakás zömmel az ép fertilis hajtásokra történt.

(vi) A nőtények petézési preferenciájában a *Gentiana* tövek hajtásszáma, a vegetációból való kiemelkedés mértéke és a virágos levélkörök száma játszik fontos szerepet. A tövek hajtásszáma és a rájuk helyezett peték mennyisége közötti pozitív összefüggés csak egy meghatározott szintig figyelhető meg, mert a sarjtelepek szaporodását a nőtények petéző kapacitása bizonyos határon túl már nem követi.

(vii) A hajtások *Aphis gentianae* és *Puccinia gentianae* fertőzöttsége eltérően hatott a nőtények peterakási preferenciájára. Az elemzések során a levéltetvességnek mind a direkt, mind pedig az indirekt gátló hatását kimutattuk a petezésre. A levéltetvek közvetlen jelenléte kizárta a peték előfordulását ugyanazon részen a tápnövénynek, közvetett hatásuk pedig feltehetően kémiai szignálok révén valósulhatott meg. A kolóniát őrző hangyák előfordulása nem fokozta a fertőzés taszító hatását. Míg a levéltetvek a legjobb minőségű hajtásokon fordultak elő, addig a *Maculinea* nőtények a gyengébb minőségű hajtásokra is petéztek előfordulásuk arányában. Véleményünk szerint a generatív szervek megléte, ill. hiánya (vagyis egy hajtás virágos vagy virágtalan volta) a legfontosabb tényező a nőtények tápnövény szelekciójában. A *Puccinia*-val fertőzött hajtások fenológiaiilag visszamaradott állapotban voltak az ép virágos hajtásokhoz képest, azonban a peték számában nem találtunk szignifikáns különbséget közöttük. A rozsdagombás hajtások többnyire bimbós stádiuma nem stimulálta a nőtényeket a peterakásban, vagyis a virágok fenofázisa nincs hatással a *M. alcon* petézési viselkedésére. Ez a fontos tény teszi lehetővé azt, hogy a lepkék akkor is lerakják petéiket, ha a *Gentiana cruciata* virágzása késik a rajzásukhoz képest. Így a *Maculinea* populáció

fennmaradhat akkor is, ha a kedvezőtlen környezeti tényezők hatására a tápnövény és a lepke fenológiájának összhangja megbomlik.

7. Summary

We studied a population of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (= „*Maculinea rebeli*”) in the Tohonya valley within the Aggtelek karst region (N Hungary). Since 2001, the area has been managed by regular mowing and selective cutting the scrub at the end of the vegetation period. The population of *Maculinea alcon* is distributed over an area of about 3 ha of the above territory, of which an area of 7500 m² was designated as our sampling area. Our results and suggestions concerning environmental protection are summarized in seven points:

(i) On the basis of mark-release-recapture studies we assessed the size of the *Maculinea* population about a thousand individuals for the past years. Warm and dry weather conditions resulted in a fast decline in the flight period; whereas cool and wet weather caused a slow growth in the number of individuals and an extended flight curve. The high values of survival rate and recapture probability suggest that butterflies stick to their habitats and the population can be regarded closed in terms of migration. The ratio of males was much higher in the population in the first half of the flyight period in the studied years. During the flight period, the ratio of females increased gradually, and the sex ratio approximated 1:1 in the second half of the sampling period.

(ii) The sprout colonies of *Gentiana cruciata* were located in a characteristic patchy pattern. Most of the plants counted were relatively young clumps growing close to each other, thus providing ideal egg laying

sites for the females. On the basis of our results, it can be concluded that the food plant was vigorously reproducing vegetatively, and consequently the colonies were spreading. Unlike in the 90's, we found that most of the sprouts were intact and fertile, and only a small percentage had been grazed.

(iii) In 2004 (when the quantity of eggs was surveyed in 50 squares) we found approximately 5600 eggs on 890 stems of the studied clumps. Extrapolating from the number of eggs, we can calculate about 13.000-15.000 eggs in the whole habitat. Based on this considerable egg density we can deduce a population size, which is in accordance with the findings of the capture-recapture studies.

(iv) Due to the beneficial effect of habitat management in the area, the number of eggs per square has increased manifold since the 90's. The Tohonya valley population of *Maculineaalcon* seems to be stable and not threatened by extinction. The short grass sward state of the area maintained by mowing and extensive grazing is beneficial both for the growth of the sprout colonies and for the *Maculinea* population. Our findings showed that heavily damaged stems are unsuitable for egg laying. Our results underline the importance of the timing of mowing and grazing. These actions should not start before larvae have fallen off the food plant. Keeping deer away from the area is also an important means of protection as grazing deer can destroy eggs as well as stems suitable for egg laying.

(v) The females laid their eggs in small numbers on the uppermost leaves and generative organs of *Gentiana cruciata*. Eggs were only laid on intact fertile stems.

(vi) The egg laying preference of females is affected by the number of stems of the clump, the height of stems, the prominence of stems and the number of fertile whorls. However, the positive correlation between the number of stems in the clumps and the number of eggs laid on them seems to be restricted as the egg laying capacity of the females is limited.

(vii) Infestation by *Aphis gentianae* and *Puccinia gentianae* influenced the oviposition preferences of females differently. In the analyses, both the direct and indirect inhibitory effects of aphid infestation were detected on egg laying. As a direct effect, the presence of aphids excluded egg laying on the same parts of the food plant. Indirect effects could probably be manifested through chemical cues of aphids. Attending ants did not increase the repulsive effect of aphid infestation. While aphids occurred on high quality stems, *Maculinea* females also oviposited on low quality stems. To our understanding, the most important attractive signal in oviposition is the existence or absence of generative organs on the upper whorls of the stem. Stems infected by *Puccinia* exhibited a delayed phenological stage as compared to intact fertile stems; however, there was no significant difference in the number of eggs on them. Accordingly we concluded that the phenological state of the flowers did not influence the oviposition behaviour of *M. alcon*. This implies that females can lay their eggs even when the flowering period of *G. cruciata* is in delay as compared to their flight period.

Thus the *Maculinea* population can survive even when as a result of unfavourable environmental conditions, the balance between food plants and the phenology of butterflies is overturned.

8. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt köszönettel tartozom témavezetőmnek Dr. Varga Zoltánnak és tanszékvezetőmnek Dr. Pecsénye Katalinnak szakmai irányításukért, türelmükért és mérhetetlen segítségükért. Az évek során nemcsak a szakmáról, hanem az emberségről is igen sokat tanultam tőlük. Szeretettel mondok köszönetet Dr. Szabó Sándornak, aki megismertette velem a lepkék csodálatos világát, és hallgató korom óta folyamatosan nyomon követi, tanácsaival és ötleteivel segíti munkámat. Továbbá köszönettel tartozom kedves kollégáimnak Bereczki Juditnak, Tóth Andreának és Dr. Schnidthen Csabának a terepi mintavételek és az adatok feldolgozásában való aktív közreműködésükért. Köszönöm Dr. Tóthmérészt Bélának, Dr. Varga Katalinnak, Kassai Ferencnek szakmai tanácsaikat és a statisztikai elemzések során nyújtott segítségüket. Köszönettel tartozom Dr. Basky Zsuzsának az *Aphis gentianae*, Dr. Kövics Györgynek a *Puccinia gentianae* és Tartally Andrásnak a *Lasius* spp. identifikálásáért. Hálás vagyok Kozma Péternek, Árnys Orsolyának, Árnys Mihálynak, Mester Valériának, hogy segítségemre voltak a terepi és a laboratóriumi vizsgálatok során. Külön köszönet illeti az Aggteleki Nemzeti Park igazgatóságát a kutatások közben nyújtott segítségért. Munkám anyagi háttérének megteremtésében a DE Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszéke, az Eu EVK2-CT-2001-00126 MacMan, NKFP-3 B/023/2004, Eu FP6-2003-SSP-3 Eumon pályázatok és a családom biztosított támogatást.

9. Irodalom

- Ackery P.R. 1984: Systematic and faunistic studies on butterflies. In: Vane-Wright R.I. & Ackery P.R. (eds.): *The biology of butterflies. Symposia of the Royal Entomol. Soc.*, Academic Press, London, **11**: 9–21.
- Addicott J.F. 1979: A multispecies aphid–ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* **57**: 558–569.
- 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. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **266**: 1419–1426.
- Als T.D., Nash D.R. & Boomsma J.J. 2002: Geographical variation in host-ant specificity of the parasitic butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Ecol. Entomol.* **27**: 403–414.
- Als T.D., Vila R., Kandul N.P., Nash D.R., Yen S.H., Hsu Y.F., 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.
- Anthes N., Fartmann T., Hermann G. & Kaule G. 2003: Combining larval habitat and metapopulation structure – the key for successful management of prealpine *Euphydryas aurinia* colonies. *J. Insect Cons.* **7**: 175–185.
- Arnason A.N. & Schwarz C.J. 1999: Using POPAN-5 to analyze banding data. *Bird Study* **46**: 157–168.
- Arnason A.N., Schwarz C.J. & Boyer G. 1998: POPAN-5. *A data maintenance and analysis system for mark-recapture data*. University of Manitoba, Winnipeg.
- Árnyas E., Bereczki J., Tóth A. & 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: 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. 111–114.

- 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. *Eur. J. Entomol.* **103**: 587–595.
- Bailey N.T.J. 1951: On estimating the size of mobile populations from capture-recapture data. *Biometrika* **38**: 293–306.
- Banks C.J. 1962: Effects of the ant *Lasius niger* (L.) on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Ann. Appl. Biol.* **50**: 669–679.
- Banks C.J. & Macaulay E.D.M. 1967: Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L.). *Ann. Appl. Biol.* **60**: 445–453.
- Bálint Zs. 1985: *Maculinea alcon limitanea* nov. spp. (Lepidoptera: Lycaenidae) from Transylvania, Rumania. *Galathea* **1**(3): 62–74.
- Bálint Zs. 1986: Further studies on *Maculinea alcon* Den. & Schiff., 1775 (Lepidoptera: Lycaenidae). *Galathea* **2**(4): 92–108.
- Bálint Zs. 1996: *A Kárpát-medence nappali lepkéi. 1. rész.* Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- Bálint Zs., Gubányi A. & Pitter G. 2006: *Magyarország védett pillangóalakú lepkéinek katalógusa a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteménye alapján.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Bereczki J., Pecsénye K., Peregovits L. & Varga Z. 2005: Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **43**(2): 157–165.
- Berger L. 1946: *Maculinea rebeli* Hirschke, bona species. *Lambillionea* **46**: 95–110.
- Bernardi G. 1947: Notes apropos d'un article de L. Berger - *Maculinea rebeli* Hirschke bonne espece. *Bull. Soc. ent. Mulhouse* **7–8**: 61–67.
- Beuret H. 1949: Contribution a l'étude du groupe *Maculinea alcon* Schiff.-*rebeli* Hirschke. *Bull. Soc. ent. Mulhouse* **1**: 7–8.

- Beuret H. 1954: *Die Lycaeniden der Schweiz. Teil II.* Entomologische Gesellschaft, Basel, pp. 204–222.
- Blower J.G., Cook L.M. & Bishop J.A. 1981: *Estimating the size of animal populations.* George Allen & Unwin Publishers, London.
- Brownie C., Anderson D.R., Burnham K.P. & Robson D.S. 1985: *Statistical inference from band recovery data a handbook.* U. S. Fish and Wildlife Service, Resource Publication 156., Washington, DC.
- Buckley R.C. 1987a: Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 111–135.
- Buckley R.C. 1987b: Ant–plant–homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* **16**: 53–85.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. 1998: *Model selection and inference.* Springer-Verlag, New York.
- Carrol C.R. & Janzen D.H. 1973: Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 231–257.
- Chapman T.A. 1916: The evolution of the habitats of the larva of *Lycaena arion*, L. *Trans. Ent. Soc. Lond.* **1919**: 315–321.
- Cizek O. & Konvicka M. 2005: What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography* **28**: 791–800.
- Clarke R.T., Thomas J.A., Elmes G.W. & Hochberg M.E. 1997: The effects of spatial patterns in habitat quality on community dynamics within a site. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **264**: 347–354.
- Cormack R.M. 1964: Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* **51**: 429–438.
- Crawley M.J. (1993). *GLIM for ecologists.* Blackwell Scientific Publications, London.
- Demeter A. & Kovács Gy. 1991: *Állatpopulációk nagyságának és sűrűségének a becslése.* Akadémiai Kiadó, Budapest.

- Dennis R.L.H. & Eales H.T. 1997: Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. *J. Insect Cons.* **1**: 167–176.
- Dolek M., Geyer A. & Bolz R. 1998: Distribution of *Maculinea rebeli* and hostplant use on sites along the river Danube. *J. Insect Cons.* **2**: 85–89.
- Ebert G. & Rennwald E. 1991: *Die Schmetterlinge Baden-Württenbergs. Bd. 2. Tagfalter II.* Ulmer, Stuttgart, pp. 284–296.
- Elmes G.W. & Thomas J.A. 1987a: Die Gattung *Maculinea*. In: Geiger W. (ed.): *Tagfalter und ihre Lebensraume: Arten, Gefährdung, Schutz.* Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basle, pp. 354–368.
- Elmes G.W. & Thomas J.A. 1987b: Die Biologie und Ökologie der Ameisen der Gattung *Myrmica*. In: Geiger W. (ed.): *Tagfalter und ihre Lebensraume: Arten, Gefährdung, Schutz.* Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basle, pp. 404–409.
- Elmes G.W. & Thomas J.A. 1992: The complexity of species conservation in managed habitats: interaction between *Maculinea* butterflies and their host ants. *Biodivers. Conserv.* **1**: 155–169.
- Elmes G.W., Thomas J.A. & Wardlaw J.C. 1991a: Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant nests. *J. Zool. (Lond.)* **223**: 447–460.
- 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 caterpillar growth and survival. *J. Zool. (Lond.)* **224**: 79–92.
- Elmes G.W., Thomas J.A., Hammarstedt O., Munguira M.L., Martin J. & van der Made J.G. 1994: Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of the endangered butterfly *Maculinea alcon* (Denis et Schiff.) (Lepidoptera). *Memorab. Zool.* **48**: 55–68.
- 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 Oecol.* **17**: 61–80.

- Elmes G.W., Thomas J.A., Wardlaw J.C., Hochberg M.E., Clarke R.T. & Simcox D.J. 1998: The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *J. Insect. Cons.* **2**: 67–78.
- El-Ziady S. & Kennedy J.S. 1956: Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)* **31**: 61–65.
- Farkas S. (ed.) 1999: *Magyarország védett növényei*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Fartmann T. 2004: Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. *Abh. Westf. Mus. Naturkde.* **66**(1): 1–256.
- Fiedler K. 1998: Lycaenid-ant interactions of the *Maculinea* type: tracing their historical roots in a comparative framework. *J. Insect Cons.* **2**: 3–14.
- Fisher R.A. & Ford E.B. 1947: The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity* **1**: 143–174.
- Flatt T. & Weisser W.W. 2000: The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology* **81**: 3522–3529.
- Francis B., Green M. & Payne C. 1994: *GLIM 4. The statistical system for generalised linear interactive modelling*. University Press Inc., New York.
- Frohawk, F.W. 1924: *Natural History of British Butterflies (Vol. 2)*. Hutchinson, London.
- Fruhstorfer H. 1917: Neue palaearktische Lycaeniden. *Iris* **31**: 24–25.
- Gall L.F. 1985: Measuring the size of Lepidopteran populations. *J. Res. Lepid.* **24**: 97–116.
- Gyulai I. 1983: *A környezeti rendszerek rész-egész problémája egy rendszer vizsgálatának vetületében*. Dissert. dr. sci. nat., Miskolc.
- Hesselbarth H., van Oorschot H. & Wagener S. 1995: *Die Tagfalter der Türkei. Bd. 1-3*. Selbstverlag Sigbert Wagener, Bocholt.

- 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 nets. *J. Anim. Ecol.* **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. *J. Anim. Ecol.* **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*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (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*. *J. Insect Cons.* **2**: 59–66.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. 1990: *The ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hurvich C.M. & Tsai C.L. 1989: Regression and time-series model selection in small samples. *Biometrika*. **76**: 297–307.
- IUCN 2006: *IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 31 January 2007.
- Jolly G.M. 1965: Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**: 225–247.
- Kaaber S. 1964: Studies on *Maculineaalcon* (Schiff.) - *rebeli* (Hir.) (Lep. Lycaenidae) with reference to the taxonomy, distribution and phylogeny of the group. *Ent. Meddr.* **32**: 277–319.
- Ketskemény L. & Izsó L. 2005: *Bevezetés az SPSS programrendszerbe*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Kockelke K., Herman G., Kaule K., Verhaagh M. & Settele J. 1994: Zur Autökologie und Verbreitung des Kreuzenzian-Ameisenbläulings, *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904). *Carolinea* **52**: 93–109.
- Kovács-Láng E. 1997: Bevezetés: A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer. In: Horváth F., Rapcsák T. & Szilágyi G. (eds.): *A Nemzeti*

- Biodiverzitás-monitorozó Rendszer I. Informatikai alapozás.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 9–11.
- Kőrösi Á. 2006: *A jelölés-visszafogás módszer alapelvei és alkalmazása az ökológiában.* <www.univet.hu/users/jkis/Education/Okologiai_terepmodszerek>.
- Kőrösi Á., Kassai F. & Peregovits L. 2004: Egy védett hangyaboglárka, a *Maculinea teleius* populációdinamikai vizsgálata a Szigetközben. *Term. Véd. Közlem.* **11**: 337–348.
- Kriszmann A. 2000: *Zum Eiablageverhalten von Maculinea alcon ([D. & Sch.], 1775) an Gentiana pneumonanthe und Gentiana asclepiadea.* UFZ-Bericht, Leipzig, pp. 103–110.
- Kudrna O. & Belicek J. 2005: On the „Wiener Verzeichnis” its authorship and the butterflies named therein. *Oedipus* **23**: 1–32.
- Küer A. & Fartmann T. 2005: Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). *Nota. Lepid.* **27**: 309–319.
- Lebreton J.D. & Pradel R. 2002: Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *J. Appl. Stat.* **29**: 353–369.
- Lincoln F.C. 1930: Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U.S. Dept. Agric. Circ.* **118**: 1–4.
- Maes D., Vanreusel W., Talloen W. & Van Dyck H. 2004: Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium (Lepidoptera, Lycaenidae). *Biol. Conserv.* **120**: 233–245.
- Manly B.F.J. & Parr M.J. 1968: A new method of estimating population size, survivorship, and birth rate from capture-recapture data. *Trans. Soc. Br. Entomol.* **18**: 81–89.
- Marktanner T. 1985: Die Bedeutung des Schwalbenwurzengians als Futterpflanze von *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) im oberschwäbischen Alpenvorland und die Verbreitung der Lycaenidae in diesem Raum. *Entomol. Zeitschr.* **95**: 257–272.

- Megléc E. 1998: *Population structure and variability of Parnassius mnemosyne (L.) (Lepidoptera) populations in the Carpathian basin*. Doctoral Thesis, Debrecen.
- Meyer-Hozak C. 2000: *Zur Populationsbiologie von Maculinea rebeli (Hirschke, 1904) (Lep. Lycaenidae)*. UFZ-Bericht, Leipzig, pp. 73–89.
- Michaletzky Gy. 1986: Becslés és hipotézisvizsgálat lineáris modellben. Szórásanalízis. In: Móri F.T. & Székely J.G. (eds.): *Többváltozós statisztikai analízis*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest, pp. 145–171.
- Motulsky H. 1995: *Intuitive biostatistics*. Oxford University Press, Oxford.
- Munguira M.L. & Martin J. 1997: *Action plan for the Maculinea Butterflies in Europe*. Council of Europe, Strasbourg.
- Nixon G.E.J. 1951: *The association of ants with aphids and coccids*. Commonwealth Institute of Entomology, London.
- Norusis M.J. 2006: *SPSS 14.0 Guide to Data Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Nowicki P., Richter A., Glinka U., Holzschuh A., Toelke U., Henle K., Woyciechowski M. & Settele J. 2005a: Less input same output: simplified approach for population size assessment in Lepidoptera. *Popul. Ecol.* **47**: 203–212.
- Nowicki P., Settele J., Thomas J.A. & Woyciechowski M. 2005b: A review of population structure of *Maculinea* butterflies. 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. 144–149.
- Nowicki P., Witek M., Skórka P., Settele J. & Woyciechowski M. 2005c: Population ecology of the endangered butterflies *Maculinea teleius* and *M. nausithous* and the implications for conservation. *Popul. Ecol.* **47**: 203–212.
- Nowicki P., Witek M., Skórka P. & Woyciechowski M. 2005d: Oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* Denis &

- Schifferrmüller (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to characteristics of foodplants and presence of ant hosts. *Pol. J. Ecol.* **53**: 105–111.
- Parmelee J.A. & de Carteret P.M. 1985: *Puccinia gentianae*. *Fungi Canadenses* No. 295. Nat. Mycol. Herb., Biosystem. Res. Inst. Res. Branch, Agric. Canada, Ottawa, Ontario.
- Pech P., Fric Z., Konvička M. & Zrzavý J. 2004: Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics* **20**: 362–375.
- Pecsenye K., Bereczki J., Tihanyi B., Tóth A., Peregovits L. & Varga Z. 2007: Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera: Lycaenidae) in eastern Central Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* **91**(1): 11–21.
- Peregovits L., Dobos Zs. & Kun A. 2001: A *Maculineaalcon xerophila* populációökológiája és természetvédelme. In: Borhidi A. & Botta-Dukát Z. (eds.): *Ökológia az ezredfordulón II. Esettanulmányok*. MTA, Budapest, pp. 27–56.
- Pollock K.H. 1982: A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J. Wildl. Manage.* **46**: 752–757.
- Porter K. 1992: Eggs and egg laying. In: Dennis R.L.H. (ed.): *The ecology of butterflies in Britain*. Oxford University Press, Oxford, pp. 46–72.
- Powell G., Tosh C.R. & Hardie J. 2006: Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary, and applied perspectives. *Annu. Rev. Entomol.* **51**: 309–330.
- 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. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)* **28**: 160–162.
- Rebel H. & Zerny H. 1931: Die Lepidopterenfauna Albaniens (mit Berücksichtigung der Nachbargebiete). *Denkschr. Mathem.-Naturwiss. Klasse* **103**: 38–160.
- Ronkay L. 1997: *A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer VII. Lepkék*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.

- Rudas T. 1986: Kontingenciatáblázatok loglineáris elemzése. In: Móri F.T. & Székely J.G. (eds.): *Többváltozós statisztikai analízis*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest, pp. 191–206.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Höttinger H., Nikiforov A., Mistrik R., Schafellner C., Baier P. & Christian E. 2004: Aggregate-odour multi-host mimicry: A butterfly's chemical key to various ant forts. *Naturwissenschaften* **91**: 209–214.
- Schönrogge K., Wardlaw J.C., Thomas J.A. & Elmes G.W. 2000: Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **267**: 771–777.
- Schroth M. & Maschwitz U. 1984: Zur larvalbiologie und wirtsfindung von *Maculinea teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) eines parasiten von *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ent. Gener.* **9**: 225–230.
- Schtickzelle N., LeBoulengé E. & Baguette M. 2002: Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos* **97**: 349–360.
- Schwarz C.J. & Arnason A.N. 1996: A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* **52**: 860–873.
- Schwarz C.J. & Seber G.A.F. 1999: Estimating animal abundance: review III. *Stat. Sci.* **14**: 427–456.
- Seber G.A.F. 1965: A note on the multiple recapture census. *Biometrika* **52**: 249–259.
- Settele J., Margules C., Poschlod P. & Henle K. (eds.) 1996: *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Settele J., Feldmann R. & Reinhardt R. 2000: *Die Tagfalter Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart.
- Settele J., Kühn E. & Thomas J. (eds.) 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-Moscow.

- Sielezniew M. & Stankiewicz A.M. 2004: Simultaneous exploitation of *Myrmica vandeli* and *M. scabrinodis* (Hymenoptera: Formicidae) colonies by the endangered myrmecophilous butterfly *Maculineaalcon* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Eur. J. Entomol.* **101**: 693–696.
- Sipos J.V. & Varga Z. 1998: Phytocenology of semi-dry grasslands (*Cirsio-Brachypodium pinnati*) in the Aggtelek karst area. (In Hung., English abstr.) *Kitaibelia* **III**(2): 347–348.
- Southwood, T.R.E. 1984: *Ökológiai módszerek – különös tekintettel a rovarpopulációk tanulmányozására*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Steiner F.M., Sielezniew M., Schlick-Steiner B.C., Höttinger H., Stankiewicz A. & Górnicki A. 2003: Host specificity revisited: New data on *Myrmica* host ants of the Lycaenid butterfly *Maculinea rebeli*. *J. Insect Cons.* **7**: 1–6.
- Szabó R. 1956: Magyarország Lycaenidái - Die Lycaeniden Ungarns. *Folia ent. hung.* **9**: 254–362.
- Székely J.G. 1986: Regressziós modellek. In: Móri F. T. & Székely J. G. (eds.): *Többváltozós statisztikai analízis*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest, pp. 129–141.
- Tartally A. & Csősz S. 2004: Adatok a magyarországi *Maculinea* fajok (Lepidoptera: Lycaenidae) hangyagazdájáról. *Term. Véd. Közlem.* **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.
- Thomas J.A. 1976: *The ecology and conservation of the large blue butterfly*. Institute of Terrestrial Ecology, Grange over Sands.
- Thomas J.A. 1977: The ecology of the large blue butterfly. *Annu. Rep. Inst. terr. Ecol.* **1976**: 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. 1984b: The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. *Biol. Conserv.* **28**: 325–347.
- Thomas J.A. 1991: Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: Spellerberg I.F., Goldsmith F.B. & Morris M.G. (eds.): *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 149–167.
- 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. & Elmes G.W. 1993: Specialized searching and the hostile use of allomones by a parasitoid whose host, the butterfly *Maculinea rebeli*, inhabits ant nests. *Anim. Behav.* **45**: 593–602.
- Thomas J.A. & Elmes G.W. 2001: Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **268**: 471–477.
- Thomas J.A. & Settele J. 2004: Butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283–284.
- 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. *Ecol. Entomol.* **18**: 73–76.

- Thomas J.A., Elmes G.W., Wardlaw J.C. & Woyciechowski M. 1989: Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* **79**: 452–457.
- Thomas J.A., Clarke R.T., Elmes G.W. & Hochberg M.E. 1998a: 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 Entomol. Soc., Vol. 19.* Chapman & Hall, London, pp. 261–290.
- Thomas J.A., Simcox D.J., Wardlaw J.C., Elmes G.W., Hochberg M.E. & Clarke R.T. 1998b: Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. *J. Insect Cons.* **2**: 39–46.
- 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. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **268**: 1791–1796.
- Ujvárosy A. 1998: Földrajzi helyzet, éghajlati viszonyok. In: Baross G. (ed.): *Az Aggteleki Nemzeti Park.* Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 22–25.
- Urbahn E. 1964: Neuere Auffassungen in der *Maculineaalcon-rebeli*-Frage (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomol. Abhandlungen, Staatl. Museum f. Tierkunde, Dresden* **32**: 69–77.
- Van Dyck H., Oostermeijer J.G.B., Talloen W., Feenstra V., van der Hidde A. & Wynhoff I. 2000: Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *Proc. R. Soc. Lond. (B)* **267**: 861–866.
- Varga Z. 1999: The Lepidoptera of the Aggtelek National Park. In: Mahunka S. (ed.): *The Fauna of the Aggtelek National Park, II.* Hungarian Natural History Museum, Budapest, pp. 443–504.
- Varga Z., Varga-Sipos J., Orci K.M. & Rácz I. 2000: Félcsászár gyepek az Aggteleki-karszton: fitocönológiai viszonyok, egyenesszárnyú rovar- és lepkeegyüttesek. In: Virágh K. & Kun A. (eds.): *Vegetáció és Dinamizmus.* MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 195–238.

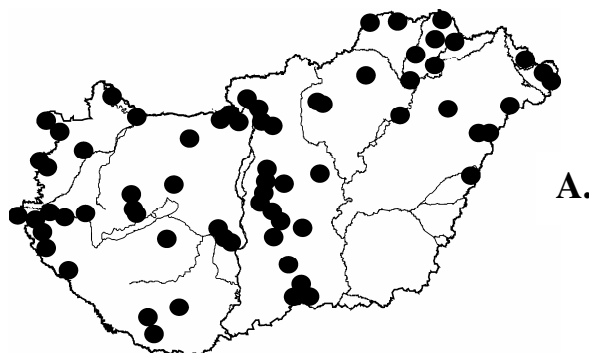
- Varga-Sipos J. & Varga Z. 1997: Phytocenology of semi-dry grasslands in the Aggtelek karst area. In: Tóth E. & Horváth R. (eds.): *Research in the Aggtelek National Park and Biosphere Reserve. Proceedings of the Conference, Vol. II.*, Aggtelek National Park Directorate, Aggtelek, pp. 59–78.
- Volkl W. 1992: Aphids or their parasitoids: Who actually benefits from ant tending? *J. Anim. Ecol.* **61**: 273–281.
- WallisDeVries M.F. 2004: A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conserv. Biol.* **18**: 489–499.
- 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? *Entomol. Exp. Appl.* **95**: 97–103.
- Way M.J. 1963: Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **8**: 307–344.
- White G.C. & Burnham K.P. 1999: Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: 120–138.
- White G.C., Anderson D.R., Burnham K.P. & Otis D.L. 1982: *Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations*. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos.
- Wiklund C. & Fagertsröm T. 1977: Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* **31**: 153–158.
- Wynhoff I. 1996: *International Maculinea Workshop*. Dutch Butterfly Conservation, Wageningen.
- Wynhoff I. 1998: The recent distribution of the European *Maculinea* species. *J. Insect Cons.* **2**: 15–27.
- Wynhoff I. 2001: *At home on foreign meadows: the reintroduction of two Maculinea butterfly species*. Doctoral Thesis, Wageningen.
- Zámbó L. 1998: Talajtakaró. In: Baross G. (ed.): *Az Aggteleki Nemzeti Park. Mezőgazda Kiadó, Budapest*, pp. 97–117.

10. Függelék

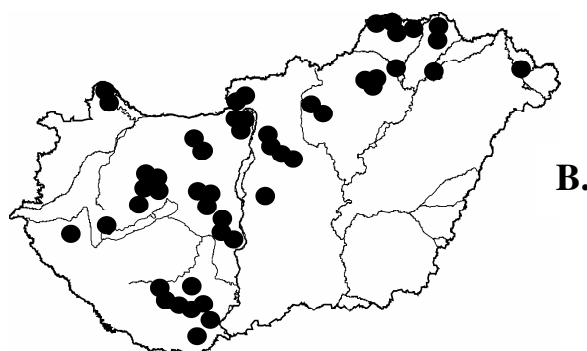
1. függelék. A Magyarországon előforduló *Maculinea* fajok elterjedése, főbb biológiai jellemzői és veszélyeztetettségi státusuk (Thomas 1995; Bálint 1996; Wynhoff 1998; Tartally & Csősz 2004). A boglárkalepkék fő magyarországi hangyagazdáit aláhúzással jelöltem.

Faj	Általános elterjedés	Élethely	Repülési idő	Tápnövény	Hangyagazda	Lárva stratégia	Parazitoid	IUCN kategória
<i>Maculinea alcon</i> (= <i>M. rebeli</i> nuct.) szárazgyepei ökotípus	Pireneusoktól a Kaukázusig	Száraz és félig száraz gyepek, legelők	Június közepétől július közepéig	<i>Gentiana cruciata</i> <i>G. pneumonanthe</i> <i>G. lutea</i> <i>Gentianella austriaca</i>	<u><i>Mirmica sabuleti</i></u> <i>Myrmica scabrinodis</i> <i>Myrmica schenckii</i> <i>Myrmica speciosoides</i> <i>Myrmica tonae</i>	Kakukk	<i>Ichneumon</i> <i>emmerus</i>	Sérülékeny
<i>Maculinea alcon</i> lápréti ökotípus	Nyugat-Európától Oroszországig (Del-Szibéria)	Domb és síkvidéki kiszáradó-nyertes láprétek	Július közepétől augusztus közepéig	<i>G. pneumonanthe</i> <i>G. asclepiadea</i>	<u><i>Myrmica scabrinodis</i></u> <i>Myrmica salina</i> <i>Myrmica vandeli</i>	Kakukk	<i>Ichneumon</i> spp.	Sérülékeny
<i>Maculinea teleus</i>	Franciaországtól Mongóliáig	Vérfitvesz láprétek	Július közepétől augusztus elejéig	<i>Sanguisorba</i> <i>officinalis</i>	<u><i>Myrmica scabrinodis</i></u> <i>Myrmica spectoides</i> <i>Myrmica salina</i> <i>Myrmica galliensis</i>	Ragadozó	<i>Neotypus</i> spp.	Veszélyeztetett
<i>Maculinea nausithous</i>	Baskföldtől az Altáig	Vérfitvesz láprétek	Júniustól augusztusig	<i>Sanguisorba</i> <i>officinalis</i>	<u><i>Myrmica rubra</i></u>	Ragadozó	<i>Neotypus</i> spp.	Veszélyeztetett
<i>Maculinea (arion) arion</i>	Nyugat-Európától az Altáig, délen lehatol a Balkán-félszigetig	Száraz rétek, legelők	Májustól júniusig	<i>Thymus</i> spp.	<i>Myrmica sabuleti</i> (?)	Ragadozó	?	Sérülékeny
<i>Maculinea (arion) ligarica</i>	Kárpát-medence, Közép-Európa egyes területei, Balkán-félsziget	Lágos karszobokorodók, száraz domboldalak	Június végétől július közepéig	<i>Origanum vulgare</i> <i>Thymus pulegioides</i>	?	Ragadozó	?	Sérülékeny

2. függelék. A *Gentiana pneumonanthe* (A) és a *Gentiana cruciata* (B) populációinak főbb magyarországi élőhelyei (Farkas 1999).



***Gentiana pneumonanthe*:** Zemplén; Cserehát (Tornaszentjakab), Aggteleki-karszt (Aggtelek: Nagy-v.); Bükk (Nagymező, Kismező, Pazsag-Tebe-pusztá); Hernád-völgy (Szentistvánbaksa); Mátra; Börzsöny (Királyrét); Gödöllői-dv.; Visegrádi-hg (Esztergom: Vaskapu, Pilisszentlászló); Budai-hg.; Vértesalja (Pusztavám: Sikáros); Bakony; Bakonyalja (Devecser: Széki-e., Nyirád); Balaton-fv (Pétfürdő, Köveskál: Fekete-h., Lesenceistvánd); Mecsek (Komló, Mecsekpölöske); Soproni-hg. (Harkai-láprét, Ikva menti láprét), Kőszegi-hg. (Bo-zsok, Zsidó-rét); Vasi-dv. (Nárai: Zsidó-rét); Kemeneshát (Hegyhátsál); Vend-vi.; Őrség; Hetés (Gosztola); Göcsej (Lenti); Zalai-dv.; Dél-Zala; BS (Barcs, Középrigóc); Szigetköz; Kis-A. (Tát: Tati-sz., Csáfordjánosfa); Hanság; Dráva-sík, Tengelic-hv.; Mezőföld; Sárköz; Hevesi-sík (Tiszadorogma: Göbe-e.); Pesti-sík (Göd); Turján-vi., D-T k.; Hajdúság (Hajdúnánás, Bedő); Nyírség; Taktaköz (Kesznyéten); Bodrogló (Sátoraljaújhely: Ronyvártek, BSz-sík, Tt. (Tiszacsege: Kácsasziget); Biharkeresztes: Keserű-e.



***Gentiana cruciata*:** Zemplén (Regéc); Cserehát; Aggteleki-karszt (Jósvafő: Tohonya-völgy, Jósvafő: Kuriszlán, Jósvafő: Haragistya); Bükk (Olaszkapu, Nagymező, Bükkzentkereszt: Lőfő-tisztás); Mátra; Karancs; Börzsöny; Gödöllői-dv.; Visegrádi-hg.; Pilis; Budai-hg. (Nagykovácsi: Nagyszénás); Gerecse; Vértes (Vérteskozma); Vértesalja (Oroszlány: Cica-homok: Pusztavám: Farkas-h.); Bakony; Balaton-fv (Balatonhenye); Keszthelyi-hg. (Balatongyörök, Nemesvita, Vállus); Soproni-hg.; Mecsek; Villányi-hg.; (Nagyharsány: Fekete-h), Zalai-dv. (Gösfő, Csatár); Zselic; Baranyi-dv. (Máriakéménd); Szigetköz; Mezőföld; Hevesi-sík (Felsőzsolca); Turján-vi. (Kunpeszér); D-T k.; Nyírség (Nyírbátor); Beregi Tiszahát (Hetefejércse).

3. függelék. A *Maculinea alcon* magyarországi előfordulási adatai. Az adatbázis a Magyar Természettudományi Múzeum (▲) és a Debreceni Egyetem Állattani Gyűjteményében (●) található példányok alapján lett összeállítva (Varga 1999; Bálint et al. 2006; Varga Z. személyes közlés).

FU 21: Fülesd (●); 03: Hetefejércse (●).

EU 26: Regéc: Bohó-rétek (▲), Gyertyánkúti-rét (●) Regéc: külterület (●); 36: Bózsva: Senyő-völgy (▲); 37: Drahos-rét (●); 38: Hollóháza: László-tanya (▲).

DU 00: Pásztó: Nyikom-rét (●); 10: Mátraszentimre: Tugár-rét (●), Gyöngyöstarján: Jäger-rét (●), Galyatető: Gálya 900m (▲); 50: Eger: Szőlőske (▲); 51: Felsőtárkány: Mellér-völgy (▲), Oldal-völgy (▲), Várhegy (▲); 52: Bélapátfalva: Homonna (▲), Lak-völgy (▲), Felsőtárkány: Három-kő (▲), Nagyvisnyó: Bánya-hegy (▲), Szilvásvár: Fakút-lápa (▲), Feketesár (▲), Kelemenszék (▲), Őr-kő (▲), Szalajka-völgy (▲), Tótfalu-völgy (▲), Bükk-fennsík: Olaszkapu (●); 53: Nagyvisnyó: Huta-rét (▲); 61: Bükk-szentkereszt: Hór-völgy (▲), Bükkzsérc: Füzér-kő (▲); 62: Bánkút: Bálvány (▲), Bálvány-Hármaskút (▲), Bükk-hegység (▲), Farkas-oldal (▲), Bükk-szentkereszt: Rejtekek (▲), Miskolc: Jávorkút (▲), Nagyvisnyó: Nagy-kő (▲), Nagymező (●); 63: Mályinka: Hármaskút (▲), Szállás-völgy (▲), Szentlélek: Bükk-hegység (▲), Varbó: Örvény-kő (▲); 66: Trizs: kül- v. belterület (▲); 67: Jósvafő: Haragistya (●), Jósvafő: Tohonya-völgy (●), Jósvafő: Kuriszlán (●); 71: Kisgyőr: Bodzás-rét (▲); 72: Bükk-szentkereszt: Lófő-tisztás (●), Bükk-szentkereszt: belterület (●), Miskolc: Garadna-völgy (▲), Létrás (▲); 77: Szin: Szelcepuszta (▲).

DT 29: Gyöngyös: Sár-hegy: Gyilkos-rét (●).

CU 41: Diósjenő: Csóványos (▲); 82: Szécsény: Brout-pusztá (▲).

CT 05: Csákvár: Tócsa-völgy (▲), Vérteskozma (●), Varga-rét (▲); 35: Biatorbágy: Öreg-hegy (▲); 39: Esztergom: Vaskapu-hegy (▲); 46: Budakeszi: kül- v. belterület (▲), Budapest: Harang-völgy (▲), Hármashatár-hegy (▲), Németvölgy (▲), Normafa (▲); 47: Nagykovácsi: Nagy-Szénás (●), Pilisszentiván: Kis-szénás (▲); 48: Pilisszentkereszt: Dobogókő (▲), Pilis-tető (▲), Pilisszentlélek: Kétfükkfa-nyereg (▲); 56: Budapest: kül- v. belterület (▲); 57: Budapest: Római-fürdő (▲); 61: Kunpeszér (●).

BT 95: Pusztavám: kül-v. belterület (▲).

BS 82: Mecsekpölöske: legelő (▲).

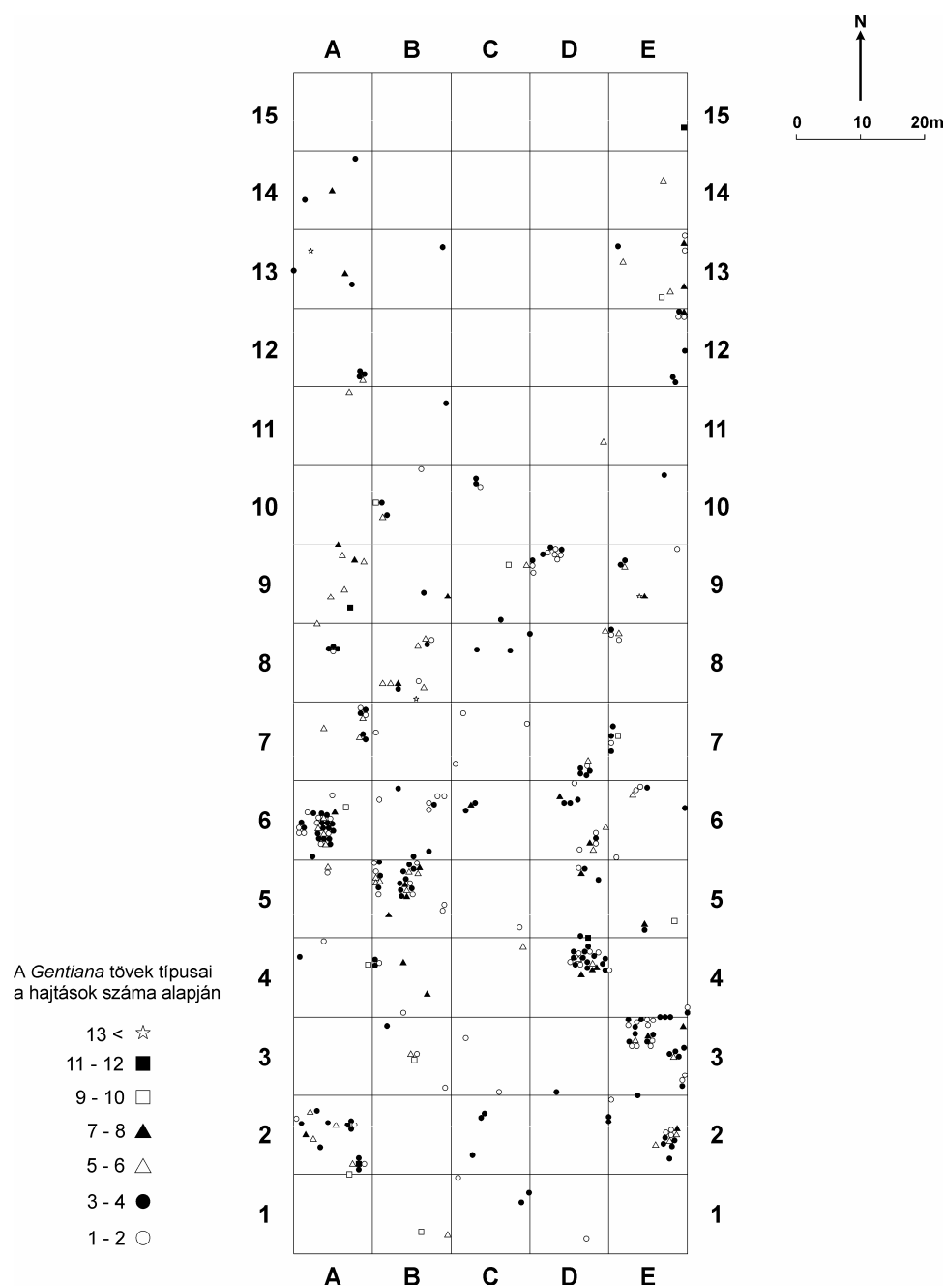
YN 01: Úrkút: Kab-hegy (▲); 04: Fenyőfő: kül- v. belterület (▲); 12: Hárskút: Fennsík (▲), Hárskút: kül- v. belterület (▲).

XN 91: Padragkút: kül- v. belterület (▲), 92: Bakonygyepes: kül- v. belterület (▲).

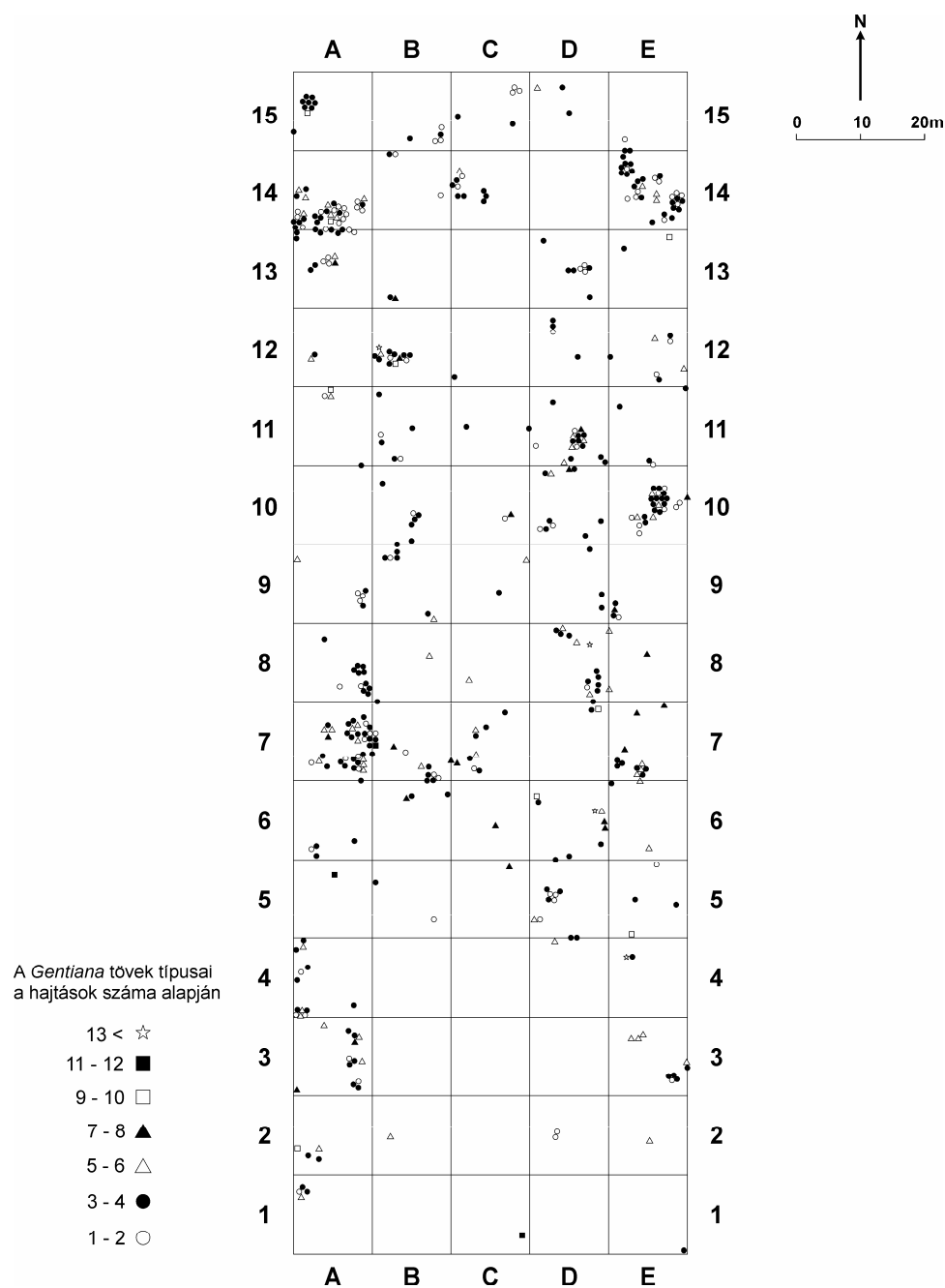
XM 09: Szalafő: kül-v. belterület (▲), 99: Balatonhenye (●).

WM 99: Apátistvánfalva: kül- v. belterület (▲), Szakonyfalu: Grajka-völgy (▲), Szentgotthárd: kül-v. belterület (▲).

4A. függelék. A *Gentiana cruciata* tövek elhelyezkedése a mintavételi területen (2002).



4B. függelék. A *Gentiana cruciata* tövek elhelyezkedése a mintavételi területen (2004).



4C. függelék. A *Gentiana cruciata* tövek elhelyezkedése a mintavételi területen (2005).

