

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar,
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Virágmélység és pödörnyelv hossz kapcsolata a kis Apolló-lepkénél

Készítette: Vajna Flóra
Biológus MSc II.

Témavezetők:

Dr. Kis János, tudományos munkatárs
SZIE-ÁOTK, Biológiai Intézet, Ökológia Tanszék
Szigeti Viktor, tudományos segédmunkatárs
MTA-ELTE-MTM, Ökológiai Kutatócsoport

Budapest
2016.

Tartalomjegyzék

1. Bevezető.....	4
1.1. Növény-pollinátor kapcsolat.....	4
1.2. A lepkék táplálkozása.....	5
1.3. Nektár produkció, virágmélység és környezeti hatások.....	7
1.4. A lepkék pödörnyelve.....	8
1.5. Rovartestméretek közötti összefüggések.....	9
1.6. Klímaváltozás potenciális hatásai.....	9
2. Célkitűzések.....	12
3. Módszerek.....	13
3.1. A vizsgált lepkefaj: a kis Apolló-lepke.....	13
3.2. A vizsgálat helyszíne és ideje.....	13
3.3. Kis Apolló-lepke fogás-visszalátás mintavétel.....	14
3.4. Pödörnyelv fényképezése.....	14
3.5. További testméretek mérése.....	15
3.6. Pártacsómmélység mérés.....	15
3.7. Mérések fényképekről.....	16
3.8. Virágkínálat mintavételezése.....	17
3.9. Nektármennyiség és cukortartalom mérése.....	17
3.10. A kis Apolló-lepke táplálék-kompetítorainak vizsgálata.....	17
3.11. Adatelemzés.....	18
4. Eredmények.....	20
4.1. Pödörnyelvhossz és enyves szegfű virágmélység.....	20
4.2. Viráglátogatási arányok, virágmélységek és nektártermelés.....	21
4.3. A kis Apolló-lepke táplálék-kompetítorainak vizsgálata.....	22
4.4. Enyves szegfű fogyasztás és a nyelvhossz összefüggése.....	23
4.5. Összefüggés a nyelvhossz és egyéb testméretek között; a testméretek változása az idő függvényében.....	25
5. Értékelés.....	28
5.1. Ismételhetőség.....	28
5.2. Pödörnyelvhossz és enyves szegfű virágmélység.....	28
5.3. Viráglátogatási arányok, virágmélységek, nektártermelés és a táplálék-kompetítorok.....	29
5.4. Enyves szegfű fogyasztás és a pödörnyelvhossz összefüggése.....	30

5.5. Összefüggés a nyelvhossz és más testméretek között; a testméretek változása az idő függvényében.....	31
6. Összefoglaló.....	34
7. Summary.....	35
Saját munkák.....	36
Köszönetnyilvánítás.....	36
Függelék.....	37
Hivatkozások.....	43

1. Bevezető

1.1. Növény-pollinátor kapcsolat

A növény-pollinátor hálózatok rendkívül változatos, sokféle kapcsolatot tartalmazó rendszerek, jelentős szerepet játszanak a szárazföldi ökoszisztémákban, közöttük szerteágazó és bonyolult koevolúciós kapcsolatok állnak fenn. Ezek megértéséhez terepi és laboratóriumi munkára van szükség. Az alap-kutatómunkán túl szükségesek pl. a természetvédelmi kezeléseket megalapozó vizsgálatok is (Dicks et al. 2013). Mostanában nagy figyelem irányul a pollinációs krízisre – amit egyes szerzők vitatnak (Ghazoul 2005; Patiny 2014), hasonlóképpen a klímaváltozás várható hatása is kiemelkedő probléma (Benadi et al. 2013).

Számos növény rovarbeporzású; virágaik változatos, de kis mennyiségű, gyakran rejtett jutalmat (nektárt és pollent) biztosítanak a látogatóiknak, amelyek mennyisége térben és időben jelentős mértékben változhat (Goulson 1999; Stang et al. 2009). A nektár a beporzó számára táplálékforrás, amit a növény csaliként termel, a pollentranszferért, azaz a megtermékenyítésért cserébe (Alexandersson & Johnson 2002; Filella et al. 2013). A fogyasztó előre nem tudja, hogy az adott virág mennyi nektárt tartalmaz, meg kell kóstolnia, így nagyobb az esélye a megporzásnak (Dreisig 1995). A növények számos tulajdonságukkal (pl. morfológia, illat) hirdetik a kínált jutalmat (Goulson 1999; Ômura & Honda 2005; Filella et al. 2013). A rovarok tanulási képességei fontosak: a viráglátogató megtanulja felismerni és megkülönböztetni a preferált virágokat a többitől (Goulson 1999; May 2014; Patiny 2014). A rovarok túlnyomó többsége sok növényt látogat, és egy-egy növényfajt sok rovarfaj keres fel (Herrera 1989; Goulson 1999). A növényen táplálkozó pollinátorok és látogatóik száma függ a nyitott virágok arányától és a nektártermeléstől (Kay et al. 1984; Dreisig 1995). Adott területre eső időegység alatti viráglátogatások száma növekszik a növény denzitásával: ha a rovaroknak keveset kell repülniük az egyes tövek között, nagyobb a nyereségük (Dreisig 1995). A pollinátorok populációméretét, diverzitását és látogatóik gyakoriságát meghatározza a nektárnövényfajok száma, a virágok minősége és relatív gyakorisága, valamint az elérhető táplálék mennyisége és minősége (Goulson 1999; Erhardt & Mevi-Schütz 2009).

A természetben egy élőhelyen előforduló, hasonló forrásokat fogyasztó fajok egymás kompetítorai lehetnek (Dohzono 2011). A nektárforrásokért zajló verseny és az ebből következő forrásfelosztás jelentős befolyásoló tényező a különböző pollinátorfajok,

ill. egyedek együttélése szempontjából (Lundberg 2013). Egy jó forrást jobban kihasználó egyedek hatékonyabban szaporodnak, ez populáción belüli jellegeltolódáshoz vezethet. Mivel a környezet folyamatosan változik, ezek a folyamatok kölcsönös adaptációhoz és ezáltal evolúciós folyamatokhoz vezetnek (Grant & Grant 2014). A különböző források, igények és morfológiai karakterek alkotják az alapját a forrásfelosztásnak, ami stabil interspecifikus együttéléshez vezethet (Inouye 1980). Ezek a kapcsolatok környezeti hatásokra időben gyorsan változhatnak (Grant & Grant 2014; Miller-Struttmann et al. 2015). A növények különböző tulajdonságai (pl. pártacsó hosszúsága) szerepet játszanak a nektárfogyasztók közti forrásfelosztás kialakulásában, ezzel segítve a sikeres pollentranszfert (Johnson 1986; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2007). A poszméhek esetében a nyelv hossz indikátora a forrásfelhasználásnak: fajok közötti összehasonlításban a hosszabb nyelvűek képesek táplálkozni a mély pártacsövű virágokból, míg a rövidebb nyelvűek számára csak a rövid pártacsövű virágok képeznek elérhető forrást (Inouye 1980), ezáltal a nyelv hossz befolyásolja a viráglátogatási mintázatot és a koegzisztenciát (Inouye 1980; Lundberg 2013). A forrásfelosztásban és a nektárnövény-választásban nemcsak a testméret, hanem más tényezők (pl. preferencia, életciklus, viselkedés, egyedek közti interakciók, tanulási képesség stb.) is fontosak (Inoue & Yokoyama 2006; Arbulo et al. 2011). Az egyes fajok viráglátogatási rátája különböző, ezt az eltérő kezelési idők magyarázzák; pl. a hosszabb nyelvű lepkefajok hatékonyabban jutnak a nektárhoz, ez a nagyobb testmérettel és a hatékonyabb nektárextrakcióval lehet összefüggésben (Herrera 1989). A hatékony táplálkozást meghatározza a pártacsó és a nyelv hossz méretének egymáshoz illeszkedése (Alexandersson & Johnson 2002; Agosta & Janzen 2005; Stang et al. 2009; Arbulo et al. 2011; Lundberg 2013), az elérhető nektár mennyisége és az interakcióban szereplő fajok gyakorisága, azaz, hogy mennyi nektárt és milyen fajokból tud fogyasztani egy pollinátor (Stang et al. 2009).

1.2. A lepkék táplálkozása

Hernyó állapotban a lepkék többsége herbivór, lárvális tápnövényeiket fogyasztják (lehetnek mono-, oligo- és polifágok is). Imágó állapotban nektárnövényeik forrásaiból élnek. Az európai nappali lepkék elsősorban nektárokat fogyasztanak, egyéb lepke-táplálékforrás lehet még rothadó gyümölcsök, növényi nedvek sár és állati ürülék (Krenn 2000; Goulson 1999; Stang et al. 2009). A többféle eltérő forrásból származó táplálék biztosítja a lepkék számára a változatos fehérje, szénhidrát és ásványi anyag forrásokat

(Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A pollen aminosavakat és fehérjéket biztosít, de kevés pollenevő lepkefaj van (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Nem minden lepke táplálkozik imágó állapotban, a rövid életűek a lárva stádiumban felhalmozott tápanyagokból élnek (Boggs & Freeman 2005; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Willmer 2011; May 2014). A nappali lepkék többségénél azonban mind a lárvális, mind a felnőttkori táplálkozás mennyiségileg és minőségileg is fontos, és befolyásolja a szaporodási sikert (Molleman et al. 2009; May 2014), a lárvális táplálék pedig a felnőtt lepkék morfológiájára is hatással van (Boggs & Freeman 2005). A felnőttként obligát táplálkozó lepkék kevés energiával rendelkeznek a bábozódás után, fitnessük a felnőttkori táplálkozásuktól nagyban függ (May 2014). Három forrásból származnak a felnőtt élet során felhasználható tápanyagok: (i) a lárvális táplálkozásból felhalmozottak, (ii) felnőttkorban felvettek és (iii) a spermatofoorból szerzettek (Erhardt & Mevi-Schütz 2009; May 2014). A spermatofoort a hím párosodás során juttatja a nőténybe, a nőtény számára tápanyagokat biztosít pl. a tojások létrehozásához, a hím számára pedig időt a sikeres megtermékenyítéshez (Boggs & Freeman 2005; Molleman et al. 2009).

A lepkék válogatnak a nektárnövények között, ennek célja, hogy a táplálkozásuk minél hatékonyabb legyen (Goulson 1999; Corbet 2000). A nektárnövény-választást befolyásolja a lepke morfológiája: a repülés költsége, az energiabevitel rátája, a töltési kapacitás, azaz, hogy milyen messzire képes eljutni, anélkül hogy megállna táplálkozni vagy melegedni (Corbet 2000). A táplálkozás nyeresége több tényezőtől is függ: ilyen pl. a nektár cukortartalma, az időegység alatt meglátogatott virágok száma, a táplálkozáshoz és az előtte felhasznált energia (Corbet 2000; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A magas szárnyterhelésű (nagyobb, nehezebb) fajok tömeges vagy nektárban különösen gazdag virágokról táplálkoznak, mivel az így nyert energiával képesek fenntartani a folyamatos repülést, ők a kiadós, de ritka táplálkozást részesítik előnyben (Corbet 2000).

A legtöbb viráglátogató preferál bizonyos színeket és illatokat, ez segíti a virágok felismerését és kiválasztását (Ômura & Honda 2005; Filella et al. 2013). A lepkék többsége távolról először a vizuális ingerek alapján dönt, az illatok a közeli keresést segítik (Ômura et al. 1999; Ômura & Honda 2005; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A pillangófélék (Papilionidae) családjába tartozó fajok a lila és kék színű virágokat részesítik előnyben (Ômura & Honda 2005), ez igaz a kis Apolló-lepkére is (Szigeti 2012). Az egyes fajok preferenciája, memóriája, tanulási képességei eltérőek (Erhardt & Mevi-Schütz 2009).

A lepkék és táp-, illetve nektárnövényeik közti kapcsolatokat koevolúciós folyamatok alakítják (Alexandersson & Johnson 2002; Bauder et al. 2011; Briscoe et al.

2013). A hosszú pödörnyelvű lepkék mély és sekély pártacsövű virágokból is képesek táplálkozni, szemben a csak rövid pártacsövű virágokból nektárt fogyasztó rövid nyelvű társaikkal (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2007). Ezen egyedek a nagyméretű és nagy energiatartalmú virágokat preferálják, így látogatási mintázatuk eltér a rövidebb nyelvűekétől, amelyek gyors látogatási rátával rendelkeznek és lárvális lipidraktáraikból kompenzálják az energiahiányt (May 2014). Fajok közötti vizsgálatban kimutatták, hogy a lepkék nem képesek a nyelvüknél hosszabb pártacsövű virágokból táplálkozni (Corbet 2000), míg például a poszméhek egy része igen, úgy, hogy oldalt kilyukasztják a virágok pártáját (Goulson 1999).

1.3. Nektár produkció, virágmélység és környezeti hatások

A nektár – a lepkék elsődleges imágókori tápláléka – különböző cukrok vizes oldata (Dreisig 1995), amely kis mennyiségben aminosavakat, különféle zsírokat és esetenként antioxidánsokat tartalmazhat (Baker & Baker 1975; 1983; Alm et al. 1990). A lepkék általában a sok szacharózt, kevesebb fruktózt, még kevesebb glükózt tartalmazó nektárt részesítik előnyben (Erhardt 1991; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A nektárhoz a lepkék aktív szívással jutnak hozzá. Ez nem teszi lehetővé olyan töménységű nektár fogyasztását, mint amelyet a méhek fogyasztanak (Kim et al. 2011). A lepkék számára a nektár optimális koncentrációja 20–45%-os (Kim et al. 2011; Willmer 2011). A nektár cukorkoncentrációjának növekedésével nő annak energiatartalma és viszkozitása is, ami miatt nehezebbé válik a felvétele (Kim et al. 2011). A nektár koncentrációját számos tényező befolyásolja, így például az időjárás (hőmérséklet, páratartalom stb). A rövid kehelyben a párolgás miatt a nektár koncentrálódik, ebből a hosszabb nyelvűek nem biztos, hogy képesek táplálkozni, míg a hosszabb pártacsónél apró szőrök lassítják a párolgást, így a nektár hígabb marad (Willmer 2011).

Adott virág nektárjának mennyisége és minősége igen változékony, a virág kora, az időjárás és a napszak módosíthatja a tulajdonságait (Kay et al. 1984; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A virág méretétől is függhet, hogy mennyi nektárt termel, mivel a virágmérettel nő a nektáriumméret, a nektáriummérettel nő a nektártermelés mennyisége (Galen 1999), és az is, hogy adott pillanatban mennyi nektárt tartalmaz (Dohzono 2011).

A növényegyedek (virágzó tövek) különbözhetnek a nyitott virágok számában, a nektármennyiségben, a virág morfológiájában, vagy éppen a rájuk eső fény mennyiségében, ezáltal a viráglátogatókban is (faji és rendi szinten) (Doust & Doust 1990;

Glover 2007; Herrera 2012). Fizikai környezeti tényezők befolyásolják a pollinátorok viselkedését és aktivitását, ezek a növény szaporodási sikerére is hatnak (Herrera 2012). Az időjárásnak hatása lehet a táp- és a nektárnövény méretére, minőségére, mennyiségére és változatos virágzási mintázatukra (Carroll et al. 2001; Pfeifer et al. 2006). A szárazság a nektár mennyiségének és a virág méretének csökkenéséhez vezet (Carroll et al. 2001). A növényméretnek nagy szerepe van annak túlélésében és a fekunditásában (Pfeifer et al. 2006).

A növények pártacsöve hosszabbodhat az evolúció során, így a rövid nyelvű, kevésbé hatékony megporzók többé nem képesek belőlük táplálkozni (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006; 2007; Stang et al. 2009; Bauder et al. 2011). Ha a rovar táplálkozása során gyakran elő fordul, hogy nem megy végbe megporzás, a növény szempontjából a lepke nektárrabló parazita (Erhardt & Mevi-Schütz 2009)

1.4. A lepkék pödörnyelve

A felnőtt lepkék táplálkozásra módosult szerve a pödörnyelv, bár számos olyan lepkefajt is ismerünk, amelyek imágói nem táplálkoznak noha van pödörnyelvük (Willmer 2011; May 2014). A nektárfogyasztó életmódra való áttérés a szájszerv erőteljes specializációjával járt együtt: a galeakból (maxillák külső karéjai) jött létre a pödörnyelv, amely a fejlettebb lepkék legfontosabb közös levezetett jellege (Varga 1997). A mandibula és a labium redukálódott, utóbbi nagy tapogatókat visel (Eastham & Eassa 1955). A pödörnyelv feltekerve szorosan a fej alatt található akkor, amikor az állat pihen, repül vagy napozik (Eastham & Eassa 1955; Krenn 1990).

A nyelv dorzális oldalának disztális szakaszának 1/3-a permeábilis, a kapcsoló struktúrák néhány μm -es réseket képeznek és nanoszivacsokként működnek, erős kapillaris erőt fejtve ki a folyadékra (Monaenkova et al. 2012; Lee et al. 2014). A porózus anyagokról felvett cseppek légbuborékokkal folyadékhidat alkotnak a tápcsatornában (Monaenkova et al. 2012). A nyelvbe áramló folyadék felszívásához a fejben lévő pumpa szívó ereje, nyomásgradiens különbsége szükséges (Monaenkova et al. 2012; Lee et al. 2014). A kapillaris erő lehetőséget biztosít vékony folyadékfilmek felszívására is (pl. a pártacsó faláról), így nemcsak nektár és rothadó gyümölcsök fogyasztása lehetséges, hanem más speciális táplálékoké is (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A pödörnyelvnek a táplálkozás mellett szerepe lehet az udvarlási viselkedésben is, pl. kis mustárlepkénél (*Leptidea sinapis*) párosodás előtt az udvarló hím a nyelvét, a csápjait, a fejét és a potrohát meghatározott mozdulatsort követve mozgatja (Wiklund 1977).

1.5. Rovartestméretek közötti összefüggések

A rovarok különböző testméretei között allometrikus kapcsolatok állhatnak fenn. Poszméheknél a hosszú nyelv keskeny testtel asszociálódik, ami segíthet a keskeny és mély pártacsóbe befurakodni és a nektárhoz férni (Inoue & Yokoyama 2006). Poszméheknél a szárny hosszából becsülhető a nyelvhossza (Waddington & Herbst 1987). Különböző testméretek között összefüggések találhatóak a lepkéknél is: több fajt megvizsgálva kimutatták, hogy a nyelvhossz pozitívan korrelál a szárnyterülettel, a szárnyterheléssel, testtömeggel és a testhosszal (Corbet 2000; Agosta & Janzen 2005; Kunte 2007; Willmer 2011). Összefüggést találtak a test- és a tojásméret, valamint a lárvális fejlődés ideje között: nagyobb állat nagyobb tojásból hosszabb idő alatt fejlődik ki (García-Barros 2000; Stjernholm et al. 2005; Wardhaugh et al. 2013). A lárvális és felnőttkori aktuális táplálékmenyiségek az egyedek közötti jelentős testméret-, élettartam- és fitneszkülönbségekhez vezethetnek. A lárvaként limitáltan táplált lepkék testtömege és szárnyhossza szignifikánsan kisebb lesz, a nőtények fekunditása szintén csökken a testtömeg és a zsírtartalom csökkenésével (Boggs & Freeman 2005). A felnőtt lepkék testméreteit alapvetően a lárvális táplálkozás és környezeti hatások határozzák meg (Boggs & Freeman 2005). A tápnövény mennyisége és minősége meghatározza a hernyó méretét, a bábozódási méretet és tömeget, amin keresztül az imágó méreteit befolyásolja (García-Barros 2000). A környezeti hatások változása (pl. a magasabb kora tavaszi hőmérséklet) befolyásolhatja a hernyók fejlődésének sebességét (Chikin et al. 2001). Mindez hatással lehet a későbbi életszakaszra, pl. a hamar kikelő lepke nem biztos, hogy talál megfelelő nektárnövényt. A lárvális fejlődésnek gyorsnak kell lennie azoknál a lepkéfajoknál, ahol a tápnövény csupán néhány hétig érhető el (Valimaki & Itamies 2005). A lárvális fejlődést a kiszámíthatatlan időjárás lassíthatja (Valimaki & Itamies 2005). A tápnövény minőségére és mennyiségére az időjárás ugyanígy jelentős hatással lehet (Carroll et al. 2001; Pfeifer et al. 2006). A klíma megváltozása így veszélyeztetheti mind a lepkék, mind nektárnövényeik populációit.

1.6. Klímaváltozás potenciális hatásai

A növény-pollinátor kapcsolatok érzékenyek a környezeti változásokra (pl. habitat fragmentáció) és ilyen változások hosszabb távon demográfiai és genetikai tényezők módosulását okozhatják (Mustajärvi et al. 2001). A jelenkorban zajló klímaváltozás hatással van a növény-pollinátor kapcsolatokra is (Miller-Struttman et al. 2015). A

klímaváltozás és egyéb emberi hatások a pollinátor populációk méretének csökkenését okozhatják, így a természetes és mezőgazdasági ökoszisztémák sérülhetnek (Potts et al. 2010). Az élőhelyek feldarabolódása és leromlása a biodiverzitás csökkenéséhez vezet, ez negatív hatással van a biotikus interakciókra és az ökoszisztéma stabilitására (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999).

A klímaváltozás és az élőhely-feldarabolódás több módon is hathat a növény-pollinátor kapcsolatokra: a lepkék természetes élőhelyeinek zsugorodása izolációhoz és beltenyésztéshez vezethet (Chikin et al. 2001), a kis migrációs képességű lepkefajok kipusztulhatnak (Cormont et al. 2011), a pollinátorok denzitása és fajgazdagsága csökkenhet (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999), ennek következtében a növények szaporodási sikere is csökken, mivel nem biztos, hogy a megfelelő pollinátorok kellő mennyiségben és időben rendelkezésükre állnak (Kay et al. 1984; Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999).

Az élőlények szezonálisát befolyásolja a klímaváltozás, eltolódhatnak a virágzási és kelési időpontok, így a klímaváltozás hatással lehet a trofikus interakciókra is (Burger et al. 2012). A hernyók más táplálékra kell, hogy váltsanak, ha lárvális tápnövényük erősen szezonális (Burger et al. 2012). A lárvális szakasz időzítése függ az időjárástól, például a hernyók biomassza csúcspontja korrelál a tavaszi hőmérséklettel (Visser et al. 2006). A magasabb tavaszi-nyári hőmérséklet következtében felgyorsul a hernyók fejlődése, rövidülhet a lárvális növekedés időtartama, hamarabb kezdődhet a repülési időszak (Chikin et al. 2001). Az emelkedő hőmérséklet csökkentheti a felnőttkori testméretet, míg a hosszabb növekedési időszak növelheti a testtömeget (Bowden et al. 2015). Egy hosszabb száraz időszak kisebb felnőttkori lepke-, kisebb tojás- és relatív tojásméretet eredményez (García-Barros 2000). A termékenység erősen függ a testmérettől és a diszperziós képességtől, ami összefügg a testmérettel (Bowden et al. 2015). Mindez a jelenkori klíma változása miatt a fajok elterjedési területének változásához vezet (Chikin et al. 2001; Roy et al. 2001; Hill et al. 2002; Cormont et al. 2011). Európában számos nappali lepke északi és déli elterjedési területének határa az elmúlt néhány évtized alatt észak felé tolódott el a klíma melegevé miatt (Parmesan et al. 1999).

A virágzás ideje is függ a különféle környezeti tényezőktől (hőmérséklet, páratartalom) (Sherry et al. 2007), továbbá kimutatták, hogy a hőmérséklet erőteljesebben befolyásolja a virágzás idejét, mint a lepkék repülési idejét (Kharouba & Vellend 2015). Átlagosan a melegebb években és helyeken élő növények előbb virágoztak (Wolkovich et al. 2012; Kharouba & Vellend 2015) és a lepkék repülési időszaka hamarabb következett

be, mint a hidegebb területeken és években (Kharouba & Vellend 2015) A klímaváltozás befolyásolja a virágzás és a termésképzés idejét is (Sherry et al. 2007). Egy terület virágainak pártacsóhossz-változásai módosíthatják egy adott pollinátor látogatási valószínűségét (pl. ha a nyelve túl rövid, nem tud egyes virágokból táplálkozni:(Johnson 1986). A nektártermelést is csökkentheti az emelkedő hőmérséklet. A 21. század végére prediktált erős felmelegedés miatt a nektártermelés várhatóan csökken, ami kedvezőtlen hatással lehet a beporzó rovarokra (Takkis et al. 2015).

A fenti áttekintésből kirajzolódik, hogy a nyelvhosszra, testméretekre, így valószínűleg a nyelvhosszokra is, valamint a virágmélységre, és ezen keresztül a táplálékforrások elérhetőségére számos tényező hat. Területek, időszakok, fajok és feltételezhetően egyedek között is jelentős eltérések lehetnek. Ezért fontos megismernünk a növény-beporzó kapcsolatokat meghatározó ok-okozati összefüggéseket. Jelen dolgozat a kis Apolló-lepkét modellállatként használva az ezzel kapcsolatos néhány kérdésre keresi a választ.

2. Célkitűzések

A kis-Apolló lepke válogat a nektárnövények között, és a nektárnövényfajok közötti fogyasztási arány eltérés nemcsak évek között, hanem egy szezonon belül is kimutatható (Szigeti 2012). A korábbi években az egyik legkedveltebb nektárforrásában, az enyves szegfűben (*Silene viscaria*) találtuk a legtöbb nektárt, így ideális nektárforrás lehetne. E növényfaj pártacsöve a legmélyebb a fogyasztott nektárforrások között, körülbelül olyan hosszúságú, mint a kis-Apolló pödörnyelve, ezért felmerült, hogy a faj egyes virágai túl mélyek lehetnek e lepkék számára. Egyes években e faj volt a legkedveltebb, más években azonban alig fogyasztották (Szigeti 2012).

Jelen dolgozat azt vizsgálja, hogy a kis Apolló-lepkék nyelvossza befolyásolja-e nektárnövény-választásukat. Kérdéseink, hogy (i) mekkora egyedi és ivari különbségek vannak a nyelv hosszban egy állományon belül, és ez összefügg-e a nektárnövény választással, (ii) vannak-e eltérések két vizsgált populáció, valamint két év, 2014 és 2015 között a nyelv hosszokban és az enyves szegfű pártacsómélységekben.

Lehetséges, hogy egyes kis Apolló egyedek kiszorulnak az enyves szegfű fogyasztásából, mert nem elég hosszú a nyelvük, hogy elérjék a virág pártacsövének legmélyén lévő nektárt, így nem jutnak egy táplálkozás során annyi cukorhoz és ezáltal energiához (így fitnessük is lehet, hogy alacsonyabb), mint azok az egyedek, amelyeknek hosszabb a nyelve. Kérdésünk, hogy (iii) a hosszabb pödörnyelvű egyedeket többször látjuk-e enyves szegfűvön táplálkozni a rövidebb nyelvű társaiknál. Kíváncsiak vagyunk továbbá arra, hogy (iv) van-e a kis Apolló-lepkénél fajon belüli allometrikus kapcsolat a nyelv hossz és más testméretek között. A lepke egyszerűen és gyorsan mérhető testméreteinek ismeretében mennyire becsülhető nyelvének hossza, aminek mérése időigényes? Kíváncsiak vagyunk arra, hogy (v) a repülési időszak alatt változnak-e az újonnan megfogott kis Apolló-lepkék testméretei (nyelv hossz, elülső szárny hossz, hátsó szárny szárnysejthossza, torszélesség). Szeretnénk megtudni továbbá, hogy (vi) az enyves szegfűből milyen más rovarok táplálkoznak, vagyis mely fajok a kis Apolló lepke versenytársai.

3. Módszerek

3.1. A vizsgált lepkefaj: a kis Apolló-lepke

A vizsgált faj, a kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne* Linnaeus, 1758) a pillangók családjába (Papilionidae) tartozó, Európától Közép-Ázsiáig számos helyen előforduló faj (Weiss 1999; Vlasanek et al. 2010). Állományainak mérete csökkenő tendenciát mutat, ennek fő oka a füves és erdős területek nem megfelelő kezelése (Luoto et al. 2001). Szerepel az IUCN Vörös listáján, a fajt és élőhelyét a Berni egyezmény védi (van Swaay et al. 2010). Elterjedési területének déli és északi határai a klímaváltozás miatt észak felé tolódtak el (Parmesan et al. 1999). Magyarországon domb- és hegyvidékeken fordul elő olyan nyílt, füves területeken, melyek közelében erdős, bozotos helyek is találhatóak (Ronkay 1997; Bálint et al. 2006). A nőtény tojásait a lárvális tápnövényét, keltikefoltokat (*Corydalis* spp.) tartalmazó, hűvösebb, erdős-bokros területeken rakja le (Bergström 2005). Kevés (kb. 50-60) tojást raknak, gyakran amikor a lárvális tápnövény már nem látható. A tojások áttelelnek (Bergström 2005), majd tavasszal a hernyók a keltikék hajtásaival táplálkoznak. A hernyóknak gyorsan kell fejlődniük a tápnövény rövid élettartama miatt (Valimaki & Itamies 2005), ebben az időszakban az időjárás hatással lehet a későbbi táplálkozási sikerességre, testméretre (Bergström 2005). Feltehetően a megfelelő méretet elérve, vagy további táplálék hiányában levelekbe csavarodva képeznek bábót (van Swaay et al. 2012). Évente egy generációjuk van, az imágók Magyarországon áprilistól júliusig repülnek (Ronkay 1997; Bálint et al. 2006). Ivari dimorfizmus figyelhető meg a fajnál (Weiss 1999). Mindkét ivar felnőtt egyedei sok időt töltenek táplálkozással (Konvička & Kuras 1999), de az ezt meghatározó tényezőkről nem sokat tudunk (Szigeti 2012).

3.2. A vizsgálat helyszíne és ideje

Vizsgálataink a Visegrádi-hegységben Tahitótfalu közelében található 0.5 hektáros réten, a Hegyesden (47°45'22.7"N, 19°2'53.4"E) és a Börzsönyben lévő Nagy-Hideg-hegyen (47°56'10.24"N, 18°55'18.61"E) folytak. E területek növényborítottsága változatos: nyílt gyepek és bokros, erdős foltok váltják egymást. A kis Apolló-lepke populációk az említett két területen jól vizsgálhatóak. A lepkék repülési ideje, ennek megfelelően a terepmunka is április végétől június elejéig tartott. 2014: Hegyesd: 04-17 – 05-24 (minden nap); Nagy-Hideg-hegy: 05-28, 06-04, 06-11; 2015: Hegyesd: 04-27 – 05-30 (minden nap); Nagy-Hideg-hegy: 06-03, 06-08, 06-11.

3.3. Kis Apolló-lepke fogás-visszalátás mintavétel

A teljes repülési időszak alatt naponta az összes jelöletlen kis Apolló-lepkét megpróbáltuk befogni, lemértük az első szárnyak teljes hosszát és a hátsó szárnyak sejhosszát, valamint a torszélességet. Ezután lefényképeztük a nyelvet, majd egyedileg jelöltük, végül elengedtük a lepkét. Az egyedi jelölés során számot kaptak a hátsó szárny ventrális oldalára, valamint 3-3 színes pöttyöt az elülső szárny ventrális oldalának csúcsi részére, ahol átlátszó a szárny, így a kód mind a szárny dorzális, mind ventrális oldaláról olvasható. A jelölés a lepke élete alatt nem kopik le és a lepke további befogás nélkül azonosítható távcső segítségével. A réteket naponta többször egyenletes tempóval végigjártuk és feljegyeztük a látott állatok színekódját, ivarát, az észlelés időpontját, a megfigyelt viselkedést (napozik, pihen, repül, párosodik, táplálkozik, tojást rak), illetve táplálkozás esetén a fogyasztott növényfajt (1. ábra). A megfigyeléseket Kis János, Kőrösi Ádám, Szigeti Viktor, Sáfrán Nikolett, Bella Marcell, biológus MSc hallgatók, valamint jómagam végeztük. Az egyedek azonosításához Olympus 8×21 DPC I binokuláris távcsövet használtunk.



1. ábra: Kis Apolló-lepke erényöves nőtény enyves szegfűvön (*Silene viscaria*) és hím közönséges ízfűvön (*Ajuga genevensis*) táplálkozik.

3.4. Pödörnyelv fényképezése

A kis Apolló-lepke nyelvének hosszúságát makrofotók segítségével mértük. Így a kép készítésének módja standardizálható és a mérés élő állaton végezhető. A lepkét kiterjesztett szárnyal hátra fordítva falpra helyeztük, majd a szárnyakat vékony műanyaglapokkal fedtük és hajcsipeszekkel rögzítettük. Ezután a tort és a fejet vékony műanyaglapból kivágott paravánnal választottuk el, így a lepkék nem tudtak lábaikkal a kihúzott nyelvbe kapaszkodni. Ezután a falpra merőlegesen egy skálával ellátott lapot illesztettünk a lepke

feje alá. A fényképezőgépet és a skálát vízszinteztük, hogy a lencse síkja párhuzamos legyen a mérés síkjával. Ezután egy rovartű segítségével kihúztuk a lepke nyelvét és 3–10 fényképet készítettünk róla (2. ábra).



2. ábra: A pödörnyelv mérésének folyamata

3.5. További testméretek mérése

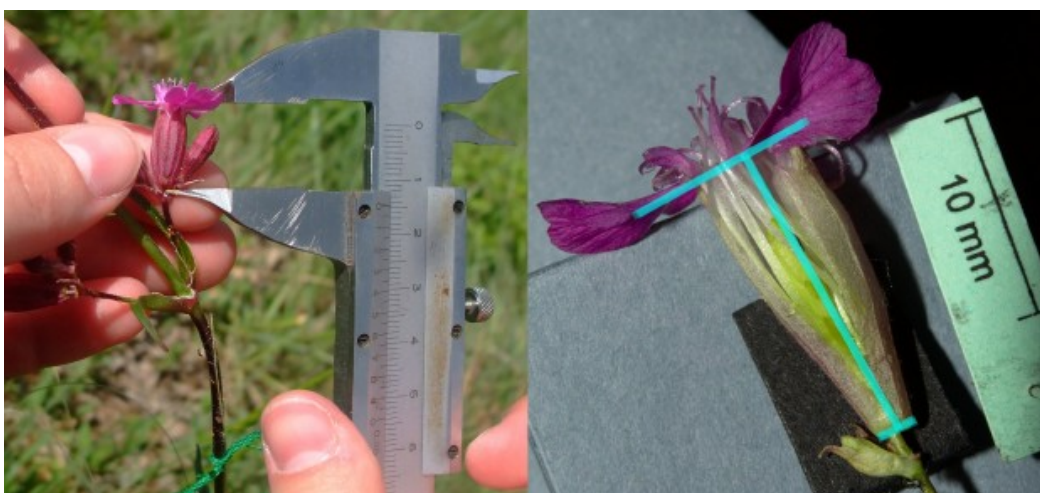
A kis Apollók egyéb testméreteit csukott szárnyakkal mértük. Az elülső szárny hosszát 0-ra vágott vonalzóval mértük a tor tetejétől a szárnycsúcsig 1 mm pontossággal. A hátsó szárnyak sejhosszát a fonákon a szárnytőtől a szárnysejt és a 4. szárnyvéna találkozásáig mértük. A szárnysejthosszt és a torszélességet is tolómérővel mértük 0.1 mm pontossággal. Minden mérést kétszer végeztünk el, és az elemzések során a két mérés átlagával számoltunk.

3.6. Pártacsómélység mérés

A virágok pártacsövének mélységét (virág eredési pontja és a szírom, valamint a pártacsó találkozási pontja között) tolómérő segítségével mértük 0.2 mm-es pontossággal *in situ* (3.

ábra). A lemért töveket megjelöltük. A következő, a lepke által leggyakrabban fogyasztott virágok mélységét mértük: enyves szegfű (*Silene viscaria*), magyar szegfű (*Dianthus giganteiformis subsp. pontederae*), közönséges ínfű (*Ajuga genevensis*), erdei gyöngyköles (*Aegonychon purpureo-coeruleum*), piros lóhere (*Trifolium rubens*), piros gólyaorr (*Geranium sanguineum*), kaszanyűg bükköny (*Vicia cracca*).

Ugyanezt a mélységet lemértük az enyves szegű esetében fényképeken is 2014-ben, ehhez 74 db virágot szedtünk le, majd hosszirányban ketté vágunk, és skála mellett fényképeztük (3. ábra)



3. ábra: Az enyves szegfű pártacsó hosszúságának mérése tolómérővel, illetve fénykép alapján.

3.7. Mérések fényképekről

A fényképek Micro Nikkor 60mm f/2.8G ED AF-S makroobjektívvel készültek. A képekről a hosszúságokat FIJI/ImageJ szoftverrel mértük (Schindelin et al. 2012). Ezeken a képeken a mérendő távolság (nyelv hossz, virágmélység) mellé egy 10 mm-es skálát helyeztünk, ennek hosszát pixelekben megmértük, majd a nyelvre görbét rajzoltunk (*fit spline* függvény) a pödörnyelv fejtől való eredése és a csúcsa között. A virágmélységet hosszirányban kettémetszett virágokon mértük a párta belső felszínétől, ahol az a szárhoz kapcsolódik addig a síkig, ahol a pártacsóból kiálló szirmok derékszögben kifelé hajlanak. A program a skála alapján e görbe vagy szakasz hosszúságának pixelekben vett értékét átszámolja mm-be (2. ábra).

3.8. Virágkínálat mintavételezése

A terepmunka során átlagosan 3 naponként mintáztuk a rovarbeporzású növényeket, a mintavétel pár nappal előbb kezdődött, mint a kis Apolló-lepke repülési időszaka, és néhány nappal később fejeződött be. A növényeket Simon-féle növényhatározó (Simon 1994) alapján határoztuk meg, tudományos nevüket pedig a The Plant List (2013) alapján használjuk. A mintavétel során egyenletes tempóban körbejártuk a rétet és feljegyeztük az összes rovarbeporzású virágzó fajt (fajlista), valamint egy gyakorisági (abundancia) kategóriával jellemeztük őket: 1: igen ritka, 2: ritka, 3: többé-kevésbé ritka, 4: többé-kevésbé gyakori, 5: gyakori, 6: nagyon gyakori.

3.9. Nektármennyiség és cukortartalom mérése

A virágok nektármennyiségét mikropapilláris segítségével mértük (1-5 µl intraMARK, BLAUBRAND®, 612-1401; valamint 0.5 µl Drummond Microcaps®, 1-000-0005 32 mm; melyeken alkoholos filccel jelöltük a mennyiségeket 0.2 mikroliterenként). Az üveg mikropapillárist a pártacsó aljáig kell tolni, onnét a nektár a kapilláris erő hatására belefolyik a vékony üvegcsőbe és a skálán leolvasható a mennyiség. Amennyiben ez 0.1 µl-nél több volt, akkor egy kézi refraktométer (Bellingham and Stanley, Eclipse Ref. Sugar 45-81 Low Volume (Nectar<1-micro-litre) 0-50 Brix) segítségével meghatároztuk a nektár cukortartalmát. Ennél kevesebb nektár esetén ezzel a refraktométerrel nem lehet cukortartalmat mérni. Mértük a növények 24 órás nektár termelését, ehhez egyes virágokat 24 órára letakartunk gézzel, így a viráglátogatók nem fértek hozzájuk. Mértük még az aktuális nektármennyiségeket („standing-crop”), a virágok letakarása nélkül, ezzel tudtuk becsülni az aktuálisan elérhető nektármennyiséget, mintázni a táplálékforrást a versenytársak jelenlétével is számolva.

3.10. A kis Apolló-lepke táplálék-kompetítorainak vizsgálata

A kompetítor rovarok fajlistájának és kompetíciós mértékének becsléséhez néhány alkalommal (Hegyesd: 2015-05-08, 05-09, 05-10, 05-19, 05-24. Nagy-Hideg-hegy: 2015-06-08, 06-11) az enyves szegfű virágzó foltjait választottuk ki, véletlenszerűen. A folton 20 db tövet egyedileg jelöltük, és 20 percen keresztül figyeltük, hogy milyen rovarok látogatták meg az adott töveket, feljegyeztük a taxont az általunk felismert szinten, valamint feljegyeztük a látogatás időpontját és időtartamát, a látogatott növényegyedek kódját. Hegyesden 9, Nagy-Hideg-hegyen 5 db megfigyelést végeztünk.

3.11. Adatelemzés

Az elemzéseket R statisztikai programmal végeztük (R Core Team 2015).

A nyelv hossz és a fényképes pártacsómélység-mérések ismételtetését az „irr” csomaggal (Gamer et al. 2012) végeztük intraklassz korrelációs koefficiens (ICC) alkalmazásával. A nyelv hossz-elemzésekhez kezdetben 21 egyedről készített minden képről 3-3 mérés, később egyenként 2-2 képről 3-3 mérés, majd a jó ismételtetés miatt 2-2 képről 1-1 mérés értékeit használtuk. Ugyanannak a lepkének a nyelvéről készült két különböző fénykép mérései jól ismételtetők (ICC=0.968, 95%-os alsó konfidencia határ=0.962, n=353). Ugyanarról a képről végzett mérések ismételtetése szintén jó (ICC=0.987, 95%-os alsó konfidencia határ: 0.983, n=146). A virágmélység esetében egy képről 4 mérés készült. A képenkénti méréseket egyedekre átlagoltuk a további elemzésekhez. Két mérő (V.F. és SZ.V.) tolmérős virágmélység mérése nem volt ismételtető (ICC=0.322, 95%-os alsó konfidencia határ=0.136, n=71).

A nyelv hosszokat és enyves szegfű virágmélységeket a két terület, két év, és ivarok között lineáris modellekkel hasonlítottuk össze.

A lepkék egyenkénti enyves szegfű fogyasztását és nyelv hossz közti összefüggését általánosított lineáris kevert modellekkel elemeztük, csak a Hegyesdről származó adatokon. Két modell típust, eloszlást használtunk, (i) az összes egyed esetén binomiális (Bates et al. 2015), majd (ii) „nulla-csonkolt” Poisson-t (glmmADMB csomag) (Fournier et al. 2012) csak azon egyedek esetében, amelyeket legalább egyszer megfigyeltünk enyves szegfűn táplálkozni. A függő változó (i) binomiális volt az elsőben (az adott egyed látuk-e legalább egyszer enyves szegfűn, vagy sem) és (ii) folytonos a másodikban (az enyves szegfű látogatások száma). A modellekben figyelembe vett független fix hatások az egyed nyelv hossz, az egyedre vetített prediktált enyves szegfű kínálat, az egyed összes táplálkozási megfigyelésének logaritmus volt, valamint random hatásként az év szerepelt. Az enyves szegfű virágkínálati predikciót a következőképpen számítottuk: az enyves szegfű virágkínálatra (virág abundancia) illesztett kernel simításból minden napra kinyert értékeket hozzárendeltük az adott lepkeegyed minden megfigyeléséhez, majd ezt összegeztük. Ez az összeg az adott egyed virágkínálati predikciója, amely a modellben mint magyarázó változó szerepel. Egyenként eltérő mennyiségű táplálkozási megfigyeléssel rendelkezünk, feltehető, hogy a többször megfigyelt egyedeket enyves szegfűvön is többször észleltük, ez mintavételi torzítást jelent, amelyet úgy korrigálunk, hogy az egyed összes táplálkozási megfigyelések

logaritmusát is belevettük a modellbe, binomiális modell esetén fix hatásként, míg a nullacsokolt Poisson modell esetén *offsetként*.

Lineáris kevert modellel elemeztük a pödörnyelv és más testméretek (szárnyhossz, szárnysejthossz, torszélesség) összefüggéseit. Egy-egy testméret fix hatásként, míg az év random hatásként szerepelt. A nyelvhossz és a testméretek közötti összefüggés elemzésekor a modellbe először mindhárom testméret interakcióját belevettük (full modell), majd AIC modellszelekcióval kerestük a legjobb modellt, ezután szignifikancia értékük alapján válogattuk le a változókat. Emellett főkomponens analízist használtunk arra, hogy a szárnyhossz, szárnysejthossz, torszélesség változókból egy főkomponens változót hozzunk létre. A változókat a főkomponens elemzés előtt centralizáltuk és standardizáltuk. Ezután ezt az első főkomponenst magyarázó változóként építettük be egy lineáris kevert modellbe, ezzel elkerülve azt, hogy több egymással korrelált magyarázó változó legyen a pödörnyelv és a testméretek összefüggését vizsgáló modellben.

Az egyes testméretek, valamint az idő közötti összefüggést szintén lineáris kevert modellel elemeztük. A különböző időpontokban először megfogott és megmért egyedek közötti különbséget elemeztük. A függő változó valamely testméret (nyelvhossz, szárnyhossz, szárnysejthossz, torszélesség), a független fix hatás a március 1-től eltelt napok száma volt, random hatásként pedig az év szerepelt.

4. Eredmények

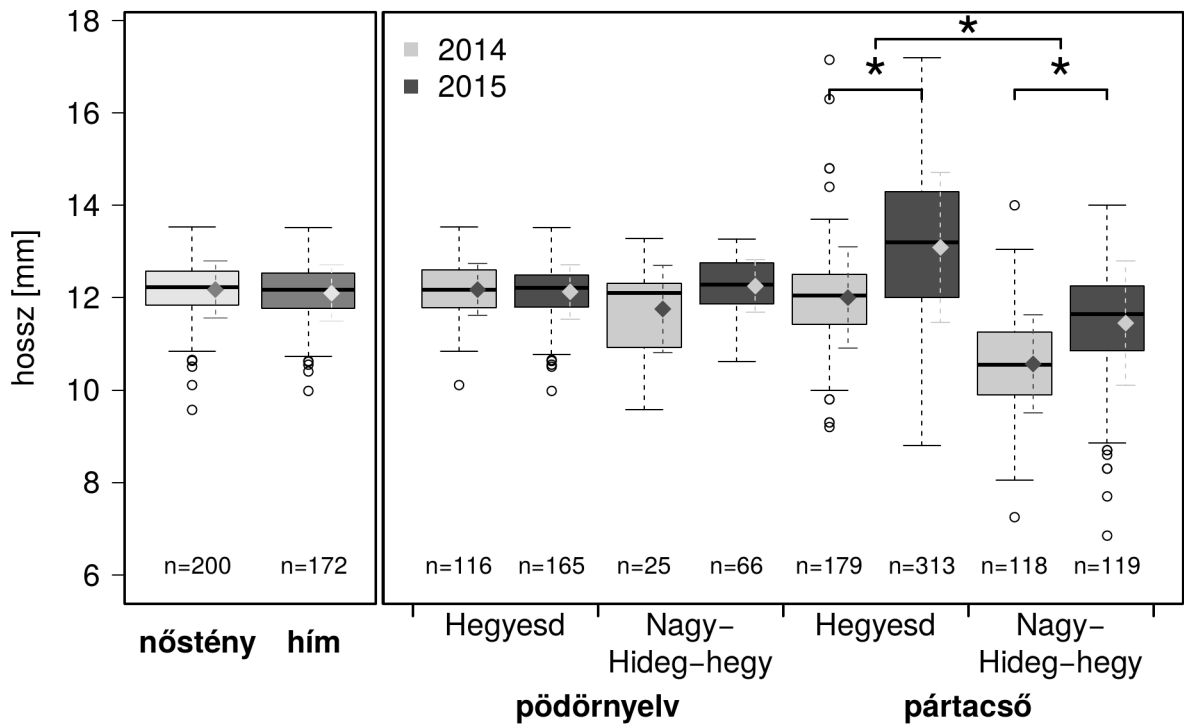
4.1. Pödörnyelv hossz és enyves szegfű virágmélység

A két vizsgálati év alatt összesen 372 db lepke nyelvét mértük le. Nem találtunk statisztikailag szignifikáns különbséget a nyelv hosszúságokban sem a két év (1. táblázat, 1. modell, 4. ábra), sem a két helyszín (1. táblázat, 2. modell, 4. ábra), sem a két ivar (1. táblázat, 3. modell, 4. ábra) között. Az egyedek között jelentős változatosságot találtunk (minimum: 9.57 mm, maximum: 13.54 mm; 4. ábra).

Összesen 729 db enyves szegfű pártacsövét mértük le tolómérővel a két területen a két év alatt. Nagy a változatosság a virágméreteken is (minimum: 6.85 mm, maximum: 17.20 mm; 4. ábra). Az enyves szegfűvek pártacsövének mélysége szignifikánsan különbözött a két hely (1. táblázat, 4. modell) és az évek között (1. táblázat, 5. modell, 4. ábra).

1. táblázat: Nyelv hosszok és az évek, helyek, ivarok kapcsolata (1., 2., 3. modellek) valamint az enyves szegfű virágmélység és kapcsolata a hellyel és az évvel (4., 5. modellek). Az NHh Nagy-Hideg-hegyet jelent.

modell	függő változó	független változó	becslés	SE	p	R ²	df
1.	nyelv hossz		12.10	0.05	<0.0001	0.00	371
		év(2015)	0.06	0.07	0.355		370
2.	nyelv hossz		12.15	0.04	<0.0001	0.00	371
		hely (NHh)	-0.03	0.07	0.675		370
3.	nyelv hossz		12.18	0.04	<0.0001	0.00	371
		ivar(hím)	-0.08	0.06	0.229		370
4.	enyves szegfű mélység		12.69	0.07	<0.0001	0.23	728
		hely (NHh)	-1.68	0.13	<0.0001		727
5.	enyves szegfű mélység		11.43	0.09	<0.0001	0.13	728
		év (2015)	1.21	0.12	<0.0001		727



4. ábra: A nyelv és az enyves szegfű pártacsó-hosszúságok két helyszínen, két évben; csillaggal jelöltük a szignifikáns különbségeket. A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.

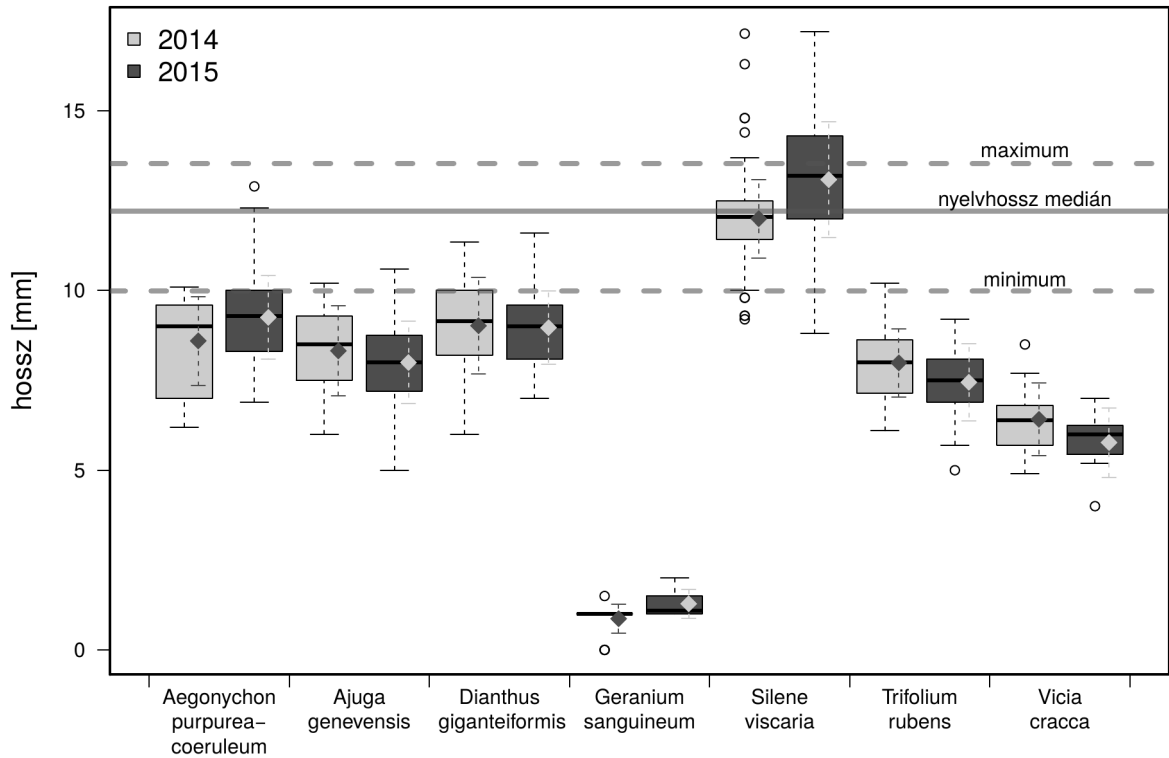
4.2. Viráglátogatási arányok, virágmélységek és nektártermelés

A két vizsgálati területünk közül Hegyvesden végeztünk részletesebb, egyed szintű felmérést. Összesen 111/1439 (enyves szegfű/összes, 2014) és 80/1078 (enyves szegfű/összes, 2015) viráglátogatási megfigyelésünk volt. A kis Apolló-lepke néhány fajt fogyasztott nagyobb arányban, és 30 növényfajból láttuk legalább egyszer táplálkozni. Az esetek ~70%-ában magyar szegfűből táplálkoztak, az enyves szegfű a második (2014) és harmadik (2015) leggyakrabban fogyasztott faj volt (Függelék 1. ábra).

Hegyvesden a hét leggyakrabban fogyasztott növény közül az enyves szegfűnek volt a legmélyebb a virága (5. ábra), a kis Apolló-lepkék nyelv hosszának mediánja ebben a tartományban van, a többi növényfaj maximális mért virágmélysége a nyelv hossz-medián alatt található. Jelentős virágonkénti változatosságot találtunk a pártacsó hosszúságokban mind a hét növényfajnál.

A legkedveltebb növényfajok közül az erdei gyöngyköles termelte a legtöbb, az enyves szegfű a második legtöbb nektárt, lekötött állapotban (Függelék 2. ábra). Az

aktuális nektármennyiségek (Függelék 3. ábra) alacsonyak, a magyar szegfűben, az enyves szegfűben, illetve a piros lóhere találtunk a legtöbbet. Mind lekötött, mind az aktuálisan mért nektármennyiségek között nagy változatosságot találunk egy adott fajon belül. A cukorkoncentráció igen eltérő volt az egyes éveken, és egy adott fajon belül is (Függelék 4. ábra).



5. ábra: A nyelv hossz (vízszintes vonalak) és a pártacsó-mélységek (dobozábrák) a hét leggyakrabban fogyasztott nektárnövényfajnál (Hegyesd). A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.

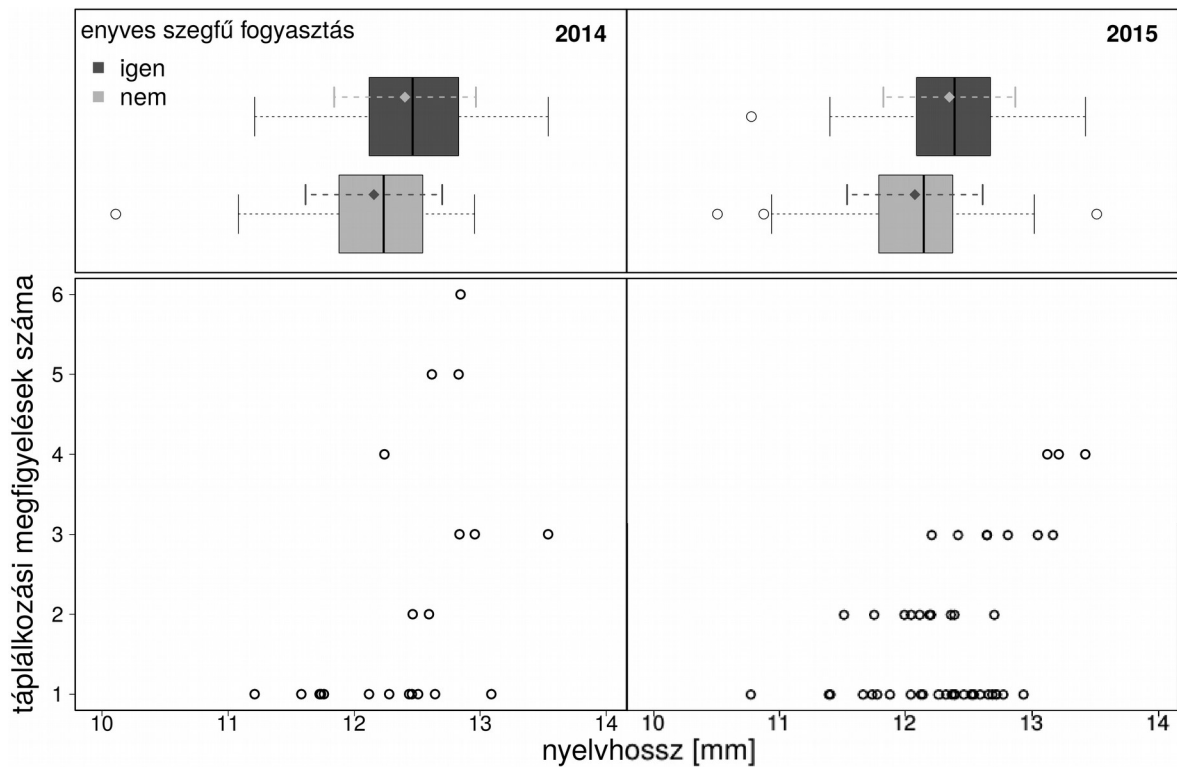
4.3. A kis Apolló-lepke táplálék-kompetítorainak vizsgálata

A Hegyesden a következő rovar taxonokat figyeltük meg enyves szegfűvön táplálkozni: busalepkék (Hesperiidae), fecskefarkú lepke (*Papilio machaon*), hajnalpír lepke (*Anthocharis cardamines*), kis Apolló-lepke, legyek (Diptera) ezen belül főleg pöszörlegyek (Bombyliidae) és méhek (Apoidea), elsősorban poszméhek (*Bombus sp.*). A pöszörlegyek táplálkoztak a legtöbbször enyves szegfűvön, ez a megfigyelések 80%-át jelenti, a többi fajt 1-2 alkalommal figyeltük meg (Függelék 5. ábra). Egy-egy látogatás

időtartama is a pösörlegyeknél volt a leghosszabb, a táplálkozások időtartama igen változatos volt: pár másodperctől néhány percig terjedt (Függelék 6. ábra). Nagy-Hideghegyen busalepkéket, kis Apolló-lepkét, legyeket és több poszméhfajt figyeltünk meg enyves szegfűvön táplálkozni (Függelék 7. ábra). A táplálkozások időtartama minden esetben 1 perc alatt volt (Függelék 8. ábra).

4.4. Enyves szegfű fogyasztás és a nyelv hossz összefüggése

A nyelv hossz és az enyves szegfű virágmélység adataiból várható, hogy nem minden lepkeegyed képes az enyves szegfűből táplálkozni (4. és 5. ábra), valamint, hogy a rövidebb nyelvűek csak a rövidebb virágokból táplálkoznak, és ennek következtében kevesebbszer látogatják ezt a növényfajt. Ennek megfelelően az egyedszintű enyves szegfű viráglátogatás és nyelv hosszok közti összefüggés elemzésekor azt találtuk, hogy a hosszabb nyelvű egyedek nagyobb eséllyel és gyakrabban táplálkoznak enyves szegfűn (6. ábra). Az 1 mm-rel hosszabb nyelvű egyedek $2.09\times$ nagyobb eséllyel (odds) táplálkoznak enyves szegfűből (2. táblázat, 1. modell). A modell alapján a legrövidebb nyelvű egyedhez (9.57 mm) képest a leghosszabb nyelvű egyed (13.54 mm) $12.60\times$ nagyobb eséllyel láttuk enyves szegfűből táplálkozni. Azon egyedek esetében, amelyeket legalább egyszer láttunk enyves szegfűn, a táplálkozási megfigyelések gyakorisága 2.94 -al nő, ha a nyelv hossz 1 mm-el nagyobb (2. táblázat, 2. modell; 6. ábra). A prediktált virágkínálatnak nem volt szignifikáns hatása a két alkalmazott modell egyikében sem.



6. ábra: Enyves szegfű fogyasztás és a nyelv hossz kapcsolata (Hegyesd, 2014 és 2015). A modell-eredményeket az összes táplálkozási megfigyelésszám (lásd 3.10. fejezet) is befolyásolja, így az ábra torzítja a valós összefüggéseket, megértéséhez figyelembe kell venni, hogy minden adatponthoz (lepkeegyed), tartozik egy „összes táplálkozási megfigyelés” érték is, ennek logaritmusát fix hatásként került a binomiális modellbe és *offsetként* a nulla-csonkolt Poisson modellbe. A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.

2. táblázat: Enyves szegfű fogyasztás és a nyelv hossz kapcsolata. A becslések \pm SE értékei logit skálán értendők, az esélyhányados becsléséhez ezek exponenciális értékét kell venni. A 2. modellben az összes táplálkozási megfigyelések számának logaritmusát *offsetként* van beépítve.

modell	függő változó	független változó	becslés	SE	p	random hatás varianciája
1.	enyves szegfű fogyasztás (igen-nem)		-11.43	3.99	0.004	
		nyelv hossz	0.73	0.32	0.023	
		log(összes táplálkozás szám)	1.96	0.67	0.004	
		prediktált virágkínálat	0.00	0.01	0.778	
		random hatás: év				0.09
2.	enyves szegfű fogyasztás (db)		-14.48	3.36	<0.0001	
		nyelv hossz	1.02	0.27	<0.0001	
		prediktált virágkínálat	-0.00	0.01	0.51	
		random hatás: év				< 0.0001

4.5. Összefüggés a nyelv hossz és egyéb testméretek között; a testméretek változása az idő függvényében

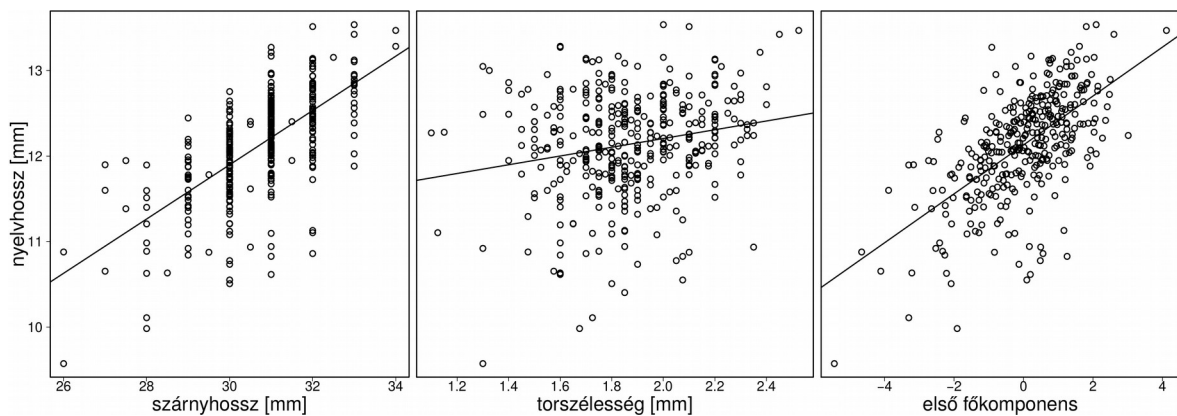
A nagyobb testméretű egyedeknek hosszabb a nyelve. Az AIC alapú modellszelekciónak és a szignifikancia alapján történő leválogatásnak eredménye szerint a nyelv hossz a szárnyhosszal és a torsiélességgel függ össze legjobban (3. táblázat, 1. modell, 7. ábra). Nem volt szignifikáns hatása sem a szárnysejthossznak, sem a változók közötti interakcióknak.

A főkomponens analízis szerint az első számú főkomponensben mind a három változó egymással pozitívan korrelál, és ez a főkomponens a variancia ~60%-t magyarázza. A második főkomponens a variancia ~30%-t magyarázza, itt a szárnysejthossz és a szárnyhossz továbbra is erősen korrelál egymással, míg a torsiélesség negatív kapcsolatban áll a szárnyméretekkel (függelék 1. táblázat, és függelék 10. ábra). Ha az első főkomponenst (mint egyszerűsített testméret változót) magyarázó változóként bevesszük egy lineáris kevert modellbe, akkor az összefüggés a nyelv hosszal pozitív, tehát a három

testméret által meghatározott első főkomponens növekedésével nő a nyelv hossza (4. táblázat 2. modell, 7. ábra).

3. táblázat: 1–2. modell: Nyelv hossz és más testméretek közti összefüggés.

modell	függő változó	független változó	becslés	SE	p	R ²	random hatás varianciája
1	nyelv hossz		2.22	0.60	0.000	0.44	
		szárny hossz	0.31	0.02	<0.0001		
		torszélesség	0.27	0.11	0.011		
		random hatás:év					<0.0001
2.	nyelv hossz		12.13	0.02	0	0.38	
		1. főkomponens	0.29	0.19	0		
		random hatás:év					0.000



7. ábra: A nyelv hossz és egyéb testméretek kapcsolata.

A különböző időpontokban először megfogott lepkék nyelv hossza nem változott szignifikánsan a repülési időszak során (4. táblázat, 1. modell, függelék 9. ábra). A szárnyhosszúságok (4. táblázat, 2. modell), a szárnysejthosszok (4. táblázat, 3. modell) szintén nem változtak az idővel. A repülési időszakban később repülő egyedek torszélessége viszont szignifikánsan, de csak kis mértékben volt kisebb, mint azoké a lepkéké, amelyeket korábban fogtunk be (4. táblázat, 4. modell).

4. táblázat: Testméretek változása az eltelt idővel

modell	függő változó	független változó	becslés	SE	p	R ²	random hatás variáciája
1.	nyelv hossz		12.67	0.26	0.000	0.009	
		eltelt idő (nap)	-0.01	0.00	0.056		
		random hatás: év					0.000
2.	szárny hossz		31.27	0.58	0.000	0.002	
		eltelt idő (nap)	-0.01	0.01	0.351		
		random hatás: év					0.000
3.	szárnysejthossz		15.06	0.35	0.000	0.008	
		eltelt idő (nap)	-0.01	0.00	0.074		
		random hatás: év					0.006
4.	torszélesség		2.16	0.12	0.000	0.011	
		eltelt idő (nap)	-0.00	0.00	0.012		
		random hatás: év					0.014

5. Értékelés

5.1. Ismételhetőség

A fényképes nyelvhosszmérés jól ismételhető volt, a fényképes pártacsómélység mérés ismételhető volt, a tolómérős virágmélység mérés nem volt ismételhető a két mérő között. Mivel a mérő személyek nem mérték vissza a saját mérésüket, így nem tudjuk, hogy saját magukhoz képest is rossz ismételhetőséggel mérnek, vagy csak egymáshoz képest. Ennek ellenére a két személy közti rossz ismételhetőségi eredmény azt mutatja, hogy a tolómérős virágmélység mérés nem elég pontos. Ismételhetőség hiányában, a mérések lehetséges torzítása miatt kérdéses, hogy a két év közötti enyves szegfű virágmélység-különbségek valós különbségek vagy mérési hibából adódnak, mivel a virágokat 2014-ben SZ.V., 2015-ben pedig V.F. is mérte. A tolómérős virágmélység ismételhetőségi problémának a megoldása lehet, hogy a tolómérős mérés helyett a jövőben félbevágott virágokról készített fényképekről mérünk pártacsómélységet, jóllehet ez a módszer befolyásolhatja az elérhető nektárforrások mennyiségét és időigényes.

5.2. Pödörnyelvosság és enyves szegfű virágmélység

Nagy változatosság található az egyedek között mind a nyelvosságban, mind a virágmélységben. Ivarok, évek és területek között nem találtunk különbséget a nyelvosságokban. Évek között szignifikáns eltérés volt az enyves szegfű virágmélységben, azonban a tolómérős mélységmérés ismételhetőségének hiányában ezt az eredményünket nem lehet teljes biztonsággal elfogadni (lásd 5.1. alfejezet). Két év és két terület vizsgálata kevés ahhoz, hogy messzemenő következtetéseket lehessen levonni a lepkenyelvosság és az enyves szegfű virágmélység tér- és időbeni változatosságáról és ezek kapcsolatáról. Más hosszútávú és számos környezeti hatást figyelembe vevő rovar/virág testméretekkel foglalkozó vizsgálatok azt mutatják, hogy a méretek környezeti hatásoktól függenek (rovar: Bowden et al. 2015; García-Barros 2000; növény: Carroll et al. 2001; Pfeifer et al. 2006) és nagymértékű változatosság lehet évek és területek között (Hegland et al. 2009). Feltételezhető, hogy a jövőbeli változások (pl. klímaváltozás) hatással lesznek a növény-pollinátor kapcsolatokra, akár az általunk vizsgált méretek befolyásolásán keresztül is (Johnson 1986; Mustajärvi et al. 2001; Miller-Struttman et al. 2015). Hipotézisünk, hogy a kis Apolló-lepkék nyelvosságát és az enyves szegfű virágmélységét környezeti hatások, mint az időjárás oly módon befolyásolják, hogy egyes években az enyves szegfű a kis

Apollók számára könnyen hozzáférhető, és magas nektártartalma miatt igen fontos, míg más években viszont elérhetetlen nektárforrás, továbbra is ellenőrzésre vár.

A nagymértékű plaszticitás következtében egyes pollinátorok fajszenen valószínűleg jól tudnak alkalmazkodni a környezeti változásokhoz (Miller-Struttman et al. 2015). A feltételezéseinknek megfelelően jelen vizsgálatban egy lepkefajon egy éven és egy állományon belül is jelentős egyedi változatosságot találtunk. Mivel más vizsgálatokban fajok közti hasonló nyelv hosszbeli eltérések eltérő táplálék fogyasztással jártak (Waddington & Herbst 1987; Corbet 2000; Kunte 2007; Karolyi et al. 2013), várható, hogy a nyelv hossz limitáló tényező és változatossága eltérő egyedi fogyasztási arányokhoz vezet.

5.3. Viráglátogatási arányok, virágmélységek, nektártermelés és a táplálék-kompetítorok

A két év között a növények fogyasztási arányaiban nem találunk nagy különbségeket. A lepkék kiemelkedően nagy arányban látogatták a magyar szegfűt. Ez ellentétes a korábbi, egy másik réten végzett vizsgálatokkal (Szigeti 2012), ahol nagyobb évek közti változásokat és más fogyasztási arányokat találtunk, bár ott a növényfajonkénti gyakoriságok is különböznek a hegyesdi virágkínálattól, pl. a magyar szegfű jóval kisebb arányban volt jelen. A Hegyesden a magyar szegfű az egyedek többsége számára elérhető és sokkal nagyobb abundanciával van jelen a réten, mint az enyves szegfű. Valószínűleg ennek tudható be a magyar szegfű ilyen nagy arányú fogyasztása. Az enyves szegfű a második legkedveltebb növényfaj volt 2014-ben és a harmadik 2015-ben. A hét leggyakrabban fogyasztott növény közül az enyves szegfűnek volt a legmélyebb a virága (5. ábra), a kis Apolló lepkék nyelv hosszának mediánja ebben a tartományban van. A többi növényfaj maximális mért virágmélysége a nyelv mediánja alatt található, ugyanakkor a legrövidebb nyelvű egyedek valószínűleg nem képesek minden faj összes virágából táplálkozni (5. ábra). Az enyves szegfű nektármennyisége a fogyasztók kizárása után is és a pollinátorok fogyasztása mellett magasabb a legtöbb növényfajhoz képest, és a legnagyobb mért mennyiségeket ez a faj termelte. A leggyakrabban fogyasztott magyar szegfű aktuális nektármennyisége is jelentős, és nincs olyan nagy különbség ezen a réten a magyar szegfű és az enyves szegfű az aktuálisan elérhető nektármennyisége között (Függelék 3. ábra). A piros lóhere és az erdei gyöngyköles is számottevő mennyiségű nektárt termelt. A lepke preferenciáját a nektármennyiség mellett a virágok gyakorisága (összes táplálék mennyiség), a növény egyedek egymástól való távolsága (repülési költség)

is meghatározza (Goulson 1999; Corbet 2000; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Ezek figyelembevételével a magyar szegfű valószínűleg kifizetődőbb választás, mert gyakoribb és eloszlása térben homogénebb. Emellett a nektárösszetétel is befolyásolhatja a forrás választást (Erhardt 1991; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Lehetséges, hogy az enyves szegfű a kis Apolló-lepkék számára jobb minőségű nektárt termel, mint más növényfajok, de erről nincsenek ismereteink. A virágmélység- és nektármennyiség-eloszlások támogatják azt a feltételezésünket, hogy az egyedek nyelv hosszának függvényében különbségek mutatkoznak az enyves szegfű fogyasztásban.

Az aktuális nektármennyiségre és a cukorkoncentrációra rengeteg tényező (napszak, hő, szél) hat (Kay et al. 1984; Erhardt & Mevi-Schütz 2009), ami magyarázza a saját méréseink során tapasztalt változatosságot (Függelék 3., 4. ábra). A nektárnövény választást többek között befolyásolja a cukorkoncentráció és a viszkozitás is, mivel ezek fontosak lehetnek a nektár felszívása szempontjából hosszabb nyelvvel nehezebb a töményebb és ezért viszkózusabb oldatokat felszívni (Willmer 2011). Ezért elképzelhető, hogy a hosszabb nyelvű egyedek a töményebb nektárokat (pl. kaszanyúg bükköny Függelék 4. ábra) nehezebben tudják fogyasztani és ennek következtében ezeket az egyedeket ritkábban látjuk ezen a fajon. Ugyanakkor a rövidebb nyelvű egyedek, bár a nagyobb mennyiségeket termelő fajok egy részének fogyasztásából kiszorulnak a hosszú pártacsövek miatt, lehet, hogy a rövidebb pártacsövű forrásokból fogyasztott töményebb nektárok fogyasztásával hasonlóan hatékony tudnak táplálkozni, mint hosszabb nyelvű fajtársaik.

A legfőbb enyves szegfű fogyasztók a Hegyesden a pösörlegyek a Nagy-Hideg-hegyen pedig a poszméhek, vagyis ők a kis Apolló-lepkék fontos kompetítorai ezeken az élőhelyeken, de nincs túl sok adatunk, így messzemenő következtetéseket sem tudunk levonni. Nagyobb számú és több növényfajt érintő mintavétel lenne szükséges megfelelő következtetések levonásához.

5.4. Enyves szegfű fogyasztás és a pödörnyelv hossz összefüggése

A nyelv hossz befolyásolja a kis Apolló egyedek enyves szegfű fogyasztását. A lepkék nem képesek a nyelvüknél hosszabb pártacsövű virágokból táplálkozni (Corbet 2000). Az 5. ábra alapján feltételezhetjük, hogy egyes egyedek nem képesek az összes enyves szegfűből táplálkozni, és ezt egyedszintű elemzéseink is alátámasztják. Az egyedek közti viráglátogatási preferenciának (Stang 2007) egyik oka lehet a testméretbeli különbség. A

rövidebb nyelvű egyedek kiszorulnak a virágonként nagyobb mennyiségű nektár hasznosításából. A milliméterenkénti 2.09-szeres fogyasztási esély-növekedést jelentősnek tartjuk, ami igen nagy táplálkozásbeli különbségeket okozhat egyedek között. Ennek a különbségnek hatása lehet a szaporodási sikerre is: egy hosszabb nyelvű egyednek nagyobb esélye van enyves szegfűn táplálkoznia, mint egy rövidebb nyelvűnek, így nagyobb mennyiségű nektárhoz juthat, ami pedig fitness növekedéssel járhat.

Korábbi vizsgálatból (Szigeti 2012) tudjuk, hogy a virágkínálat változik a repülési időszakon belül és a fajonkénti virággyakoriság mellett többek között a virágmélység és nektártermelés is változhat. Tudjuk, hogy az aszinkron kelésű lepkék egymáshoz képest 1-2 hét eltolódással repülhetnek, így a különböző egyedek különböző nektárkínálattal találkoznak. Ennek ellenére a lepke élettartama alatti virágkínálat nem befolyásolta az enyves szegfű fogyasztását (2. táblázat 1. és 2. modell).

Az 5. ábra alapján a minimum nyelv hossz és a többi hat növényfaj virágmélység tartományai azt sugallják, hogy nem biztos, hogy csak az enyves szegfűnél van összefüggés a nyelv hossz és a nektárnövény használat között. Elképzelhető, hogy a nagyon rövid nyelvű állatok más növényfajok, mint az erdei gyöngyköles vagy a magyar szegfű virágaiból sem képesek táplálkozni. Ennek ellenőrzésére további elemzéseket tervezünk.

5.5. Összefüggés a nyelv hossz és más testméretek között; a testméretek változása az idő függvényében

A kis Apolló-lepkék nyelvmérete a hosszabb szárnyú és szélesebb torú egyedeknél nagyobb, a főkomponens analízis eredménye szerint az első főkomponens a variancia közel 60%-t magyarázza. Azaz a mások vizsgálataiban talált fajok közötti kapcsolat (lepkénél: Kunte 2007 méheknél: Harder 1982; Waddington & Herbst 1987) egy fajon belül is kimutatható. A lepke testméretek és azok közti egyedi különbségek elsősorban örökölt tulajdonságoktól és a lárvális táplálkozástól függnek (García-Barros 2000; Boggs & Freeman 2005). Azt, hogy a nyelv hosszokra a kis Apolló-lepkénél örökölt tulajdonságok, vagy a lárvális táplálkozás van-e nagyobb hatással, nem tudjuk megmondani. A feltételezésünk az, hogy a lepkék nyelvének hosszát más testméreteivel együtt befolyásolja a lárvális táplálkozás mértéke. Mivel a hernyókorban felvehető táplálék mennyiség és -minőség időjárás függő (Carroll et al. 2001; Pfeifer et al. 2006), a kora tavaszi rossz időjárás miatt a lepkék kisebbek lehetnek viszont a késő tavaszi kedvező időjárás miatt az enyves szegfű virágok mélyebbek lehetnek. Ennek következtében a teljes lepkepopuláció, vagy egyes egyedek kiszorulhatnak az enyves szegfű hasznosításából.

Adott esetben szétkapcsolódhat a két faj a klímaváltozás és a szélsőséges időjárás hatására (Miller-Struttman et al. 2015), ez kedvezőtlen volna mindkét faj számára, hiszen a lepkék egy jó nektárforrást, az enyves szegfűvek, egy esetleges pollinátort veszítenének el. Az adatainkkal nem tudtuk igazolni azt a hipotézisünket, hogy a szezonon belül is jelentősen változhatnak a testméretek, kizárólag a torsiélesség esetében találtunk kis mértékű időfüggőséget, a szezon elején szélesebb, míg a végén valamivel keskenyebb torú lepkék repültek. Azt feltételeztük, hogy a később kelő egyedek kisebbek lesznek, mivel táplálékban szegényebb folton tölthették a lárvális időszakot, ezért kelnek később. Érdeemes figyelembe venni, hogy a 2014-es repülési időszak elején a pödörnyelv fényképező módszer még nem volt tökéletes, ezért nincsenek adatok a szezon kezdetétől fogva. Érdeemes lenne rendszeres mintavétellel megnézni az enyves szegfű pártacsómmélységének változását is, az eddigi mintavételeink nem voltak eléggé gyakoriak és egyenletesek egy a lepke testméreteihez hasonló elemzéshez.

A táplálék méreteloszlásának változása pl. időjárás-változás hatására szelekciós nyomást gyakorolhat fogyasztóinak morfológiájára és jellegeik evolúciós változásához vezethet (Grant & Grant 2014). Ha a fogyasztók táplálékforrásaikkal olyan mutualista kapcsolatban állnak, mint a növény-pollinátor kapcsolatok esetében, a fogyasztók morfológiai változása szelekciós nyomást gyakorolhat táplálékforrásuk morfológiájára és viszont, így koevolúciós folyamatok mehetnek végbe. A kis Apolló-lepkének valószínűleg érdemes adaptálnia a bő táplálékot nyújtó enyves szegfűhöz, azonban az, hogy mennyire szorul rá, mint táplálékforrásra, évente és helyenként változhat, és jelentős mértékben függhet az adott élőhely virágkompozíciójától. Elképzelhető, hogy akár közeli, de elszigetelt állományokra igen eltérő szelekciós nyomás hat és különböző irányú evolúciós folyamatok zajlanak köztük. Az enyves szegfű pártacsóhossz növeléssel adaptálódhat úgy, hogy kevésbé hatékony pollinátoraitól megszabaduljon, nem tudjuk azonban, hogy a kis Apollók mennyire hatékony beporzói az enyves szegfűnek versenytársaikhoz képest. E folyamatot csak az enyves szegfű viráglátogatóinak és azok beporzásban betöltött szerepének ismeretében lehet megérteni.

A nyelv hossz és a szárny hossz, valamint torsiélesség között fennálló kapcsolat reményeink szerint lehetővé teszi, hogy a korábbi évek enyves szegfű fogyasztási mintázatát közvetve próbáljuk meg a nyelv hossz eloszlások szempontjából értékelni. A pödörnyelv élő lepkéken végzett mérése új fejlesztésünk, amit a korábbi évek fogyasztási mintázatainak feltételezett nyelv hosszfüggése inspirált. A jövőben egy másik rétről gyűjtött 5 éves adatsort is szeretnénk elemezni, ahol évek között jelentősen változott az enyves

szegfű fogyasztás. Ehhez ellenőriznünk kell a jelen dolgozatban bemutatott eredményeken a nyelv hossz és a szárny hossz, valamint a torszélesség eloszlásainak hasonlóságát, és azt, hogy a szárny hossz, a torszélesség és az enyves szegfű fogyasztás között van-e a nyelv hosszéhoz hasonló összefüggés.

6. Összefoglaló

A nappali lepkék jelentős részénél a lárvális és a felnőttkori táplálkozás egyaránt fontos a rátermettség növelésében. Az imágók virágok nektárjait fogyasztják, válogatnak a növényfajok között, amit befolyásolhat a virág színe, morfológiája, illata, a nektár összetétele és elérhetősége. A különböző fajok virágmélysége és a beporzók nyelvossza taxononként változik, ennek következménye a testméreten alapuló forrásfelosztás. A kis Apolló-lepke néhány növényfajt gyakrabban látogat másokkal szemben. A fogyasztási arányok évek között és a repülési időszakon belül változnak. Elővizsgálatunk alapján vizsgálati területünkön az enyves szegfű (*Silene viscaria*) az egyik legbővebb nektárforrás, amit a kis Apollók fogyasztanak, és fogyasztásának aránya évek között változik. Virágmélysége hasonló, vagy hosszabb a kis Apollók nyelvénél.

Célunk megtudni, hogy a kis Apolló-lepke pödörnyelvének hossza meghatározza-e a növényválasztását. Van-e különbség populációk, évek, ivarok és egyedek között a kis Apolló-lepke nyelvosságában? Van-e különbség az enyves szegű virágmélységében populációk, évek között? Van-e összefüggés a nyelvosság és más testméretek között?

Egyedileg jelölt kis Apolló-lepkék nektárnövény fogyasztását vizsgáltuk a Visegrádi-hegységben és a Börzsönyben 2014–15-ben. Mértük élő lepkék nyelvosságát és egyéb testméreteit, valamint a 7 legtöbbet fogyasztott nektárnövény virágmélységét, a nektár mennyiségét és koncentrációját.

A nyelvosság összefügg más testméretekkel, ez lehetővé teszi egy nehezen mérhető tulajdonság becslését, gyorsabb, egyszerűbb módszerrel. Jelentős egyedek közti különbségeket találtunk a nyelvosságokban és a virágmélységekben. A nyelvosság nem különbözött a két vizsgált populáció, évek és ivarok között és nem változott szezonon belül sem. A hosszabb nyelvű lepkék gyakrabban fogyasztottak a többi virágnál több nektárt nyújtó enyves szegfűből a rövidebb nyelvűeknél, azaz várhatóan magasabb a fitneszük. A pártacsóhossz eltérő volt évek és populációk között.

Az imágó mérete függhet örökölt tulajdonságoktól és a lárvális táplálkozástól, a táplálék pedig az időjárástól, akár csak a virágok mérete. Ezért egyes években a lepkék lehetnek kisebbek (kora tavaszi rossz idő) és a virágok mélyebbek (késő tavaszi kedvező időjárás), ami gátolhatja a lepkéket egyes források kiaknázásában. E hipotézisünk ellenőrzéséhez további hosszútávú vizsgálatok szükségesek.

7. Summary

Relationships between proboscis length in the Clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* and the corolla tube length of its nectar sources

Larval and adult feeding is important in many butterflies for increasing fitness. Adults feed on nectar and choose from different flower species. Choice is based on color, morphology and scent of the flowers, and nectar amount and composition. Variation in corolla tube length of different flowers, and proboscis length in different pollinator species causes body size-based resource allocation. Clouded Apollos visit specific nectar species more frequently compared to other flowers. Consumption ratios differ among years and within a flight period. Although the Sticky Catchfly (*Silene viscaria*) is among the flowers producing the largest amount of nectar among the sources used in our study site, its consumption varied considerably among years. Its corolla length is similar to or longer than the proboscis length of Clouded Apollos.

Our aim was to investigate whether proboscis length in Clouded Apollos determine their flower choice. We studied proboscis length variation in populations, years, sexes and individuals, as well as differences in corolla tube length in the Sticky Catchfly between populations and years. We tested if proboscis length was related to other body dimensions, forewing length, hindwing cell length and thorax width.

We observed flower choice of individually marked Clouded Apollo butterflies in Visegrád-hegység and Börzsöny, Hungary, in 2014–15. We measured the proboscis length and other body dimensions in live butterflies, as well as corolla tube length, nectar amount and concentration in the seven most often visited plant species.

Proboscis length was related to other body sizes, providing estimates done with faster and simpler methods on a trait difficult to measure. We found remarkable individual differences in proboscis and corolla tube lengths. Proboscis length did not differ between the two populations, the two years, and the sexes and did not vary over the flight period. Butterflies with longer proboscis visited the highly profitable Sticky Catchflies more frequently. In consequence, they might incur higher fitness than those with shorter tongues. Corolla tube length in the Sticky Catchfly differed between years and populations.

Imago body size may depend on inherited traits and larval nutrition. Larval food, just as corolla tube length, may depend on actual weather conditions. Butterflies might be smaller (bad early spring weather) and at the same time Sticky Catchfly flowers might be deeper (favorable late spring weather), impeding individuals to consume specific nectar resources. Further long-term studies are mandatory to test this hypothesis.

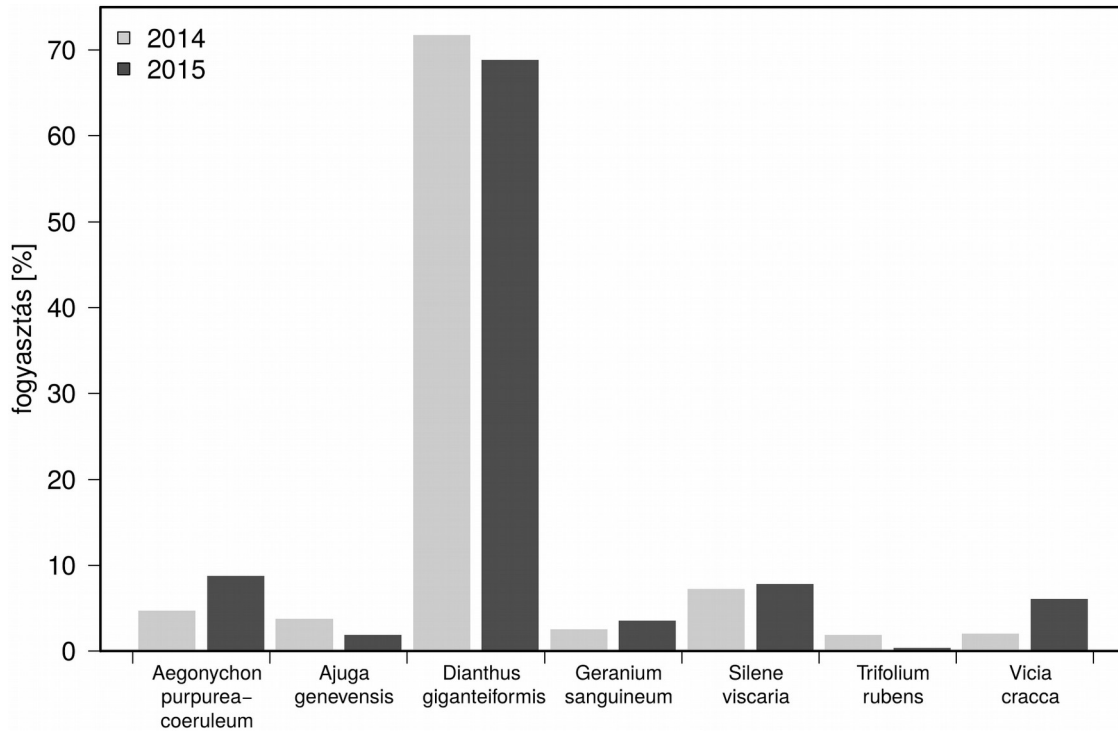
Saját munkák

A 2015-ös terepszézon során részt vettem a lepkék fogás-visszalátás mintavételezésében, valamint a virágmélységek mérésében. Elvégeztem a fényképes pödörnyelv-hosszúság és enyves szegfű pártacsó mélységmérést. Részt vettem a nektármennyiség és cukortartalom meghatározásában, a kompetítorok vizsgálatában, illetve az adatbevitelben és elemzésekben.

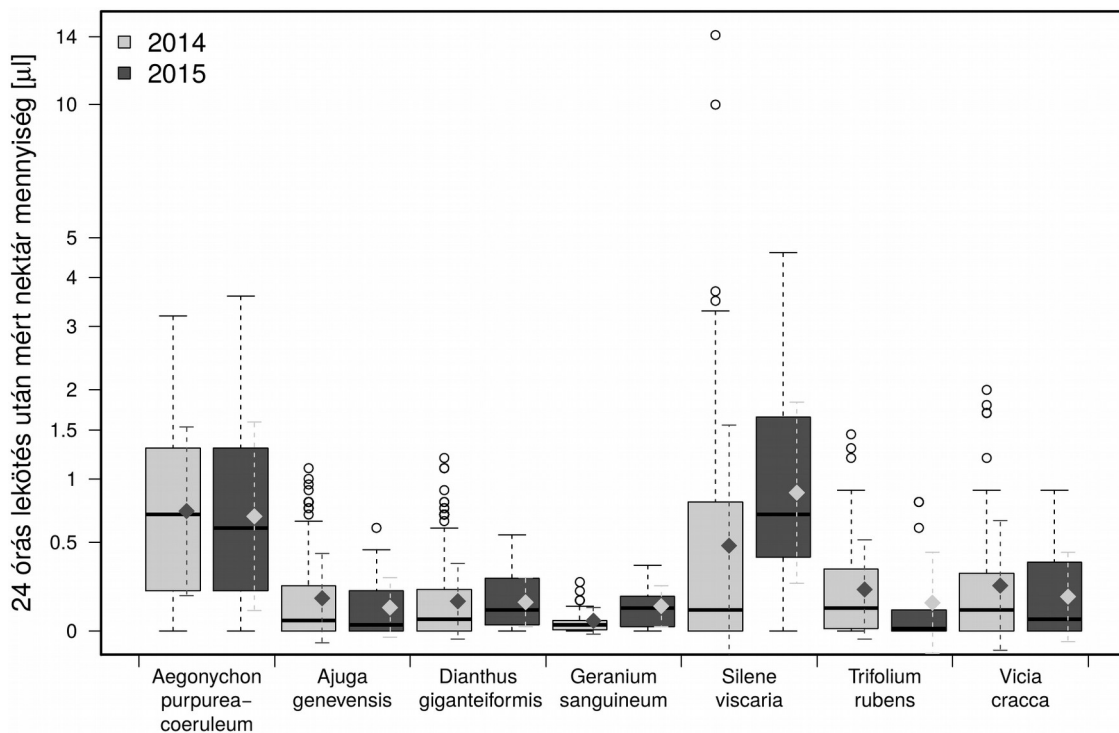
Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Kis Jánosnak és Szigeti Viktornak segítségükért, kedvességükért, tanácsaikért. Az elmúlt hónapok során rengeteg elméleti és gyakorlati ismeretet adtak át, munkámat folyamatosan figyelemmel kísérték, bátorítottak, kérdéseimre válaszoltak, ötleteket adtak. Hálás köszönettel tartozom továbbá Dr. Kőrösi Ádámnak, Sáfrán Nikolettnek, Bella Marcellnak és biológus MSc hallgatóknak a terepen végzett munkájukért; Dr. Harnos Andreának és Dr. Lang Zsoltnak az elemzésekhez adott tanácsaikért, Dr. Arany-Tóth Attilának és Dr. Lehel Józsefnek a TDK-dolgozat (a jelen dolgozat korábbi változata) bírálatáért.

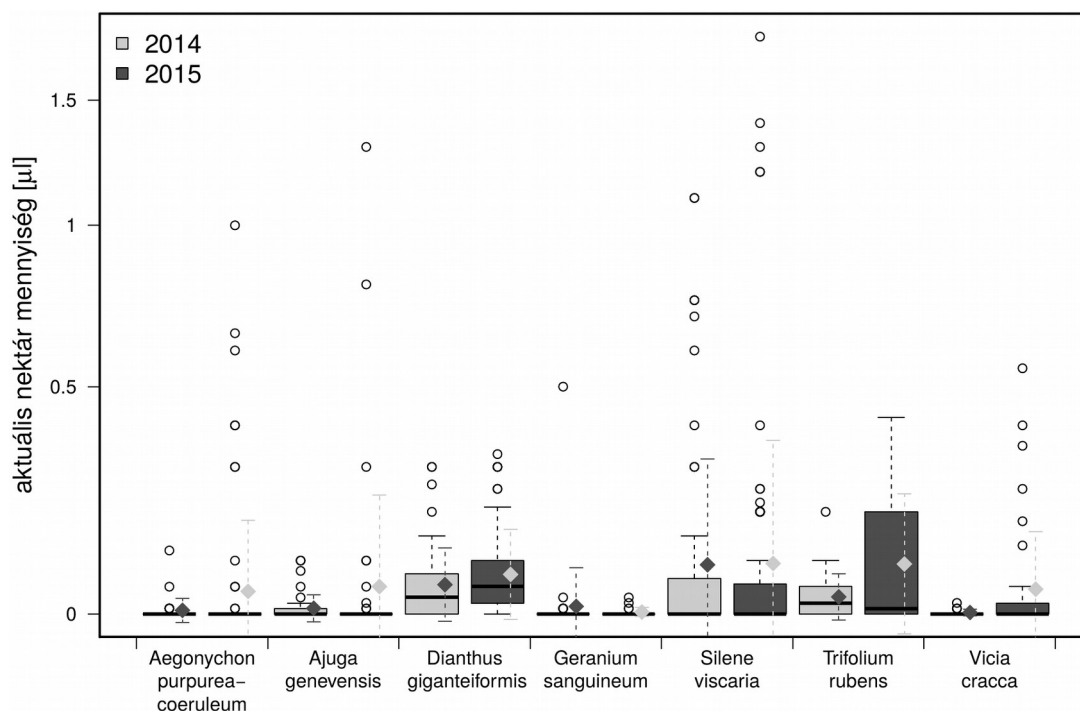
Függelék



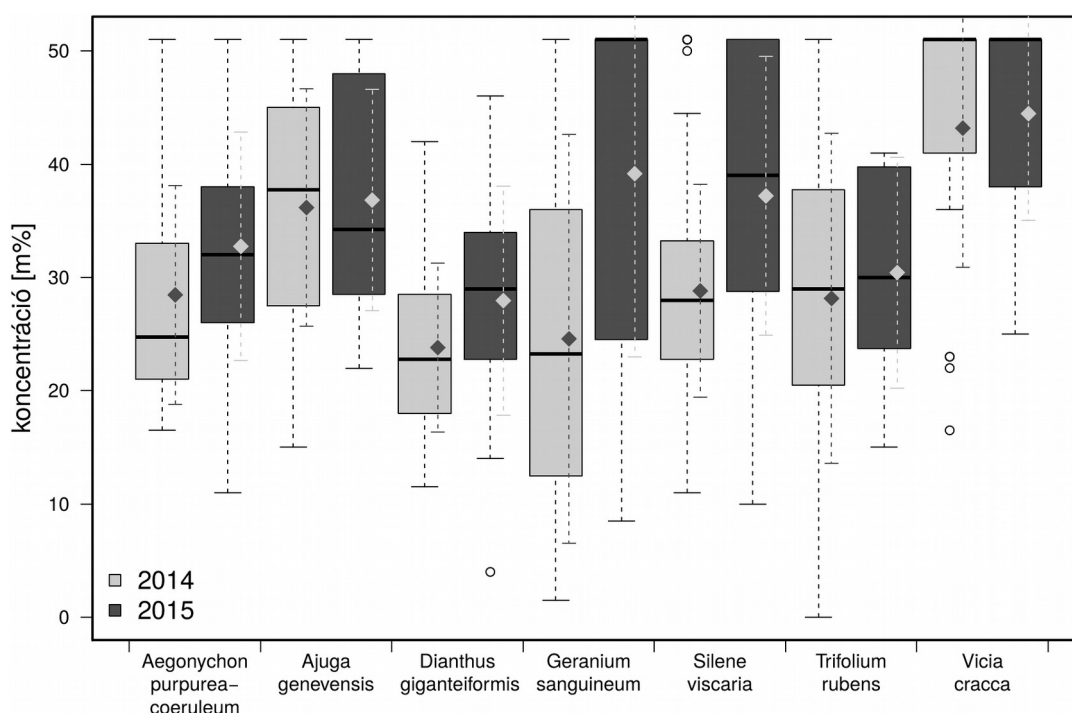
1. ábra: Fogyasztási arányok a hét leggyakrabban fogyasztott nektárnövénynél (Hegyesd)



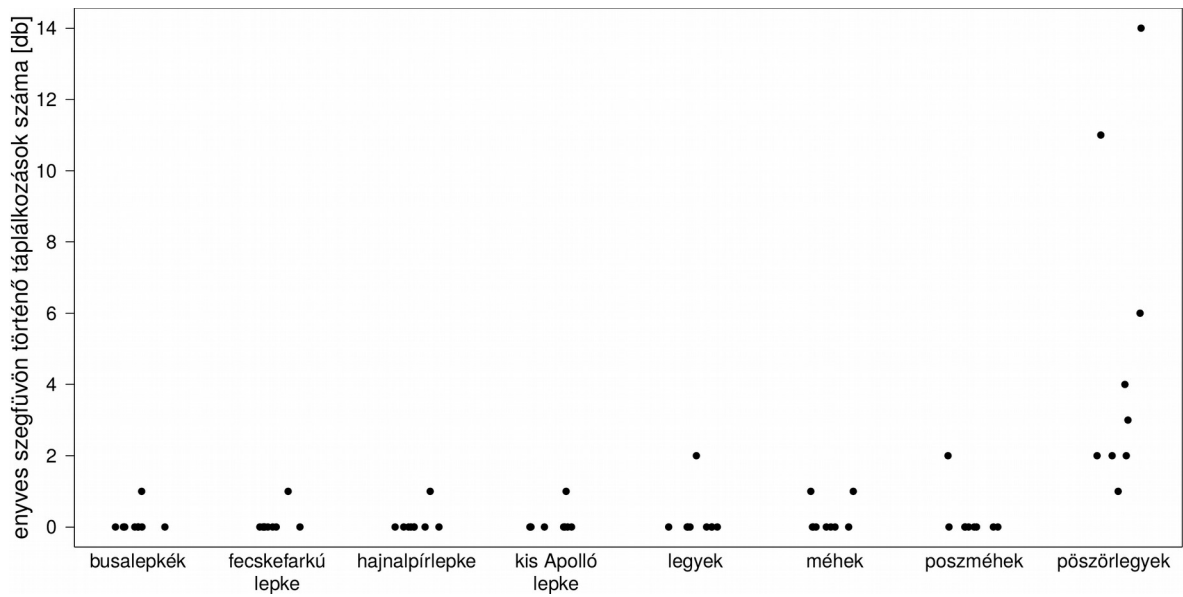
2. ábra: A hét leggyakrabban fogyasztott növény nektármennyisége 24 órás lekötés után. A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.



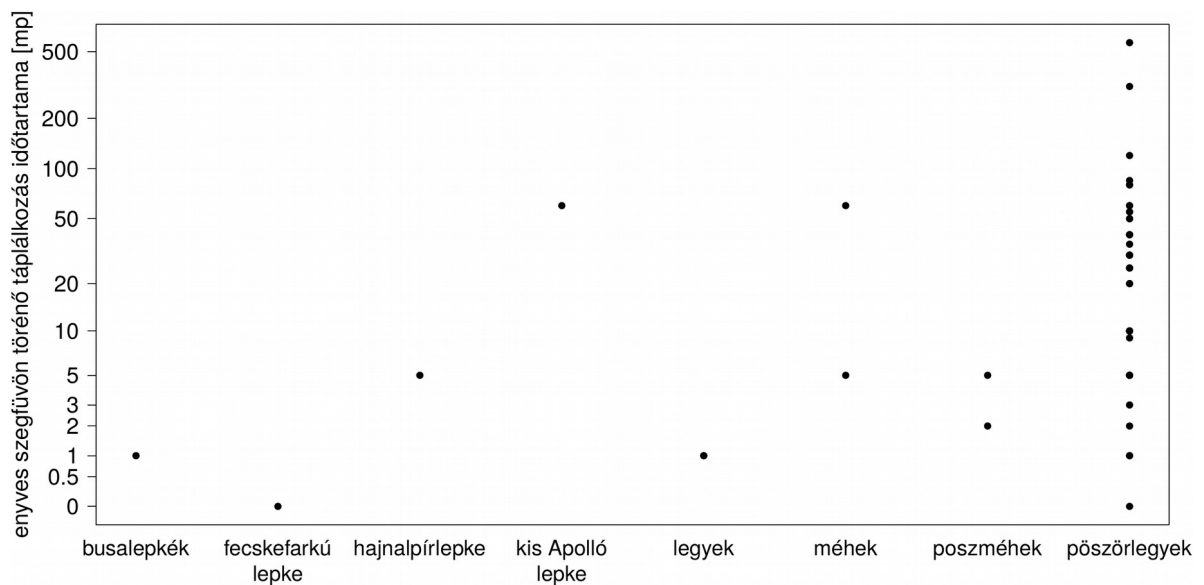
3. ábra: A hét leggyakrabban fogyasztott nektárnövény aktuális nektármennyisége (Hegyesd). A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.



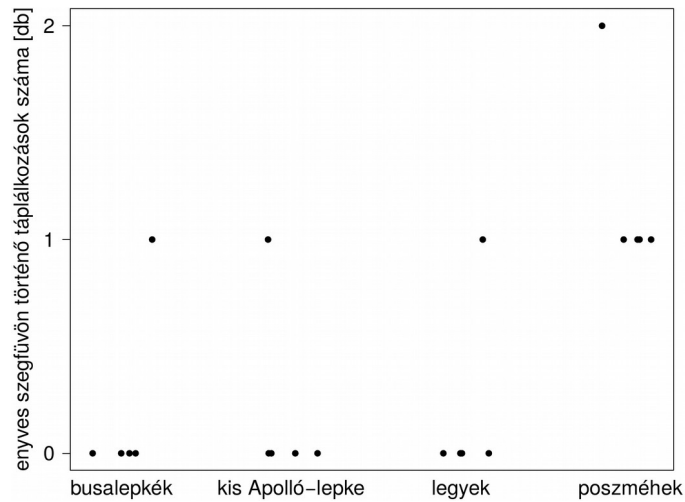
4. ábra: A hét leggyakrabban fogyasztott nektárnövény nektárjának cukorkoncentrációja tömeg%-ban (Hegyesd). A dobozok alsó éle az alsó, a felső éle a felső kvartilist, a dobozokon belül a vastag vonal a mediánt, a dobozokhoz tartozó bajszok a tartományt kiugró értékek nélkül, a karikák a kiugró értékeket mutatják. A ♦-jelek az átlagokat, a hozzájuk tartozó bajszok a szórásokat jelölik.



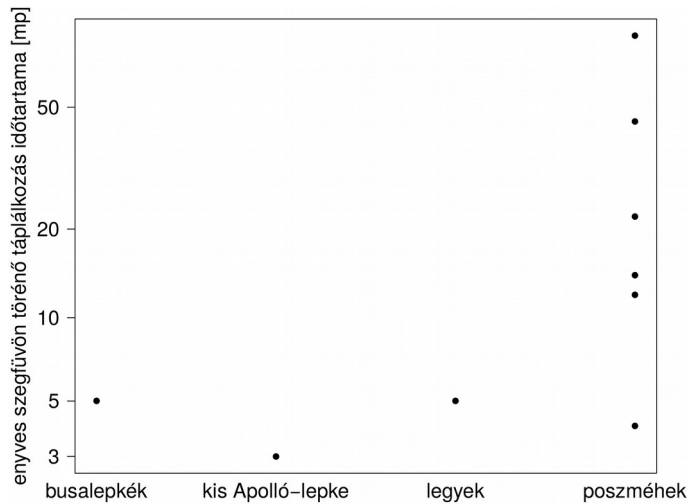
5. ábra: A kompetítorok enyves szegfűvön történő táplálkozásainak száma – Hegyesd, 2015. Összesen 9 mintavétel történt, az ábra megmutatja, hogy adott mintavételek során (pontok) hányszor láttuk táplálkozni az adott taxont.



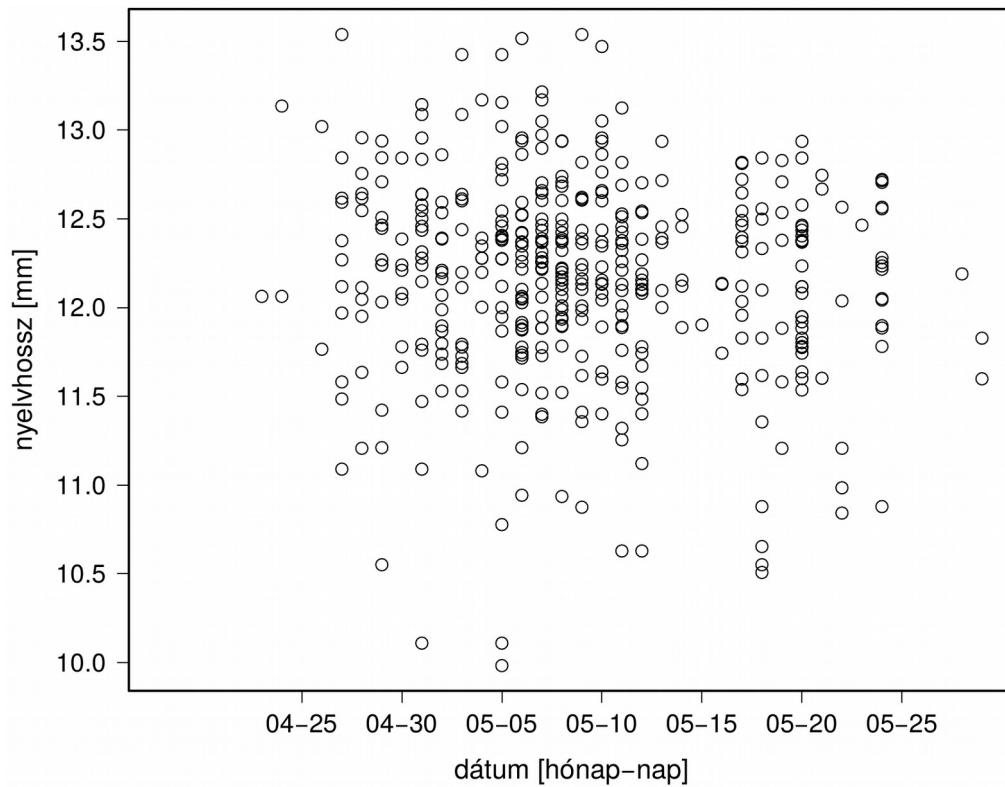
6. ábra: A kompetítorok enyves szegfűvön történő táplálkozásainak időtartama – Hegyesd, 2015. A pontok egy-egy mintavétel alatt adott taxon táplálkozásának teljes időtartamát mutatják.



7. ábra: A kompetitorok enyves szegfűvön történő táplálkozásainak száma – Nagy-Hideg-hegy, 2015. Összesen 5 mintavétel történt, az ábra megmutatja, hogy adott mintavételek során (pontok) hányszor láttuk táplálkozni az adott taxont.



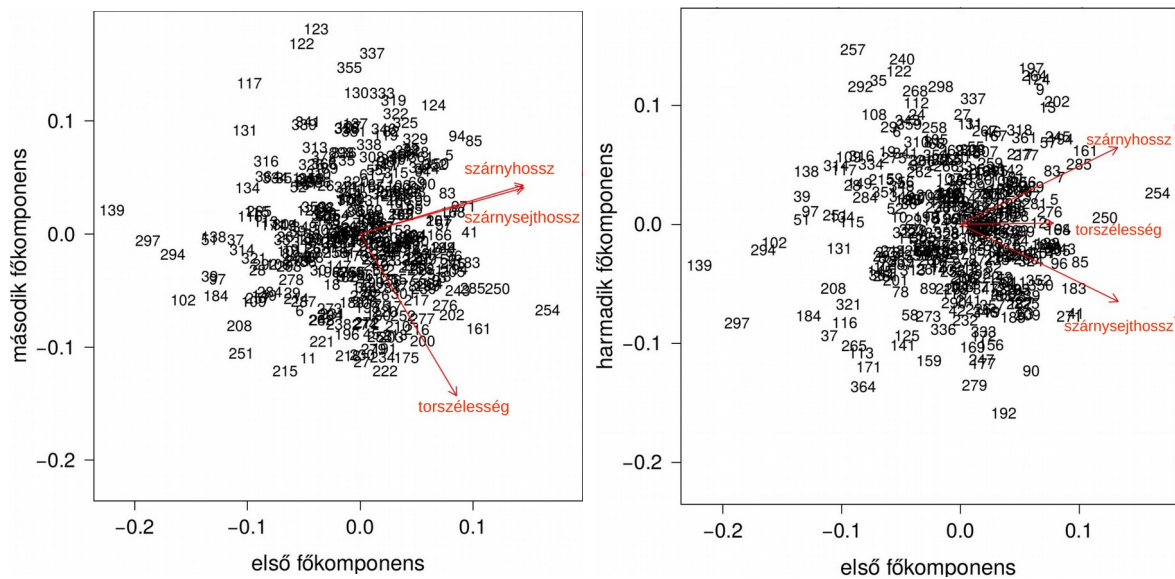
8. ábra: A kompetitorok enyves szegfűvön történő táplálkozásainak időtartama – Nagy-Hideg-hegy, 2015. A pontok egy-egy mintavétel alatt adott taxon táplálkozásának teljes időtartamát mutatják.



9. ábra: A nyelv hossz eloszlás a repülési időszak alatt

1. táblázat: A három magyarázó testméret főkomponens analízisének eredménye

	1. főkomponens	2. főkomponens	3. főkomponens
SD	1.33	0.93	0.60
variancia aránya	0.59	0.29	0.12
kumulatív variancia	0.59	0.88	1.00
Sajátértékek:			
torszélesség	0.39	-0.92	0.01
szárnyhossz	0.65	0.28	0.71
szárnysejthossz	0.65	0.26	-0.71



10. ábra: „Biplot” a testméretekre illesztett főkomponensekhez. A bal oldali ábrán látható, hogy az első számú főkomponensben mind a három változó egymással pozitívan korrelál, ezt jelzi, hogy a nyilak x-komponense minden esetben jobbra néz. A második főkomponensben a szárnysejthossz és a szárnyhossz továbbra is erősen korrelál egymással, míg a torszélesség negatív kapcsolatban áll a szárnyméretekkel, ugyanis a nyilak y-irányú komponense csak a torszélesség esetén lefelé néz.

A jobb oldali ábrán látható, hogy a harmadik főkomponensben a torszélesség és a szárnyhossz korrelálnak egymással, és negatív kapcsolatban vannak a szárnysejthosszal, ennek a nyilnak az y-irányú komponense lefelé irányul.

Hivatkozások

- Agosta, S.J. & Janzen, D.H., 2005. Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos*, 108(1), 183–193.
- Alexandersson, R. & Johnson, S.D., 2002. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 269(1491), 631–636.
- Alm, J. et al., 1990. Preference of cabbage white butterflies and honey bees for nectar that contains amino acids. *Oecologia*, 84(1), 53–57.
- Arbulo, N, Santos, E, Salvarrey, S, & Invernizzi, C., 2011. Proboscis length and resource utilization in two ruguayan bumblebees: *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Neotropical Entomology*, 40(4), 483–488.
- Bálint, Z., Gubányi, A. & Pitter, G., 2006. *Magyarország védett pillangóalakú lepkéinek katalógusa – A Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteménye alapján.*, Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum. 317.
- Baker, H.G. & Baker, I., 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In *Coevolution of animals and plants*. Gilbert, L.E. and Raven, P.H. (eds), Austin, Univ. Of Texas Press, 100–140.
- Baker, H.G. & Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: *Handbook of experimental pollination biology*. Jones C.E., Little T.J. (eds), New York, Van Nostrand Reinhold, 117–141.
- Bates, D. et al., 2015. Fitting linear mixed-effects models using {lme4}. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- Bauder, J.A.S., Lieskonig, N.R. & Krenn, H.W., 2011. The extremely long-tongued neotropical butterfly *Eurybia lycisca* (Riodinidae): proboscis morphology and flower handling. *Arthropod Structure & Development*, 40(2), 122–127.
- Benadi, G. et al., 2014. Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*, 83, 639–650.
- Bergström, A., 2005. Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* - Implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 9(1), 21–27.
- Boggs, C.L. & Freeman, K.D., 2005. Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia*, 144(3), 353–61.
- Bowden, J.J. et al., 2015. High-Arctic butterflies become smaller with rising temperatures. *Biology Letters*, 11(20150574), p.1–4.
- Briscoe, A.D. et al., 2013. Female behaviour drives expression and evolution of gustatory receptors in butterflies. *PLoS Genetics*, 9(7), e1003620.
- Burger, C. et al., 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology*, 81(4), 926–936.

- Carroll, A.B., Pallardy, S.G. & Galen, C., 2001. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88(3), 438–446.
- Chikin, Y. et al., 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414(6859), 65–69.
- Corbet, S.A., 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96(3), 289–298.
- Cormont, A. et al., 2011. Effect of local weather on butterfly flight behaviour, movement, and colonization: Significance for dispersal under climate change. *Biodiversity and Conservation*, 20(3), 483–503.
- Dicks, L. V, Abrahams, A., Atkinson, J., Biesmeijer, J., Bourn, N., Brown, C., Brown, M.J.F., Carvell, C., Connolly, C., Cresswell, J.E., et al. (2013): Identifying key knowledge needs for evidence-based conservation of wild insect pollinators: a collaborative cross-sectoral exercise. *Insect Conserv. Divers.* 6(3), 435–446.
- Dohzono, I. et al., 2011. Is bumblebee foraging efficiency mediated by morphological correspondence to flowers? *International Journal of Insect Science*, 3, 1-10.
- Doust, J. L. & Doust, L.L. ed., 1990. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, New York, Oxford University Press, 359.
- Dreisig, H., 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. *Oikos*, 72(1), 161–172.
- Eastham, L.E.S. & Eassa, Y.E.E., 1955. The feeding mechanism of the butterfly *Pieris brassicae* L. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 239, 1–43.
- Erhardt, A., 1991. Nectar sugar and amino-acid preferences of *Battus philenor* (Lepidoptera, Papilionidae). *Ecological Entomology*, 16(4), 425–434.
- Erhardt, A. & Mevi-Schütz, J., 2009. Adult food resources in butterflies. In M. J. Settele, T. Shreeve & K. and H. Van Dyck, eds. *Ecology of European butterflies*. New York, Cambridge University Press, 9–16.
- Filella, I. et al., 2013. Floral advertisement scent in a changing plant-pollinators market. *Scientific Reports*, 3, 1-6.
- Fournier, D.A. et al., 2012. {AD Model Builder}: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.*, 27, 233–249.
- Galen, C., 1999. Why do flowers vary? *BioScience*, 49(8), 631-640.
- Gamer, M., Lemon, J. & Singh, I.F.P., 2012. irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement.
- García-Barros, E., 2000. Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(2), 251–284.
- Ghazoul, J., 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 367–373.

- Glover, B., 2007. *Understanding flowers & flowering: an integrated approach*, New York, Oxford University Press, 239.
- Goulson, D., 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(2), 185–209.
- Grant, P.R. & Grant, B.R., 2014. *40 Years of Evolution: Darwin's Finches on Daphne Major Island*, Princeton, Princeton University Press, 766.
- Harder, L.D., 1982. Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Canadian Journal of Zoology*, 60(5), 1073–1079.
- Hegland, S.J. et al., 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12(2), 184–195.
- Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80(2), 241–248.
- Herrera, C.M., 2012. Microclimate and individual variation in pollinators: Flowering plants are more than their flowers. *Ecology*, 76(5), 1516–1524.
- Hill, J.K. et al., 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 269, 2163–2171.
- Inoue, M.N. & Yokoyama, J., 2006. Morphological variation in relation to flower use in bumblebees. *Entomological Science*, 9(2), 147–159.
- Inouye, D.W., 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia*, 45(2), 197–201.
- Johnson, R.A., 1986. Intraspecific resource partitioning in the bumble bees *Bombus ternarius* and *B. pennsylvanicus*. *Ecology*, 67(1), 133–138.
- Karolyi, F. et al., 2013. Time management and nectar flow: Flower handling and suction feeding in long-proboscid flies (Nemestrinidae: Prosoeca). *Naturwissenschaften*, 100(11), 1083–1093.
- Kay, Q.O.N. et al., 1984. Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species, *Silene dioica*. *New Phytologist*, 98, 515–529.
- Kharouba, H.M. & Vellend, M., 2015. Flowering time of butterfly nectar food plants is more sensitive to temperature than the timing of butterfly adult flight. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1311–1321.
- Kim, W., Gilet, T. & Bush, J.W.M., 2011. Optimal concentrations in nectar feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(40), p.16618–16621.
- Konvička, M. & Kuras, T., 1999. Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví. Czech Republic. *Journal of Insect Conservation*, 3(3), 211–223.
- Krenn, H.W., 1990. Functional morphology and movements of the proboscis of Lepidoptera (Insecta). *Zoomorphology*, 110(2), 105–114.

- Krenn, H.W., 2000. Proboscis musculature in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): Settling the proboscis recoiling controversy. *Acta Zoologica*, 81(3), 259–266.
- Kunte, K., 2007. Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies. *Functional Ecology*, 21(5), 982–987.
- Lee, S.J., Lee, S.C. & Kim, B.H., 2014. Liquid-intake flow around the tip of butterfly proboscis. *Journal of Theoretical Biology*, 348, 113–121.
- Lundberg, H. & Ranta, E., 1980. Resource partitioning in bumblebees: The significance of differences in proboscis length. *Oikos*, 35(3), 298–302.
- Luoto, M. et al., 2001. Determinants of distribution and abundance in the Clouded Apollo butterfly: a landscape ecological approach. *Ecography*, 24(5), 601–617.
- May, P.G., 2014. Flower selection and the dynamics of lipid reserve in two nectarivorous butterflies. *Ecology*, 10(6), 1633–1647.
- Miller-Struttman, N.E. et al., 2015. Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349(6255), 75–78.
- Molleman, F. et al., 2009. Adult diet affects lifespan and reproduction of the fruit-feeding butterfly *Charaxes fulvescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129(1), 54–65.
- Monaenkova, D. et al., 2012. Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 9(69), 720–726.
- Mustajärvi, K. et al., 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology*, 89(1), 80–87.
- Ômura, H. & Honda, K., 2005. Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia*, 142(4), 588–596.
- Ômura, H., Honda, K. & Hayashi, N., 1999. Chemical and chromatic bases for preferential visiting by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, to rape flowers. *Journal of Chemical Ecology*, 25(8), 1895–1906.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hillk, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579–584.
- Patiny, S. ed., 2014. *Evolution of plant-pollinator relationships*, New York, Cambridge University Press, 501.
- Pfeifer, M., Heinrich, W. & Jetschke, G., 2006. Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(4), 511–526.
- Potts, S.G. et al., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353.
- R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaría, L., 2006. Models of optimal foraging and resource partitioning: Deep corollas for long tongues. *Behavioral Ecology*, 17(6), 905–910.
- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaría, L., 2007. Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American Naturalist*, 170(3), 455–464.
- Ronkay, L., 1997. *Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer VII. Lepkék*, Budapest, Magyar Természettudományi Múzeum, 70.
- Roy, D.B. et al., 2001. Butterfly numbers and weather: Predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 201–217.
- Schindelin, J. et al., 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Meth*, 9(7), 676–682.
- Sherry, R. A. et al., 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 198–202.
- Simon, T. (Ed), 1994: *A magyarországi edényes flóra határozója: harasztok-virágos növények*. – 5th ed. Budapest, Nemzeti Tankönyvkiadó Rt., 846.
- Stang, M., 2007. *The structure of flower visitation webs: How morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors*. PhD Thesis. Leiden University.
- Stang, M. et al., 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of botany*, 103(9), 1459–69.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121(3), 432–440.
- Stjernholm, F., Karlsson, B. & Boggs, C.L., 2005. Age-related changes in thoracic mass: possible reallocation of resources to reproduction in butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(3), 363–380.
- van Swaay, C. et al., 2010. *European Red List of butterflies*, Luxembourg, Publications Office of the European Union.
- van Swaay, C. et al., 2012. Dos and don'ts for butterflies of the habitats directive of the European Union. *Nature Conservation*, 1, 73-153.
- Szigeti, V., 2012. *Nektárnövény kínálat és fogyasztás a kis Apolló-lepkénél: Parnassius mnemosyne*. Szakdolgozat. Szent István Egyetem ÁOTK Biológiai Intézet.
- Takkis, K., Tscheulin, T. & Tsalkatis, P., 2015. Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants. *Annals of Botany*, 1–38.
- The Plant List. (2015). [online] Theplantlist.org. Available at: <http://www.theplantlist.org/> [Accessed 1 Oct. 2015].
- Valimaki, P. & Itamies, J., 2005. Effects of canopy coverage on the immature stages of the Clouded Apollo butterfly with observations on larval behaviour. *Entomologica Fennica*, 16(June), 117–123.

- Varga, Z., 1997. Lepkék (Lepidoptera). In Papp, L., ed. *Zootaxonómia*. Budapest, Magyar Természettudományi Múzeum & Dabas-Jegyzet Kft, 229–235.
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P., 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 147(1), 164–172.
- Vlasanek, P., Hauck, D. & Konvicka, M., 2010. Adult sex ratio in the *Parnassius mnemosyne* butterfly: Effects of survival, migration and weather. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 55(3), 233–252.
- Waddington, K.D. & Herbst, L.H., 1987. Body size and the functional length of the proboscis of honey bees, *Florida Entomologist*, 70(1), 124–128.
- Wardhaugh, C.W., Edwards, W. & Stork, N.E., 2013. Body size variation among invertebrates inhabiting different canopy microhabitat: Flower visitors are smaller. *Ecological Entomology*, 38(1), 101–111.
- Weiss, J.-C., 1999. The mnemosyne group. In *The Parnassiinae of the world*. Canterbury, U.K.: Hillside Books, 177–193.
- Wiklund, C., 1977. Courtship behaviour in relation to female monogamy in *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). *Oikos*, 29(2), 275–283.
- Willmer, P., 2011. Pollination by butterflies and moth. In *Pollination and floral ecology*. Princeton, Princeton University Press, 322–326.
- Wolkovich, E.M. et al., 2012. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 485(7399), 494–497.