

SZAKDOLGOZAT

Zorkóczy Orsolya Krisztina

2020

ÁLLATORVOSTUDOMÁNYI EGYETEM

Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

**Az időjárás, a testméret és a túlélés kapcsolata kis Apolló-lepke
imágóknál**

Készítette: Zorkóczy Orsolya Krisztina

Biológus MSc II.

Témavezető:

Dr. Kis János, tudományos munkatárs

ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Társtémavezető:

Dr. Kőrösi Ádám, tudományos főmunkatárs

MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport

Budapest

2020.

Tartalomjegyzék

1.	Rövidítések jegyzéke	3
2.	Bevezető.....	4
2.1.	Testméret, fitnessz és túlélés kapcsolata.....	4
2.2.	A tor mérete és az élettartam kapcsolata	7
2.3.	Az időjárás hatása	8
2.4.	Az élettartam és a természetvédelmi státusz kapcsolata	13
3.	Célkitűzések	14
4.	Anyag és módszertan	16
4.1.	A vizsgált faj.....	16
4.2.	A vizsgálat helyszíne.....	17
4.3.	Jelölés-visszafogás	17
4.4.	Mintavételi módszerek	17
4.5.	Adatelemzés.....	18
5.	Eredmények.....	21
5.1.	Túlélésbecslés	21
5.2.	Korrelációs vizsgálatok	33
5.3.	Az időjárás és túlélés kapcsolata.....	34
6.	Diskusszió.....	41
7.	Összefoglaló	45
8.	Abstract	46
9.	Irodalomjegyzék	47
10.	Köszönetnyilvánítás	53
11.	Függelék	54

1. Rövidítések jegyzéke

CJS: Cormack–Jolly–Seber modell

AICc: az Akaike-féle információs kritérium mintaelem-számmal korrigált változata

GOF: Goodness of Fit, a modell adatokra való illeszkedését vizsgáló teszt

ϕ : túlélési valószínűség

p: fogási valószínűség

CI: konfidencia-intervallum

SE: standard hiba

2. Bevezető

2.1. Testméret, fitnessz és túlélés kapcsolata

A populáció dinamikájának és ezáltal a környezeti változásokra való érzékenységnek szempontjából fontos egy állat szaporodási sikerének ismerete. Ez különösen igaz veszélyeztetett fajok esetében. Az utódok mérete, száma, időbeni eloszlása és túlélése egy populáció fennmaradásának kritikus pontjai, de sikeresen becsülni ezeket a paramétereket csak kevés faj esetében tudjuk. Ízeltlábúak esetében ehelyett sokszor a termékenységet – a nőtényekben lévő tojások tömege vagy száma a bábból való kibújáskor (Honěk 1993) – vagy a realizált termékenységet – a nőtények által lerakott tojások összömege vagy száma (Oberhauser 1997) – használják, természetes populációk esetében azonban gyakran ezek egyike sem becsülhető.

Jelenlegi ismereteink szerint az ízeltlábúak körében a testtömeg és a méret növekedésével nő a termékenység is (Gilbert 1984a). Több lepkefajon végzett vizsgálat is megerősítette, hogy az imágó élettartama, termékenysége és testméret-változói között pozitív kapcsolat van (pl. Tammaru et al. 1996; 2002), (Sarfráz et al. 2007; Kahuthia-Gathu et al. 2008).

Rovaroknál a kifejlett egyed testmérete részben genetikailag determinált, részben pedig a lárvális stádium alatt fennálló környezeti tényezők, mint például a hozzáférhető táplálék mennyisége által befolyásolt. Mind a kifejlett testméretet, mind a termékenységet (Honěk 1993) néhány faj esetében a lárvális források határozzák meg. Például a káposztamoly *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) esetében a tojástermelést főleg a lárvális stádium alatt felhalmozott forrásokból fedezi a nőtény (Kahuthia-Gathu et al. 2008).

A különböző testrészek fejlődésére a lárvális kori táplálék mennyisége nem egyformán hat. Több lepkefaj esetében is úgy találták, hogy a legnagyobb kikeléskori tömeggel rendelkező egyedek – mindkét nem esetében – a könnyebb egyedekkel szemben tömegük nagyobb részét csoportosítják a potrohba (Wickman & Karlsson 1989). A bábból való kibújás idején a potrohba allokált források mennyisége arányos a reprodukcióra fordítható források mennyiségével (Boggs 1981; Karlsson 1987; Karlsson & Wickman 1989). Ebből arra lehet

következtetni, hogy a szaporodást szolgáló és az egyéb testrészek között a forrásmegosztás azon múlik, hogy a hernyónak összesen milyen mennyiségű forrást sikerült felhalmoznia (Karlsson & Wickman 1990). Tehát több forrás felhalmozása nagyobb reprodukzív potenciált jelenthet.

Boggs és Freeman (2005) vizsgálata azt mutatja, hogy a *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae) lepke szárnyhossza és testtömege kisebb volt az éheztetett egyedek esetében mindkét nemnél, de a nőstények esetében a testtájak közötti allokációs mintázat is megváltozott a lárvális stádiumban jelentkező csökkent táplálékmenyiség hatására. A testtömeg és szárnyhossz arányában bekövetkező változást Nijhout és Emlen (1998) kísérletesen is bizonyította. Megmutatták, hogy a fejlődési idő alatti forráskompetíción keresztül befolyásolható a különböző testrészek mérete között fennálló arány. Amennyiben a források nem limitáltak, az egymással egyébként forráskompetícióban lévő tulajdonságok is mutathatnak pozitív korrelációt (Zera & Harshman 2001). A kisebb méretű egyedek hajlamosabbak a tápanyagraktárak gyorsabb kimerítésére, mint a nagyobb társaik egy-egy forrásokban szegényebb periódus során (Gotthard 2001). A nagyobb méret elérése viszont hosszabb fejlődési időt igényel (Heisswolf et al. 2005), ami plusz kockázatot jelent. A fejlődés alatt tapasztalható eltérő túlélés a két ivar esetében lepkéknél gyakori, a nagyobbra nővő, hosszabb fejlődési időt igénylő ivar nagyobb éhezési és predációs kockázatnak van kitéve (Slansky, 1993).

Lepkék esetében a nőstények testmérete általában jó becselője a potenciális termékenységnek néhány ritka kivételtől eltekintve (Boggs 1981; Johnson 1990). A nőstények ezen tulajdonsága általában jól korrelál a testtömeggel mind fajon belül, mind fajok között (Wickman & Karlsson 1989; Karlsson & Wickman 1990). A kérdés mégsem ilyen egyszerű. Egyrészt, mert a laboratóriumi vizsgálatok során kapott eredmények nem feltétlenül tükrözik híven a természetes populációkban lezajló folyamatokat, mivel a termékenységre sok módosító tényező hathat (Leather & Burnand 1987; Leather 1988), másrészt, mert a potenciális termékenységből nem következik a realizált termékenység. Az egy egyedben fellelhető tojások száma nem mutatja jól, hogy valójában mennyi tojást rak le a nőstény (Leather et al. 1985), és még kevésbé, hogy ebből a tojásból majd mennyi termékeny utód származik.

Az élettartam és az azt befolyásoló tényezők tűnnek a legfontosabb termékenységet meghatározó faktoroknak lepkék esetében (Leather 1988). Az élettartamban fellelhető változásokért több tényező együttes hatása felelős, melyekhez még hozzáadódnak ezen

hatások finom kölcsönhatásai (Karl & Fischer 2009). A megnövekedett élettartam első közelítésben úgy tűnik, közeli kapcsolatban áll a jövőbeli szaporodási lehetőségekkel, ennél fogva előnyösnek tűnik (Karl & Fischer 2009). A realizált termékenység – a valóban lerakott tojások száma – *P. xylostella* esetében növekedett a hosszabb élettartammal (Kahuthia-Gathu et al. 2008).

A túlélést és ezáltal a termékenységet befolyásoló fontos tényező a táplálkozás. A táplálékforrások befolyásolják egy lepke potenciális termékenységét: egy fajának megfelelő, normális táplálásban részesülő lepke képes lehet elérni a szaporodási potenciáljának akár 78%-át, míg táplálékmegvonás esetén ez mindössze 9%-ra esik vissza (Cheng 1972). A nektáron való táplálkozás segíthet megőrizni, esetlegesen növelni az energiatartalékokat, ezzel növelve az élettartamot és a szaporodási sikert is (Karlsson & Wickman 1990, Boggs & Ross 1993), azonban természetes környezetükben lehetséges, hogy a lepkék nem tudnak megfelelő mennyiségű szénhidráthoz jutni, ami hatással van az élettartamra és az azalatt lerakott tojások számára (Winkler et al. 2009).

A szaporodási sikert hímeknél a nagy méret másképpen növeli, mint nőstényeknél. A territoriális viselkedést mutató lepkefajoknál a hímek közötti küzdelem a nagyobb méret irányában szelektál (Kemp & Wiklund 2001; Martinez-Lendeck et al. 2007). Valószínűnek tűnik, hogy a hímek feláldozzák a vitalitást a pillanatnyi szaporodási siker növelése érdekében, míg a nőstények számára jobban megéri az immunitásba és a hosszabb élettartamba fektetni (Rolf 2002). Egyes kutatások ugyan úgy találták, hogy azok a hímek, melyek párosodtak, szignifikánsan tovább éltek, ennek viszont inkább a hím minőségéhez van köze, nem pedig ahhoz, hogy a párzásnak valamiféle túlélésbeli előny lenne a hozadéka (Saastamoinen, Ikonen & Hanski 2009).

Mindezek tükrében úgy tűnik, lepkéknél a testtömeg és túlélés között húzódó kapcsolat bár létezik, hatását más tényezők elfedik, módosítják. Ilyen tényező lehet például a lárvális táplálkozás, különösképpen, mikor a hatást a természetes közegükben élő lepkéken próbáljuk értelmezni (Leather 1988). Ez különösen igaz lehet annak ismeretében, hogy a méret és a termékenység kapcsolata más aszerint, hogy a méretbeli változásokat mely környezeti tényezők okozzák (Carroll & Hoyt 1986). Ezen hatások mértékében pedig közeli rokonfajok esetében is nagy különbségek lehetnek (Hill & Hirai 1986).

2.2. A tor mérete és az élettartam kapcsolata

Annak az esélye, hogy egy lepke sikeresen megmenekül például egy madár támadása elől, legjobban a torsiélességgel, szárnyhosszal és relatív szárnyfelülettel prediktálható (Chai & Srygley 1990; Dudley & Srygley 1994). A ragadozók számára csábítóbb, ehetőlepkéfajok például szélesebb torral rendelkeznek és gyorsabban repülnek, mint kevésbé jóízű fajok, a torsiélesség pedig erős korrelációt mutat a tortömeeggel, azaz a torban fellelhető repülőizmok mennyiségével (Chai & Srygley 1990).

A relatív tortömeg a repülési teljesítmény jó indikátora lehet, bár egyéb testméret változók is szerepet játszhatnak, mint például a szárnyméret vagy a tor alakja (Marden & Chai, 1991; Roff, 1991; Wickman, 1992), ahogyan a potroh és tor aránya is lényeges. Egy viszonylag kisebb potrohtömeeggel rendelkező lepke jobban repül és manőverezik, mint nagyobb potrohtömegű fajtársa (Marden and Chai 1991). A hímek a nőstényekhez viszonyítva nagyobb mértékben fektetnek a torba (Wickman & Karlsson 1989).

A kor előrehaladtával a repülőizmok degradációja rovarok körében gyakori (Collatz & Wilp 1986), a korrall való tortömeg csökkenést lepkéknél pedig már többször is kimutatták (Karlsson, 1994, 1998). A bábozódást követően a kifejlett állat tömegét főleg a torizmokban és a potrohban tárolt szaporodásra szolgáló tartalékok alkotják (Boggs 1981, Karlsson 1987, Wickman & Karlsson 1989). Mivel a tor 85–95%-át repülőizmok teszik ki (Marden 1989) és mivel a nitrogén a tojásképzés szempontjából kritikus, így valószínű, hogy az erdei szemeslepke *Pararge aegeria* (Lepidoptera:Nymphalidae) és a *S. mormonia* idősebb nőstényei a tojástermelésre felhasználják forrásként repülőizmaikat is. Mivel a potroh tömege gyorsabb ütemben csökken a korrall, mint a toré, a relatív tortömeg nő (Karlsson 1994). A potrohtömeg csökkenését az életkorrall szabadon élő és fogságban tartott lepkéken egyaránt kimutatták (Karlsson 1987, Wickman & Karlsson 1987). Stjenholm et al. (2005) rámutattak, hogy a repülőizmok fő funkciója biztosítani a repüléshez szükséges erőt. A tortömegek és a repülési képességnek nem szükségszerűen kell korrelálnia: ha a tortömeg mellett a potrohtömeg szintén csökken a korrall, abban az esetben a relatív tortömeg változatlan maradhat. Karlsson (1994) úgy találta, hogy a repülési sebesség és a manőverezési képesség változatlan maradhat, vagy akár még javulhat is a kor előrehaladtával.

A repülőizmok fontos nitrogénforrásként szolgálnak több rovarrendben (Usherwood 1975), ezért nem meglepő, hogy a mérethez viszonyított korrall járó tortömeg csökkenés gyorsabbnak mutatkozott nőstényeknél, mint hímeknél (Karlsson 1998). Az egyik lehetséges magyarázat a nőstényeknél észlelt nagyobb csökkenésre, hogy az idősebb nőstények nagyobb

mértékben használják ki a torban rejlő forrásokat tojástermelésre. Minél tovább él egy nőstény, annál jobban fel tudja élni ezeket a forrásokat (Karlsson 1998). A tortömegnek tehát fontos reprodukcióbeli szerepe lehet. Mi több, Karlsson és Van Dyck (2005) úgy találta, hogy *P. aegeria* esetében bár mind a potroh, mint a tor száraz tömege szignifikánsan korrelált a nőstények által életük során lerakott tojások számával, a pusztulás utáni tortömeg mégis sokkal jobb prediktornak bizonyult.

Mindezekből az látszik, hogy a tor jó tápanyagtartalék, különösen a nőstények számára, de fontos, hogy a relatív tortömeg változatlan maradjon vagy növekedjen a repülőképesség megőrzése érdekében. Fontos továbbá, hogy minél tovább él egy lepke, annál jobban ki tudja használni a tor izmait, mint tápanyagtartalékot.

2.3. Az időjárás hatása

Az időjárás többféle módon gyakorolhat hatást a lepkékre. Olyan változók, mint a hőmérséklet, csapadék, vagy a napsugárzás az egyedek életének több szakaszát befolyásolhatják. Például a *Heodes virgaureae* (Lepidoptera:Lycaenidae) lepke esetében Douwes (1976) kimutatta, hogy az aktivitás nagyban függ a hőmérséklettől, a napsugárzástól és a szélereősségtől. Hűvöstől az egészen melegnek számító, de felhős időben a lepkék inaktívak voltak (Douwes 1976). A borús és szeles időjárás akadályozza a repülést és táplálkozást.

A lepkék számára a fő hőmérsékletszabályozó módszer a napozás (Clark et al. 1973). A táplálkozás, párzás, nektárnövény felkeresése és tojásrakás mind energiaigényes tevékenységek, amik előtt szükség lehet a napozásra (Kingsolver 1981). Mint sok más rovar, a nappali lepkék is a napenergiát hasznosítják, aminek segítségével megemelik a tor hőmérsékletét (Douglas 1977). A test és a szárnyak közvetlenül a napsugarakból kapják ezt az energiát (Miaoulis and Heilman 1998), aminek a lepkék akár 96%-át is képesek elnyelni, a szárnyat borító pikkelyek vastagságától függően (Miaoulis & Heilman 1998). A besugárzás hatására a testhőmérséklet a környezeti hőmérséklet fölé emelkedik (Douwes 1976), míg ha a szárnyak árnyékban vannak, a testhőmérséklet 30%-al csökken (Wasserthal 1975). A legtöbb hőt a szárnyaknak az az alig 1,5%-a biztosítja, ami a legközelebb van a testhez (Wasserthal 1975). *H. virgaureae* esetében az erős besugárzás kompenzálta az alacsony hőmérsékletet és fordítva (Douwes 1976).

Kingsolver (1983) *Colias* (Lepidoptera:Pieridae) fajoknál úgy találta, hogy a testhőmérséklet és ezen keresztül a repülési aktivitás is gyors ütemben reagál a meteorológiai változásokra. A befelhősödés az aktivitás hirtelen megszűnését okozza, különösen közepes és nagy tengerszint feletti magasságban. Továbbá a *C. maximus* lepke vizsgálata alapján úgy tűnik, hogy a szőrzetnek is fontos szerepe lehet a termoregulációban (Kingsolver & Moffat 1982).

A hőmérséklet egy kulcsfontosságú faktor a rovaroknál (Hoffmann et al., 2003; Sinclair et al., 2003). A fejlődés vagy az imágó élete alatt tapasztalt hőmérséklet erősen befolyásolhat több életmenet változót is, mint a testméret (Atkinson 1994; Partridge & French 1996; Chown & Gaston 1999), az utód mérete vagy a termékenység (Fox & Czesak 2000; Fischer et al. 2003a; Steigenga et al. 2005; Steigenga & Fischer 2007).

A növekvő hőmérséklettel a fejlődés általában felgyorsul lepkéknél (Atkinson 1994; Karl & Fischer 2008; Angilletta 2009), az élettartam (Karl & Fischer 2009; Karlsson & Wiklund 2005; Karlsson & Van Dyck 2005) és a testméret (Steigenga & Fischer 2009) azonban lecsökken. A csökkent méret egyik negatív hatása lehet például a diszperziós képesség romlása hímeknél (Davies & Saccheri 2013) vagy a termékenység romlása nőstényeknél (Courtney 1981). Ezt az összefüggést *Panolis flammea* (Lepidoptera: Noctuidae) esetében mind terepi, mind pedig laboratóriumi környezetben kimutatták (Leather 1984b, Leather et al. 1985). Barna tűzlepkénél *Lycaena tityrus* (Lepidoptera:Lycaenidae) az élettartam változott a populációk között, és ez a változás összefüggésben állt a hőmérséklettel, táplálással és az ivarral. Az élettartambeli különbség a két ivarnál kisebb volt alacsonyabb hőmérsékleten (20°C), míg magasabb hőmérsékleten a különbség markánsabb lett és a nőstények jóval hosszabb ideig éltek a hímeknél. Ezen felül a táplálékstressz hímekre nagyobb hatást gyakorolt, mint nőstényekre, ami azt sugallja, hogy a nőstények általában ellenállóbbak a stresszel szemben a hímeknél (Karl & Fischer 2009). Ennek a gyakorta fellelhető mintázatnak vélhetően köze van az anyagcsere ráta hőmérséklettel való emelkedéséhez (Finkler 2006).

A hőmérséklet a metabolizmus sebességére is hatással van, bár ez *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae) esetében függött az egyed genotípusától (Niitepõld 2009). A testtömeg pozitívan korrelált az anyagcsere-rátával a korábbi irodalommal (Chown & Nicolson 2004; Kleiber 1947; Schmidt-Nielsen 1984) egyetértésben. Mind a testtömeg, mind a potroh zsírszövetének mennyisége növekedett a magasabb hőmérséklettel Karl et al. (2011) *Bicyclus anynana* (Lepidoptera:Nymphalidae) lepkén végzett vizsgálata során, ami mögött

valószínűleg az áll, hogy magasabb hőmérsékleten nagyobb a táplálkozási aktivitás, ezen keresztül pedig a táplálékbevitel is (Karl & Fischer 2008).

A metamorfózis és a tojások kikelési aránya magasabbnak mutatkozott a *B. anynana* egyedeinél, azonban meg kell jegyezni, hogy mivel trópusi fajról van szó, már a kísérletben használt 20°C is alacsony hőmérsékleti stressz lehetett számukra (Steigenga & Fischer 2009). A *Shijimiaeoides divinus barine* (Lepidoptera:Lycaenidae) lepkefajnál már 20 °C fokon volt a legmagasabb a kelési arány, ez ennél magasabb hőmérsékletű kezelési csoportokban (30 °C és 35°C) pedig csupán 30% és 0% (Koda & Nakamura 2010).

Koda és Nakamura (2010) kísérletében a hőmérséklet emelkedésével mind a tojás, mind a lárva periódus rövidebbnek mutatkozott. Alacsonyabb hőmérsékleten a tojásméret és a báb tömeg is nagyobb volt (Fischer et al. 2006). A *B. anynana* fajnál a nagyobb tojásokat rakó nőstények kevesebb tojást is raktak (Steigenga & Fischer 2007), ez azonban valószínűleg nem egy forrás-allokációs csereviszony eredménye, hanem annak, hogy ismételten, a kísérletben használt 20 °C szuboptimális a meleghez szokott lepke számára és befolyásolja annak aktivitását, valamint a tojások érését (Ellers & Boggs 2004). Karlsson és Van Dyck (2005) vizsgálatában a *Pararge aegeria* (Lepidoptera:Nymphalidae) élettartam alatt lerakott tojásainak száma szintén csökkent a hőmérséklettel, azonban érdemes kiemelni, hogy a két különböző élőhely – erdei és mezőgazdasági terület – egyedei különböző mértékben reagáltak a magasabb, illetve alacsonyabb hőmérsékletre: alacsonyabb hőmérsékleten az erdei élőhelyhez tartozó lepkék, míg magasabb hőmérsékleten a mezőgazdasági élőhely lepkéi raktak több tojást.

Az átlag fejlődési idő közel a negyedére csökkent – 78,33 napról 21,07 napra – mikor a fejlődés 15 °C helyett 30 °C fokon zajlott *Lycaeides argyrognomon* (Lepidoptera: Lycaenidae) lepkénél (Koda & Nakamura 2012). Érdekes, hogy *B. anynana* esetében a bebábozódáskori tömegvesztés nagyobb volt alacsonyabb hőmérsékleten (Steigenga & Fischer 2009). Úgy tűnik, hogy a tömegvesztés potenciálisan a gyorsütemű fejlődés ára, és úgy találták, hogy *Lycaena* (Lepidoptera: Lycaenidae) fajoknál magasabb hőmérsékleten ez a veszteség is nagyobb (Fischer & Fiedler 2000; Fischer et al. 2004).

A hőmérséklet hatása akár generációkon átívelő is lehet. Steigenga és Fischer (2007) vizsgálatuk során kimutatták, hogy a szülői generáció által megtapasztalt hőmérséklet hatással van az utódok lárvális és bábban töltött fejlődési idejére, báb tömegére, lárvális növekedési rátájára, valamint a tojások méretére. Többnyire a szülőktől származó hatások az egyedek életének elején a legkifejezettebbek és a fejlődésükkel egy ütemben csökken az erejük

Mousseau & Dingle 1991; Crill et al. 1996; Wolf et al. 1998; McAdam et al. 2002; Sakwinska, 2004; Lindholm et al. 2006).

Mindezek alapján jól látszik, hogy a hőmérséklet erőteljes hatással van a lepkék minden fejlődési fázisára, azonban még nem esett szó a globális hatásokról. A fenológia egy kulcs indikátora a globális klímaváltozás egy adott fajra gyakorolt hatásának (Parmesan 2006). A lepkék kiváló modell szervezetek fenológiai vizsgálatoknál is a környezeti változásra adott gyors válaszuk miatt (Diamond et al. 2011; Illan et al. 2012; Roy & Sparks 2000; Westwood & Blair 2010). Különös módon a globális klímaváltozás egyes kutatások szerint nem, hogy ártana az ektoterm élőlényeknek, hanem még előnyös is számukra, mert közelebb hozza őket a fiziológiai optimumukhoz (Savage et al. 2004; Frazier et al. 2006; Kingsolver 2009).

Az eddigi vizsgálatok alapján a legtöbb faj esetében az elterjedési terület a pólusok fele (Parmesan et al. 2006), és nagyobb tengerszint feletti magasságra (Wilson et al. 2005) tolódott. Az első megjelenés dátuma korábbra tolódott 44-ből 32 faj esetében az Egyesült Királyságban (Diamond et al. 2011), mind a 17 vizsgált fajnál Spanyolországban (Stefanescu et al. 2003), és 23 fajból 16-nál Kaliforniában (Forister & Shapiro 2003). A korán és későn előjövő fajoknál megváltozott a megjelenés időpontja, de nem egyforma módon. A korán előbújó fajok vagy későbbre, vagy előbbre tolták a megjelenésüket, míg a későn megjelenő fajoknál általában előre tolódott az első megjelenés időpontja (Zografou 2015). Továbbá úgy tűnik, hogy azoknál a fajoknál, melyek korábban egy hosszabb periódusban voltak aktívak, csökkent a repülési időszak hossza, míg a régebben rövidebb periódusban aktív fajok repülési időszaka kitolódott (Zografou 2015). Ezek az ismeretek mind fontos implikációval bírnak az egyedi szaporodási sikert, a populáció perzisztenciáját és a közösség struktúráját illetően (Mollrt et al. 2008; Chuine 2010; Miller-Rushing et al. 2010), mint például a nektárnövény-beporzó kapcsolata (Thomson 2010).

Diamond és munkatársai (2011) úgy találták, hogy az előretolódás mértékében lévő változatosság mögött álló egyik faktor az évtrend változatossága. Davies (2019) kutatása rámutat, hogy a hőmérséklet a megjelenési időn túl hatással van a szárnyhosszra és a virágzás időpontjára is. Ez utóbbi esetében a periódus, amiben a hőmérséklet hatással van a tápnövény első virágzására csak részlegesen van átfedésben azzal a periódussal, ami a lepkére van hatással. Ez arra enged következtetni, hogy a tápnövény és lepke egymástól időben eltolódhat, hatást gyakorolva az előbbi elérhetőségére az utóbbi számára és ezáltal az évtrend változatosságára. Mutualista fajoknál ez az eltolódás különösen nagy fitnessz költséggel járhat

(Rafferty et al. 2015), mivel az imágó élettartama függ a nektárforrások elérhetőségétől (Cahenzli & Erhardt 2012; Murphy et al. 1983).

A globális klímaváltozás azonban az általános melegedésen túl gyakrabban jelentkező szélsőséges időjárással is együtt járhat. A hőmérséklet fluktuációjának toleranciája elsődleges fontossággal bír az egyes egyedek túlélésének szempontjából (Overgaard & Sorensen 2008). Ez különösen igaz egy olyan ember által befolyásolt korban, amikor a forró és száraz időszakok gyakorisága az előrejelzések szerint nőni fog, növelve a kiszáradás veszélyét (IPCC 2014).

Fischer et al. (2014) hőhullámokat szimulálva kívánták megnézni azok hatását a *B. anynana* lepke fejlődésére és testméretére. A WMO meghatározása szerint hőhullámnak számít az a periódus, amiben legalább 5 egymást követő napon a napi maximális hőmérséklet legalább 5 °C fokkal az átlagos napi maximum hőmérséklet fölött van. Eredményeik azt mutatják, hogy különösen alacsony relatív páratartalommal kombinálva ezek erős negatív hatást gyakoroltak mind a fejlődésre, mind a testtömegre, és ezt a hatást a lárvális fejlődés befejeztével kifejlett korokra is továbbvitték. Ennek egyik legszembetűnőbb példája a csökkent immunfunkció. Mindezekből arra a következtetésre jutottak, hogy a hőhullámok rontották az egyedek fitnessét és fejlődését még egy jó plaszticitással bíró és széles elterjedésű lepkefaj esetében is.

Az idő változékonysága akklimatizációs szempontból is fontos, ugyanis nem mindegy, hogy a különböző fejlődési időszakok és életszakaszok között mennyit változik a hőmérséklet. Az olyan egyedeknek, amelyek magasabb hőmérsékletre akklimatizálódtak, több időt vesz igénybe a hideg kómából való felépülés (Geister & Fischer 2007), ugyanakkor a túlélés nem volt lényegesen magasabb azoknál az egyedek, ahol a kísérleti és az akklimatizációs hőmérséklet megegyezett (Steigenga & Fischer 2009). Az extrém hőmérsékleti viszonyok azonban negatívan befolyásolták a túlélést, így Steigenga és Fischer (2009) kísérletének eredményei az optimális hőmérséklet hipotézist támogatják (Huey & Berrigan 1996; Huey et al. 1999; Wilson & Franklin 2002; Woods & Harrison 2002).

A víz hozzáférhetősége és a páratartalom komoly korlátot jelenthetnek egyes fajok elterjedésének szempontjából (Hadley 1994; Chown et al. 2011). A kis testméretük és nagy felület-térfogat arányuk miatt a szárazföldi rovarok különösen érzékenyek a kiszáradásra (Chown & Nicolson 2004; Chown et al. 2011). A levegő hőmérséklete és páratartalma ezáltal fontos faktorok, amik a rovarok túlélését befolyásolják (Chandler & Wright 1991; Mitra & Verma 1981).

A relatív páratartalomnak komoly limitáló hatása lehet a *B. anynana* lepke fejlődése esetében (Fisher et al. 2014). *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) legyeknél a magasabb relatív páratartalom nagyobb kikelési és bábból való kibújási sikerrel és rövidebb fejlődési idővel járt (Holmes et al. 2012). Álkérészek (Plecoptera: Gripopterygidae) esetében Collier és Smith (2000) úgy találta, hogy a túlélés magasabb hőmérsékletnél és alacsonyabb páratartalomnál csökkent. Ugyanakkor Steigenga és Fischer (2007) kísérletében az alacsonyabb páratartalom (50%) mellett tartott *B. anynana* lepkék hosszabb ideig éltek, mint magasabb páratartalom (90%) mellett tartott társaik. Ez viszont ellentmond annak, a más kutatások által alátámasztott feltételezésnek, hogy inkább az alacsony, mint a magas relatív páratartalom csökkenti az élettartamot (Pappas et al. 2008), különösen a tojás (Holmes et al. 2012) és a lárva (Wigglesworth 1984) időszakban tapasztalt alacsony páratartalom.

A páratartalom testtömegre gyakorolt hatásában lehet az egyedek között különbség, plaszticitás (Kleynhans et al. 2014), a hatásában lehet élőhely szerint különbség (Zografou 2015), és közvetve, a táplálék minőségén keresztül indirekt is hathat az egyedekre (Fisher et al. 2014).

2.4. Az élettartam és a természetvédelmi státusz kapcsolata

Az elterjedési terület mérete és széttagoltsága, a tápnövény specializáció mértéke, az áttelelő stádium vagy a mobilitási potenciál mind összefügghetnek a lepkefajok természetvédelmi státuszával, de az imágó élettartamát, mint lehetséges tényezőt csak a közelmúltban kezdték alaposabban vizsgálni. Egy nem olyan rég lezajlott vizsgálat (Bubová, Kulma, Vrabec & Nowicki 2016) az európai lepkéket vette górcső alá és kimutatta, hogy az IUCN által jegyzett vörös listás fajok imágói rövidebb élettartamúak, mint a kevésbé veszélyeztetett fajoké. Leginkább azonban az átlagos élettartam és a repülési időszak hosszának aránya, amit a populáció időbeli fragmentációjának neveztek, mutatott erős összefüggést a védettségi státusszal. Minél rövidebb a kifejlett lepke átlagos élettartama a repülési időszak hosszához képest, annál valószínűbbnek tűnik, hogy az adott faj valamelyik veszélyeztetett kategóriába esik.

Úgy látszik, hogy a rövidebb élettartam és az emiatt megnövekedett időbeli fragmentáció, kombinálva a protandriával – a hímek a nőstényeket megelőzve kelnek ki a bábból a repülési időszak során – csökkenti a potenciális szaporodó partner találásának esélyét, így pedig csökken az effektív populációméret és a populáció életképessége, főleg kisméretű populációk esetében (Bubová, Kulma, Vrabec & Nowicki 2016).

Az olyan hatások, mint a lárvális (Oberhauser 1997; Honěk 1993; Boggs & Ross 1993) vagy kifejezett korban fellépő (Cheng 1972; Karlsson & Wickman 1990) táplálékhiány, esetleg a magasabb hőmérséklet (Karl & Fischer 2009; Karlsson & Wiklund 2005; Leather et al. 1985) tovább súlyosbíthatják a problémát.

3. Célkitűzések

Az eddigiekből jól látszik, hogy a testméret-változók, az élettartam, a termékenység és az időjárás-változók közötti összefüggés egy igen sokrétű, több tényező által befolyásolt és nem leegyszerűsíthető kérdés, amiben még a közeli rokonfajoknál is nagy lehet a változatosság. Ezen összefüggések megismerésének komoly szerepe van nem csak egy faj, hanem az egyes populációk életképességének felmérésében.

Célunk, hogy a védett kis Apolló-lepkénél megismerjük az időjárás és az imágó testmérete, valamint élettartama között fennálló összefüggéseket, hogy egyéni minőségbecslést adjunk, ami alapján következtetni lehet a szaporodási sikerre, valamint, hogy képet kapjunk a populáció és a faj jövőjéről.

Sem a realizált termékenységet, sem a potenciális termékenységet nem áll lehetőségünkben mérni. A szabad természetben a tojásrakás csak ritkán figyelhető meg, laboratóriumban a szaporodási siker pedig várhatóan nem lesz azonos a természetes körülmények között megfigyelttel, és a potenciális siker méréséhez a nőstényeket el kellene pusztítani. Ehelyett a szaporodási sikert közvetve a túlélésen keresztül befolyásoló jól mérhető testméret és időjárás változókat keresünk. Ezért vizsgáljuk a testtömeg, torszélesség, szárny-, illetve pödörnyelv hossz, az időegység alatti testtömeg és torszélesség változás, valamint a hőmérséklet, relatív páratartalom, besugárzás és szélereősség kapcsolatát a túléléssel.

Vizsgáljuk, hogy (i) milyen kapcsolatban áll a túlélés a testtömeggel, torszélességgel, szárny-, illetve nyelvhosszal és az időegység alatti testtömeg és torszélesség változással. Szeretnénk tudni, hogy (ii) milyen jellegű kapcsolat áll fenn a különböző testméret-változók között, valamint, hogy van-e a két ivar, illetve a vizsgálati évek között különbség ebben a kapcsolatban. Lehetséges, hogy a nagyobb méretű egyedek, mivel több tartalékkal rendelkeznek, tovább élnek, de a két ivar eltérő stratégiája – a hímek szaporodási sikerért beáldozzák a vitalitást, míg a nőstényeknek előnyösebb, ha tovább élnek – miatt a hímeknél és nőstényeknél eltérő eredményeket várunk.

Továbbá szeretnénk megtudni, hogy (iii) a repülési időszak folyamán mérhető időjárási változók, mint a hőmérséklet, a relatív pártartalom, a napsugárzás vagy a szélereősség, milyen hatással vannak a túlélési, illetve fogási valószínűségekre.

4. Anyag és módszertan

4.1. A vizsgált faj

A kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne* Linnaeus, 1758), a pillangók családjába (Papilionidae) tartozik, Európától egészen Közép-Ázsiáig honos, Európában állományainak mérete azonban csökkenő tendenciát mutat. A kis Apolló déli és északi elterjedési határai is északabbra húzódtak a 20. sz. 2. felében. Ez az időjárás változók hatása vizsgálatának szükségességét indokolja (Parmesan et al. 1999). Ennek az erdős és gyepek területek nem megfelelő kezelése a fő oka (Luoto et al. 2001). Hazánkban a faj elsősorban a hegy- és dombvidékeken honos, olyan nyílt, füves helyeken, amelyek közelében bozotos, erdős területek is találhatóak (Ronkay 1997; Bálint et al. 2006). A nőtények keltikében (*Corydalis* spp.), a lárvális tápnövényben gazdag, hűvösebb, erdős-bokros területekre kb. 50–60 áttelelő tojást raknak, sokszor már amikor a növény föld feletti része nem látható (Bergström 2005). A hernyók tavasszal, kikelés után ezek hajtásaival táplálkoznak, de a tápnövény rövid élettartama miatt gyorsan kell fejlődniük (Valimaki & Itamies 2005). Az ebben az időszakban őket érő időjárási körülmények a kifejlett egyed táplálkozási sikerére, illetve testméretére is kihathatnak (Bergström 2005). A hernyók a megfelelő méret elérése után, vagy a további táplálék hiányában levelekbe csavarodva bebábozódnak (van Swaay et al. 2012). Magyarországon áprilistól júliusig a faj évenkénti egyetlen generációja repül (Bálint et al. 2006). Abundanciájuk nő az átlagos élőhelyfolt méretével és csökken a terület meredekségével és a szélerősséggel (Luoto et al. 2001). Az ivari dimorfizmus jól látható: a nőtények potrohán sárga pikkelysáv fut laterálisan, a hím szőrösebb (1. ábra). A faj IUCN Vörös listás, élőhelyeit a Berni egyezmény védi (van Swaay et al. 2010).



1. ábra: Nőtény (balra) és hím (jobbra) kis Apolló-lepke. Fotók: Kis J.

4.2. A vizsgálat helyszíne

A vizsgálatokat egy körülbelül 0,5 hektáros réten végeztük (Hegyesd, Tahitótfalu közelében, Visegrádi-hegység; 47°45'22.7"N, 19°2'53.4"E) 2016–2019 között. A réten sok virágos növényfaj megtalálható, helyenként bokrokkal, fákkal tarkított, ideális a kis Apolló-lepkék számára, mert a réten a kifejlett állat számára alkalmas nektár-növények vannak, a környező erdős részen pedig megtalálható a hernyó tápnövénye.

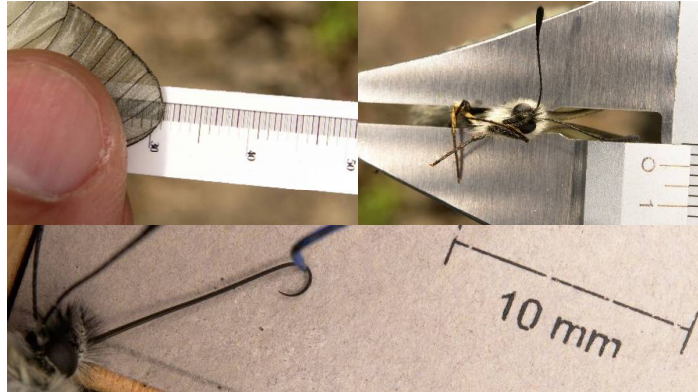
4.3. Jelölés-visszafogás

Mind a 4 évben egészen a repülési időszak kezdetétől a végéig jelen voltunk a vizsgálat helyszínén és minden nap megpróbáltuk megjelölni az összes még jelöletlen, a területen található kis Apolló-lepkét. A mérések végeztével a lepkék egyedi jelölést kaptak, ami egy szín- és egy számkódból állt. A számot a hátsó szárnyak ventrális oldalára alkoholos filccel írtuk, míg a 3–3 színes pöttyből álló színkódok az elülső szárnyak ventrális oldalának átlátszó csúcsi részére lettek felfestve lakkrost filc segítségével. A színkód mind a ventrális, mind a dorzális oldalról olvasható. A lepkét ezt követően elengedtük. A jelölés az egyed élete során nem kopik le – ha mégis, vagy a jelölést tartalmazó szárnyrész letört, a lepke jelölését felújítottuk. Az egyedeket távcsővel azonosítottuk. A rét napi többszöri bejárása közben feljegyeztük a látott egyedek színkódját, ivarát, viselkedését és egyéb, más vizsgálatok számára hasznos adatokat.

4.4. Mintavételi módszerek

A lepkék testtömegét 3-4 naponta mértük analitikai mérleggel (Mettler-Toledo, NewClassic MF JS303G, felbontás: 1 mg), a lepkéket egy fedett műanyag pohárba helyezve. Ez azt jelenti, hogy ezeken a napokon lehetőleg minden észlelt egyedet megfogtunk és megmértük a tömegét. A torsiélességet először az első befogáskor mértük majd szintén 3–4 naponta egy kézi tolómérő segítségével, minden alkalommal kétszer: a két mérést átlagoltuk. A szárnyhosszt az első befogáskor egy külön erre készített, fotópapírra kinyomtatott és mikroszkóp alatt méretre vágott, 0,2mm-es beosztású vonalzó segítségével a szárnytőtől a szárnycsúcsig mértük. A jobb és a bal elülső szárny átlagát tekintettük a szárnyhossznak. A nyelv hossz mérése szintén az első befogáskor történt. A lepke egy speciális kalodába került, ahol nem tudott mozogni, de nem is sérült meg, majd rovartüvel óvatosan kihúztuk a

pödörnyelvet. Az állatokról ezután makrofotók készültek, a méréseket ezekről a képekről végeztük (2. ábra). Az időjárás adatokat két, egész évben kint lévő, az árnyékban mérő, és kettő a repülési időszakban a napra kihelyezett meteorológiai logger (marka, gyártmány, típus) szolgáltatta.



2. ábra: Szárnyhossz mérés (felül balra), torzélesség-mérés (felül jobbra) nyelv hossz mérés (alul). Fotók: Kis J.

4.5. Adatelemzés

A korrelációs vizsgálatokhoz az elemzéseket R 3.5.3. statisztikai programmal végeztük (R Core Team 2017). A korrelációs számításra Pearson-féle korrelációs vizsgálatot alkalmaztunk, többszörös összehasonlításokra a p-értéket Holm módszerrel korrigáltuk.

A túlélés elemzésekhez a lepkék jelölés-visszalátás adatsorai alapján egyedi fogástörténeteket készítettünk, ahol az 1-es érték az adott lepke adott napon való detektálását, míg a 0 az észlelésének hiányát jelölte. Ez utóbbi esetben a lepke vagy nem volt jelen azon a napon a populációban vagy jelen volt, de nem sikerült észlelni. A 2016-os évben a repülési időszak – az első megjelölt lepkétől az utolsó lepke utolsó észleléséig eltelt időszak – április 22-től június 3-ig tartott, míg 2017-ben április 23-től május 29-ig, 2018-ban április 29-től május 22-ig, 2019-ben pedig április 21-től június 4-ig tartott. Minden olyan napon volt mintavétel, amikor az időjárás azt lehetővé tette, reggel 9-től este 6-ig. A mintavétel intenzitása függött az aznapi időjárástól, a szezon előrehaladottságától, a mintavételezők számától és azok tapasztaltságától is, így az észlelt lepkék számában a napok között eltérés mutatkozott. Azokat a napokat, amelyeken csak nagyon kevés lepkét sikerült megfogni vagy megfigyelni (1–3 lepke), kihagytuk az elemzésekből a modellek jobb illeszkedése végett. 2016-ban 193, 2017-ben 189, 2018-ban 271, 2019-ben pedig 205 lepke egyed mérési adatait használtuk fel.

Az előzetes vizsgálatokat követően a hímek és nőstények elemzését szétválasztottuk, majd a fogástörténetekhez hozzáadtuk az egyedi kovariánsokat (torszélesség, testtömeg, szárny-, és nyelvhossz, illetve időegység alatti testtömeg és torszélesség változás). Az egyes testméretváltozók kapcsolatát a túléléssel külön modellekben elemeztük. A kezdeti testtömegnek, torszélességnek, szárny-, illetve nyelvhossznak azt az értéket vettük, amelyik az első mérési adat volt arra az egyedre nézve, és maximum az első befogását követően 3 napon belül felvételre került. Ilyen érték hiányában az egyedet kihagytuk az elemzésekből. Az időegység alatti testtömeg és torszélesség változás számításakor azok az egyedek kerülhettek be az elemzésbe, amelyeknek az első és az utolsó mérése között legalább három nap telt el. A napi változást úgy kaptuk meg, hogy az első mérési adatból kivontuk az utolsó mérési adatot, majd ezt leosztottuk az eltelt napok számával és az első mérési adattal, így standardizálva a kapott értéket a kezdeti testtömegre, illetve torszélességre. A kovariánsok mellett azok négyzetét is bevettük a modellekbe, hogy a lineáris kapcsolat mellett teszteljük az esetleges kvadratis hatást is. Minden kovariánsra külön elemzést végeztünk, így az elemzésekben résztvevő egyedek nem tökéletesen egyeznek meg, mivel nem minden egyedről volt meg az összes morfológiai mérés.

Az időjárás adatokat nappali (9–18 óra) és éjszakai (18–9 óra) időszakokra bontottuk szét a lepkék aktivitása szerint. Az adatok közül hőmérséklet, relatív páratartalom és besugárzás esetében a napi mediánt (50 percentilis), valamint a napi 10 és 90 percentiliseket választottuk ki elemzésre. Szélerősség esetében csak a 90 percentilist néztük, mert feltételeztük, hogy csak a erős szélnek van számottevő hatása a túlélésre és mert a medián gyakran nulla közelében volt. Az időjárás változókat külön táblázatban készítettük elő az elemzésekhez, majd ezeket a kész fogástörténetekhez R segítségével illesztettük. A hiányzó napokat a fogási valószínűséghez illesztett táblánál töröltük, míg a túlélési valószínűségnél – mivel kíváncsiak voltunk a kieső, rossz időjárási viszonyokkal jellemezhető napok túlélésre gyakorolt hatására – a kieső napok időjárását átlagoltuk.

Az így készült fogástörténetekre illesztettünk Cormack-Jolly-Seber (CJS) modellt, amit nyílt populáció és élve történő visszalátás esetén szokás alkalmazni. Az elemzésekhez MARK 8.2 szoftvert (White & Burnham 1999) és az R statisztikai program RMark csomagját használtuk (Laake 2013).

A modellszelekció az Akaike-féle információs kritérium alapján történt (Burnham & Anderson 2002), az illeszkedést GOF-tesztekkel ellenőriztük. A CJS modell feltétele, hogy minden jelölt egyednek a populációban egy adott időpontban ugyanakkora legyen a fogási

valószínűsége, valamint hogy minden jelölt egyed ugyanakkora valószínűséggel éljen túl a következő időpontig, függetlenül a jelölés időpontjától. A modell a mintavételek – jelen esetben napok – közötti intervallumokra ad túlélési, illetve a mintavételi alkalmakra fogási valószínűség becslést. A túlélés csak látszólagos, mivel nyílt populációs modellnél nem tudunk különbséget tenni az elvándorlás és elhalálozás között, az utolsó intervallum esetében pedig nem tud a modell független túlélési és fogási valószínűséget adni, mivel nem tudjuk, hogy az egyed elpusztult vagy csak nem tudtuk megfogni az utolsó időpontban.

Esetünkben mind a túlélési (Φ), mind a fogási (p) valószínűség függhet az időtől (normál időfüggés= t ; monoton időfüggés= T), az egyed korától (normál korfüggés= kor ; monoton korfüggés= Kor), a kovariánstól (szárnyhossz= $szárny$; nyelv hossz= $nyelv$ torsiélesség= tor ; testtömeg= $tömeg$; időegység alatti testtömeg és torsiélesség változás= $ráta$) és a különféle időjárás változóktól (hőmérséklet, relatív páratartalom, besugárzás és szélerősség percentilisek: 10 percentilis=10pct; 50 percentilis=50pct; 90 percentilis=90pct). Néztünk additív – például ' \sim idő+szárny' – és interakciós – például ' \sim idő*szárny' – modelleket is. Additív modell esetében az egyedi kovariáns minden mintavételi alkalommal ugyanúgy hat a túlélésre/visszafogási valószínűségekre, de az y -tengely metszet minden időpontban más, míg interakciós modellnél a túlélési vagy fogási valószínűséget a két tag interakciója is befolyásolja. Az ivarfüggést az előzetes vizsgálatokban megállapítottuk, mind a túlélési, mind a fogási valószínűségekre nézve, ezért a modellek egyszerűsítése végett a két ivart külön elemeztük.

5. Eredmények

5.1. Túlélésbecslés

Mind a négy évre vonatkozólag előzetes vizsgálatokat folytattunk, aminek során megkerestük a legjobb modelleket az egyedi kovariánsok nélkül, a kevés visszalátással bíró mintavételi napokat kihagytuk, vagy összevontuk, valamint GOF tesztet futtattunk az illeszkedés ellenőrzésére. A 'RELEASE' GOF teszt esetében az alkalmankénti mintaelemszám kevésnek bizonyult ahhoz, hogy arra a teszt kielégítő becslést tudjon adni, de tendenciózus eltérés nem mutatkozott. Az illeszkedés a többi teszt esetében jónak bizonyult.

A legjobb modellek szerint a túlélés időben változott a repülési időszak során. Mivel a fogott egyedek száma nagyon ingadozott a repülési időszak folyamán, ezért a modellek sok mintavételi intervallumra nem tudták megbecsülni a túlélést, de szezonálisan csökkenő tendencia így is kirajzolódott. A visszafogási valószínűség becslésénél megbízhatóbbak az eredmények, bár abban is erős időbeli ingadozás mutatkozott.

Mindegyik évben a legjobb modell ivar- és időfüggő volt. Ez alapján a későbbi elemzések megkönnyítése céljából szétválasztottuk a két ivart, és azokat külön elemeztük tovább.

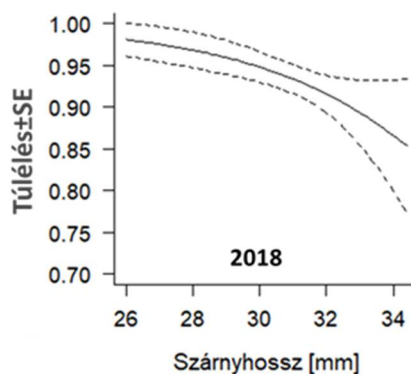
A kovariánsok bevételeivel végzett elemzéseknél lefuttattuk valamennyi lehetséges modellt, mint például a kohortot tartalmazó modelleket, de mivel ezek mindig hátrасorolódtak, így a későbbiekben már nem fogom ezeket megemlíteni.

5.1.1. Szárnyhossz és túlélés kapcsolata

1. táblázat: A szárnyhossz kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél 2016-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny} + \text{szárny}^2)$	1506,066	0,000	0,28	1438,027
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1506,845	0,779	0,19	1043,788
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny})$	1507,654	1,588	0,13	1441,868
2017	$\phi(\sim t + \text{szárny}) p(\sim t)$	1297,911	0,000	0,21	1160,324
	$\phi(\sim t + \text{szárny} + \text{szárny}^2) p(\sim t)$	1298,467	0,556	0,16	1158,495
	$\phi(\sim t + \text{szárny}) p(\sim t + \text{szárny})$	1299,324	1,412	0,10	1159,352
2018	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1484,000	0,000	0,15	734,050
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny} + \text{szárny}^2)$	1484,094	0,093	0,14	1434,401
	$\phi(\sim T * \text{szárny}) p(\sim t)$	1484,319	0,319	0,13	1434,626
2019	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny})$	1666,129	0,000	0,25	1599,112
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny} + \text{szárny}^2)$	1666,666	0,536	0,19	1597,455
	$\phi(\sim T + \text{szárny} + \text{szárny}^2) p(\sim t + \text{szárny})$	1667,906	1,776	0,10	1596,596

Hímek esetében a szárnyhossz nem mindig szerepelt a legjobb modellek között – 2016-ban a túlélés csak időfüggő volt – az idő viszont igen. 2017 kivételével, ahol a legjobb modellek mind normál időfüggőek voltak – minden alkalomhoz külön túlélés becslést ad a modell – a többi évben a monoton időfüggő modellek bizonyultak a legjobbnak. Szárnyhossz nélküli monoton időfüggésnél a túlélés a repülési időszak előrehaladtával csökkent (1. táblázat). A szárnyhossz túlélésre gyakorolt hatása az évek között változott. 2017-ben enyhe pozitív hatása volt, míg 2018-ban egy erősebb negatív, 2019-ben pedig ismét egy enyhe pozitív (3. ábra).

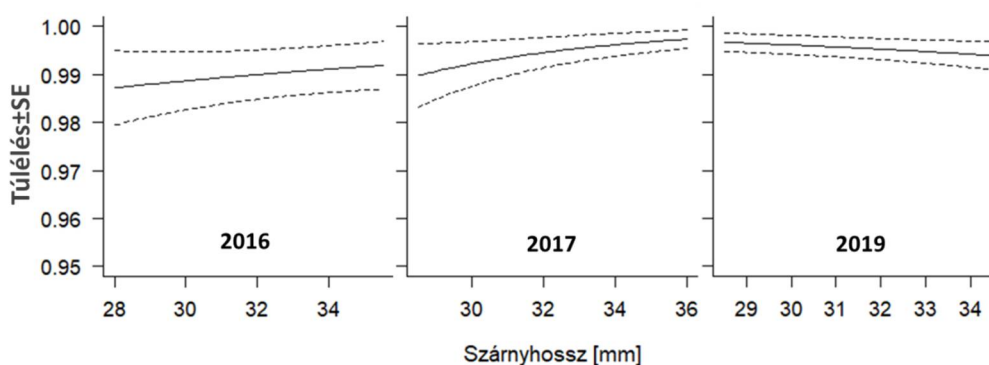


3. ábra: A túlélés és szárnyhossz kapcsolata hímeknél±SE

2. táblázat: A szárnyhossz kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel nőstényeknél 2016-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1159,456	0,000	0,39	846,231
	$\phi(\sim T + \text{szárny}) p(\sim t)$	1161,336	1,879	0,15	1100,276
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny})$	1161,366	1,909	0,15	1100,307
2017	$\phi(\sim T + \text{szárny}) p(\sim t)$	1011,305	0,000	0,26	957,067
	$\phi(\sim T * \text{szárny}) p(\sim t)$	1012,083	0,778	0,18	945,553
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1012,575	1,269	0,14	681,393
2018	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1159,665	0,000	0,38	678,807
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny} + \text{szárny}^2)$	1161,774	2,108	0,13	1108,298
	$\phi(\sim T) p(\sim t + \text{szárny})$	1161,784	2,118	0,13	1110,584
2019	$\phi(\sim T + \text{szárny} + \text{szárny}^2) p(\sim t)$	1082,467	0,000	0,26	1011,378
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1083,149	0,682	0,18	775,083
	$\phi(\sim T + \text{szárny} + \text{szárny}^2) p(\sim t + \text{szárny})$	1083,928	1,461	0,12	1010,518

A nőstények esetében csak úgy, mint a hímeknél, a szárnyhossz nem szerepelt minden évben a legjobb modellek között, viszont velük ellentétben az időfüggés itt mindig monotonnak adódott (2. táblázat). A szárnyhossznak 2016-ban és 2017-ben enyhe pozitív hatása volt, míg 2019-ben enyhe negatív (4. ábra).



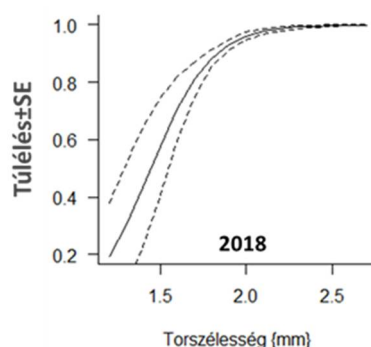
4. ábra: A túlélés és szárnyhossz kapcsolata nőstényeknél \pm SE

5.1.2. Torszélesség és túlélés kapcsolata

3. táblázat: A torszélesség kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél 2016-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1527,987	0,000	0,29	1064,725
	$\phi(\sim T + tor) p(\sim t)$	1528,701	0,714	0,20	1480,701
	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t)$	1529,806	1,818	0,15	1459,548
2017	$\phi(\sim t) p(\sim t)$	1299,689	0,000	0,46	841,755
	$\phi(\sim t) p(\sim t + tor)$	1299,852	1,163	0,25	1162,249
	$\phi(\sim t) p(\sim t + tor + tor^2)$	1302,149	3,460	0,08	1162,160
2018	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t)$	1483,405	0,000	0,64	1433,722
	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t + tor)$	1485,548	2,142	0,22	1433,722
	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t + tor + tor^2)$	1487,270	3,865	0,09	1433,295
2019	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor)$	1684,589	0,000	0,17	1617,580
	$\phi(\sim T + tor) p(\sim t + tor)$	1684,845	0,255	0,15	1615,643
	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor + tor^2)$	1684,989	0,399	0,14	1615,788

A szárnyhosszhoz hasonlóan a torszélesség sem szerepelt minden évben a legjobb modellek között hímeknél, 2017-ben pedig a másik három évvel ellentétben az időfüggés nem monoton volt (3. táblázat). 2016-ban a torszélesség hatása enyhén negatív volt, tehát a szélesebb torú egyedeknek valamivel alacsonyabb volt a túlélési valószínűsége. 2017-ben a torszélesség nem szerepelt a legjobb modellek között 2018-ban viszont a változó markáns pozitív hatással bírt a túlélésre. A két változó interakciója negatív volt. 2019-ben a változó hatása ismét enyhén negatívnak mutatkozott (5. ábra).

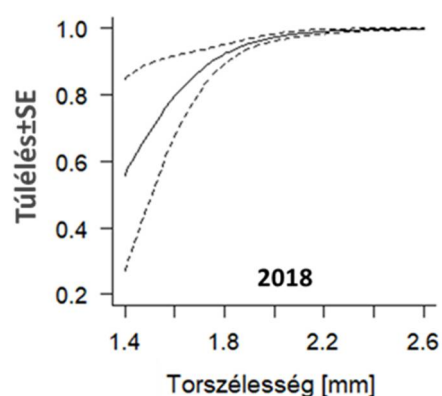


5. ábra: A túlélés és torszélesség kapcsolata hímeknél \pm SE

4. táblázat: A torszélesség kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel nőstényeknél 2016-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor)$	1171,268	0,000	0,35	1110,255
	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor + tor^2)$	1173,180	1,911	0,13	1109,792
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1173,477	2,208	0,11	853,793
2017	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor)$	1011,719	0,000	0,30	947,482
	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor + tor^2)$	1012,681	0,961	0,18	946,151
	$\phi(\sim T + tor) p(\sim t + tor)$	1013,672	1,953	0,11	947,142
2018	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t + tor + tor^2)$	1152,604	0,000	0,23	1094,539
	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t + tor)$	1152,606	0,002	0,23	1096,841
	$\phi(\sim T * tor) p(\sim t)$	1154,401	1,797	0,09	1100,925
2019	$\phi(\sim T) p(\sim t + tor + tor^2)$	1099,703	0,000	0,37	1028,659
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1101,607	1,904	0,14	788,175
	$\phi(\sim T + tor) p(\sim t + tor + tor^2)$	1101,949	2,246	0,12	1028,588

A torszélesség a nőstények esetében sem szerepel minden évben a legjobb modellek közt (4. táblázat), csak 2017-ben és 2018-ban. 2017-ben egy enyhe pozitív hatással van a túlélésre, a szélesebb torú egyedek valamivel tovább élnek. 2018-ban viszont a hímekhez hasonlóan az idő előrehaladtával és a nagyobb torral a túlélés nőtt a két változó interakciója viszont itt is negatív volt (6. ábra).



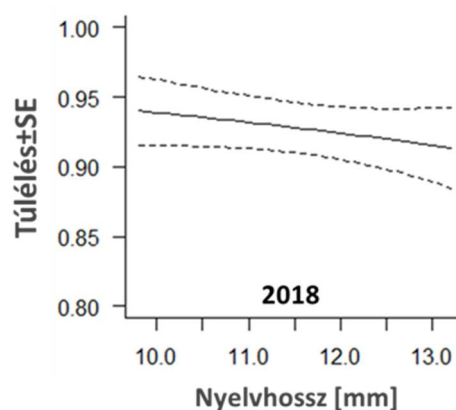
6. ábra: A túlélés és torszélesség kapcsolata nőstényeknél±SE

5.1.3. Nyelvhossz és túlélés kapcsolata

5. táblázat: A nyelvhossz kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél 2016-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1522,929	0,000	0,56	1452,679
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1525,115	2,185	0,19	1452,599
	$\phi(\sim T + nyelv + nyelv^2) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1526,124	3,194	0,11	1451,333
2017	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1315,135	0,000	0,24	936,698
	$\phi(\sim T + nyelv + nyelv^2) p(\sim t)$	1316,021	0,886	0,15	1238,158
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv)$	1316,108	0,973	0,15	1240,453
2018	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1483,018	0,000	0,38	1433,328
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1484,730	1,712	0,16	1432,897
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv)$	1485,098	2,079	0,13	1437,545
2019	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1690,260	0,000	0,27	1621,063
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1690,667	0,407	0,22	1619,272
	$\phi(\sim T * nyelv) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1691,575	1,315	0,14	1617,975

A nyelvhossz 2016-ban nem szerepelt a legjobb modellek között a többi évben viszont igen, Az időfüggés mindig fennállt, mindig monoton volt és a túlélés mindig csökkent az idővel (5. táblázat). 2017-ben a változónak enyhe pozitív hatása volt, míg 2018-ban valamivel erősebb negatív összefüggés volt, tehát a hosszabb nyelvű egyedek rövidebb ideig éltek. 2019-ben az előző évhez hasonlóan szintén negatív volt a kapcsolat (7.ábra).

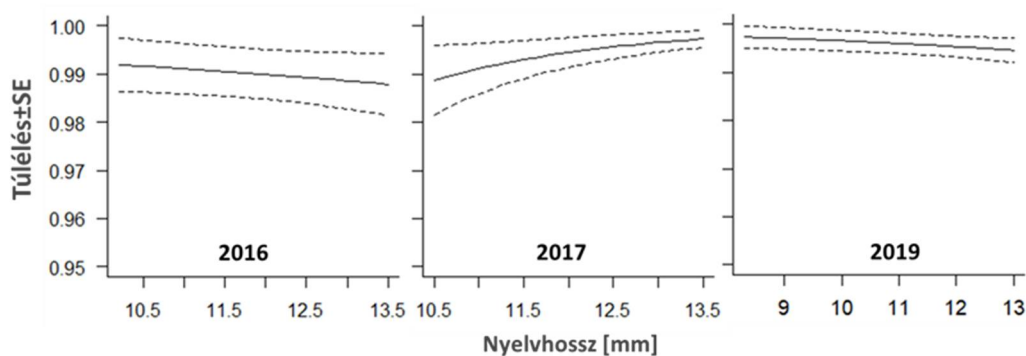


7.ábra: A túlélés és nyelvhossz kapcsolata hímeknél±SE

6. táblázat: A nyelv hossz kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel nőstényeknél 2016-ban. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2016	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1167,589	0,000	0,42	850,678
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t)$	1169,556	1,970	0,16	1108,512
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv)$	1169,840	2,254	0,15	1108,796
2017	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t)$	1004,193	0,000	0,20	937,704
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t + nyelv)$	1004,605	0,411	0,17	935,815
	$\phi(\sim T * nyelv) p(\sim t)$	1005,498	1,304	0,11	936,709
2018	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1159,665	0,000	0,26	678,807
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv)$	1159,766	0,100	0,24	1108,566
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv + nyelv^2)$	1161,050	1,384	0,13	1107,574
2019	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1098,693	0,000	0,30	785,251
	$\phi(\sim T) p(\sim t + nyelv)$	1100,179	1,485	0,14	1031,433
	$\phi(\sim T + nyelv) p(\sim t)$	1100,243	1,549	0,14	1031,597

A nyelv hossz a nőstényeknél sem szerepelt minden évben a legjobb modellek között, de a monoton időfüggés igen (6. táblázat). A nyelv hossz hatása 2016-ban és 2019-ben enyhén negatív volt, 2017-ben viszont enyhén pozitív; a nagyobb nyelv hosszal valamelyest hosszabb túlélés párosult. A két ivar e változó esetében sem viselkedett egyformán (8. ábra).



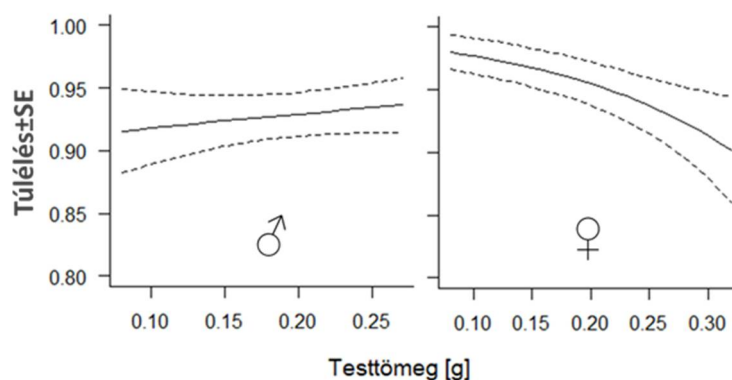
8. ábra: A túlélés és nyelv hossz kapcsolata nőstényeknél \pm SE

5.1.4. Testtömeg és túlélés kapcsolata

7. táblázat: A testtömeg kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel 2018-ban és 2019-ben. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2018♂	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1491,114	0,000	0,25	732,889
	$\phi(\sim T) p(\sim t + tömeg)$	1491,391	0,276	0,22	1443,844
	$\phi(\sim T + tömeg) p(\sim t)$	1492,988	1,872	0,09	1445,442
2019♂	$\phi(\sim T + tömeg) p(\sim t + tömeg + tömeg^2)$	1675,067	0,000	0,27	1603,667
	$\phi(\sim T + tömeg) p(\sim t + tömeg)$	1676,016	0,948	0,17	1606,815
	$\phi(\sim T + tömeg + tömeg^2) p(\sim t + tömeg + tömeg^2)$	1676,619	1,551	0,13	1603,014
2018♀	$\phi(\sim T + tömeg) p(\sim t)$	1158,277	0,000	0,30	1107,077
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1159,665	1,388	0,15	678,807
	$\phi(\sim T * tömeg) p(\sim t)$	1159,706	1,428	0,14	1106,230
2019♀	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1098,683	0,000	0,38	785,251
	$\phi(\sim T + tömeg) p(\sim t)$	1100,302	1,608	0,17	1031,556
	$\phi(\sim T) p(\sim t + tömeg)$	1100,780	2,087	0,13	1032,034

A kezdeti testtömeg mindkét ivarnál mindkét vizsgálati évben szerepelt a legjobb modellek között (7. táblázat). Hímeknél a hatás 2018-ban enyhén pozitív volt még 2019-ben enyhén negatív, így a két évben pont ellentétes volt a hatás (9. ábra). Nőstényeknél a hatás mindkét évben negatívnak adódott, de 2018-ban sokkal markánsabb volt, mint 2019-ben (9. ábra).



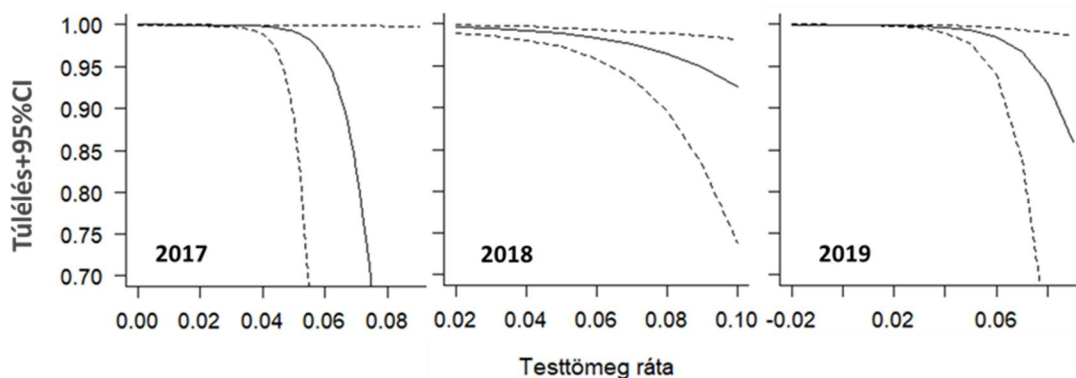
9. ábra: A túlélés és testtömeg kapcsolata hímeknél (balra) és nőstényeknél (jobbra)±SE

5.1.5. Testtömeg csökkenés és túlélés kapcsolata

8. táblázat: A testtömeg változás kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T + \text{ráta}) p(\sim t)$	818,971	0,000	0,26	748,800
	$\phi(\sim T * \text{ráta}) p(\sim t)$	819,360	0,189	0,21	746,928
	$\phi(\sim T + \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta})$	820,377	1,405	0,13	747,945
2018	$\phi(\sim \text{Kor} + \text{ráta}) p(\sim t)$	731,319	0,000	0,17	682,855
	$\phi(\sim \text{Kor} * \text{ráta}) p(\sim t)$	731,896	0,577	0,13	681,212
	$\phi(\sim T * \text{ráta}) p(\sim t)$	732,234	0,914	0,11	681,549
2019	$\phi(\sim T * \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1334,012	0,000	0,74	1262,179
	$\phi(\sim T + \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1337,798	3,785	0,11	1268,190
	$\phi(\sim T + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1339,227	5,214	0,05	1267,394

Az időegység alatti testtömeg változás hímeknél mindhárom vizsgálati évben szerepelt a legjobb modellek között, 2017-ben és 2019-ben monoton időfüggéssel, 2018-ban pedig az egyedek korával társítva (8. táblázat). Mindenképp meg kell itt említenünk, hogy az időegység alatti testtömeg változáshoz egy egyedről legalább két mérésre volt szükségünk, ezért csak kevesebb lepke kerülhetett bele az elemzéseinkbe. Ez mindenképp befolyásolta a modellszelekciót. A nagyobb időegység alatti fogyás mindig alacsonyabb túléléssel párosult. A gyorsabban fogyó egyedek rövidebb ideig éltek (10. ábra).



10. ábra: A túlélés és időegység alatti testtömeg változás kapcsolata hímeknél \pm SE

9. táblázat: A testtömeg változás kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel nőstényeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t)$	623,866	0,000	0,35	557,827
	$\phi(\sim T + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	625,006	1,139	0,19	554,104
	$\phi(\sim T + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta})$	625,427	1,560	0,16	556,965
2018	$\phi(\sim \text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	712,909	0,000	0,34	652,503
	$\phi(\sim \text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t)$	713,007	0,097	0,32	657,545
	$\phi(\sim \text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta})$	714,199	1,289	0,18	656,275
2019	$\phi(\sim T * \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	952,768	0,000	0,43	878,876
	$\phi(\sim T + \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	954,117	1,349	0,22	882,576
	$\phi(\sim T + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	954,387	1,619	0,19	878,134

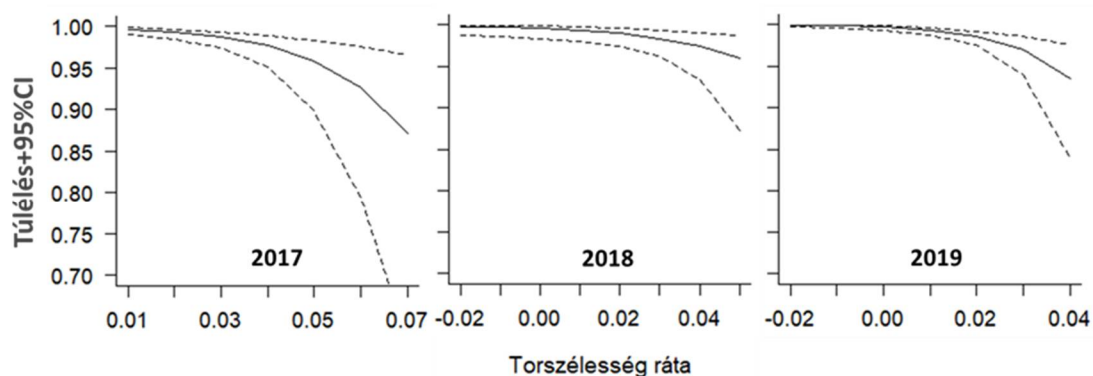
A nőstényeknél az eredmények hasonlóak voltak. Itt is 2018-ban az egyedek korától függött leginkább a túlélés, míg a másik két évben inkább az időtől. Az időegység alatti testtömeg változás itt is minden évben szerepelt a legjobb modellek között (9. táblázat), hatása pedig most is minden alkalommal negatívnak adódott, tehát a gyorsabban fogyó egyedeknek rövidebb volt az élettartama.

5.1.6. Torszélesség változás és túlélés kapcsolata

10. táblázat: A torszélesség változás kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta}) p(\sim t)$	1024,683	0,000	0,31	955,057
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1024,749	0,066	0,30	950,665
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta})$	1026,362	1,679	0,13	954,511
2018	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	760,634	0,000	0,54	705,702
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t)$	762,379	1,745	0,23	711,884
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta})$	764,203	3,569	0,09	711,495
2019	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta}) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1312,893	0,000	0,66	1243,227
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta} + \text{ráta}^2) p(\sim t + \text{ráta} + \text{ráta}^2)$	1314,251	1,357	0,34	1242,356
	$\phi(\sim\text{Kor} + \text{ráta}) p(\sim t)$	1340,357	27,46	0,00	1275,126

Az időegység alatti torszélesség változás csak úgy, mint a testtömeg változás minden évben szerepel a legjobb modellek között hímeknél. Itt viszont az utóbbival ellentétben a túlélés a torszélesség fogyása mellett mindig az egyedek korától függött (10. táblázat). A torszélesség változásmérés is visszamérésen alapul, így itt is kevesebb lepkével dolgoztunk, mint az előző testméret változóknál. A gyorsabban fogyó egyedek itt is mindig rövidebb ideig éltek (12. ábra).

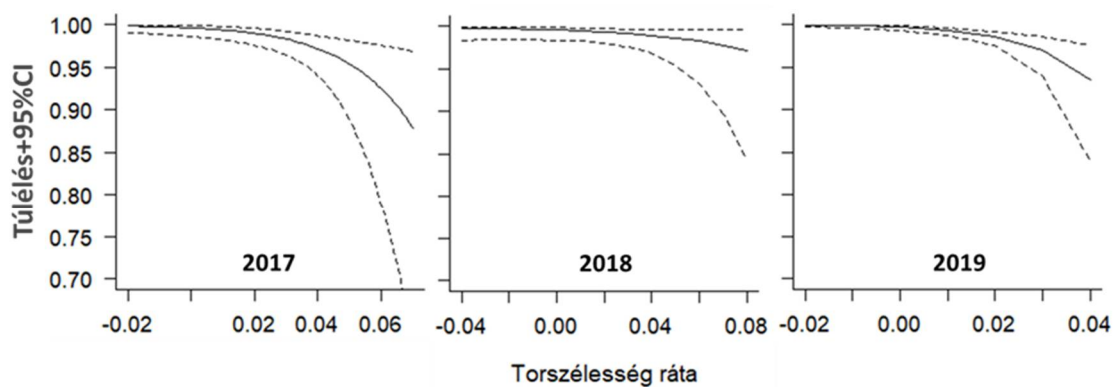


12. ábra: A túlélés és időegység alatti torszélesség változás kapcsolata hímeknél \pm SE

11. . táblázat: A torszélesség változás kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel nőstényeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t)$	824,468	0,000	0,24	754,714
	$\phi(\sim T + ráta + ráta^2) p(\sim t)$	824,674	0,204	0,22	754,919
	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t + ráta)$	825,518	1,049	0,14	753,387
2018	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t)$	785,128	0,000	0,52	730,090
	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t + ráta)$	786,034	0,905	0,33	728,571
	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t + ráta + ráta^2)$	788,475	3,346	0,10	728,569
2019	$\phi(\sim Kor + ráta) p(\sim t)$	936,877	0,000	0,49	867,597
	$\phi(\sim Kor + ráta) p(\sim t + ráta)$	939,053	2,176	0,16	867,429
	$\phi(\sim Kor + ráta + ráta^2) p(\sim t + ráta)$	939,149	2,272	0,15	867,525

Nőstényeknél a hímekhez hasonlóan a legjobb modellek legnagyobb részt kor és torszélesség változás függőek, 2017-ben a monoton időfüggős viszont hasonlóan jó volt (11. táblázat). A nagyobb időegység alatti torszélesség fogyás nőstényeknél is rövidebb élettartammal párosult (13. ábra).



13.ábra: A túlélés és időegység alatti torszélesség változás kapcsolata nőstényeknél \pm SE

5.2. Korrelációs vizsgálatok

12. táblázat: Testméret-változók közötti Pearson korrelációs együtthatók. A dőlttel szedett érték statisztikailag NEM szignifikáns kapcsolatot jelöl.

	2016		2017		2018		2019	
	Nőstény	Hím	Nőstény	Hím	Nőstény	Hím	Nőstény	Hím
tor~szárny	0,414	0,249	0,310	0,304	0,291	0,369	0,533	0,515
tor~nyelv	0,552	0,328	0,422	0,238	0,222	0,376	0,514	0,592
szárny~nyelv	0,767	0,703	0,751	0,645	0,680	0,670	0,662	0,659
tömeg~szárny	-	-	-	-	0,454	0,310	0,524	0,452
tömeg~nyelv	-	-	-	-	0,437	0,235	0,543	0,475
tömeg~tor	-	-	-	-	0,485	0,106	0,648	0,490
Δtömeg~tömeg	-	-	-	-	0,324	0,342	-0,049	0,588
Δtor~tömeg	-	-	-	-	-0,016	-0,139	-0,210	-0,172
Δtor~tor	-	-	0,415	0,236	0,603	0,308	0,075	0,296
Δtömeg~tor	-	-	-0,258	-0,297	0,006	0,010	-0,207	0,038
Δtömeg~Δtor	-	-	-0,241	0,072	0,066	0,480	0,314	-0,079

A 2016-os és 2019-es években az egyedenkénti torsiélesség, nyelv- és szárnyhossz adatokat egy táblázatban egyesítettük és korrelációt számoltunk páronként a változók között. A 2018-as, 2019-es években ezekhez még csatlakozott a testtömeg, 2017-től 2019-ig pedig az időegység alatti testtömeg és torsiélesség fogyás.

A szárnyhossz és a torsiélesség, valamint a nyelvhossz és a torsiélesség gyengén és közepesen korrelált egymással az évek során. A nőstényeknél a korreláció általában erősebb volt, mint hímeknél az előbbi esetében, kivéve 2018-ban. A szárny-, és nyelvhossz között mindig közepes vagy erős korreláció állt fent, a nőstényeknél mindig valamivel erősebben. A testtömeg a másik három egyszeri méréses változóval mindig gyengén vagy közepesen korrelált, és a nőstényeknél a korreláció itt mindig erősebbnek adódott, mint hímeknél.

Az időegység alatti testtömeg és torsiélesség változás esetében a korrelációs vizsgálatok csak ritkán bizonyultak szignifikánsnak, lehetséges, hogy a kisebb mintaelemszám miatt. A többi változó esetében minden korrigált p-érték a 0,05 szignifikancia szint alatt volt, kivéve 2018-ban, a hímek esetében vizsgált kezdeti testtömeg és torsiélesség közötti korreláció esetében (12. táblázat).

5.3. Az időjárás és túlélés kapcsolata

5.3.1. A hőmérséklet és túlélés kapcsolata

13. táblázat: A hőmérséklet kapcsolata a túléléssel hímeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T * \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1301,633	0,000	0,49	921,786
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1305,964	1,331	0,25	923,117
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1307,417	2,784	0,12	924,571
2018	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1486,517	0,000	0,15	728,481
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1486,549	0,031	0,15	732,781
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1487,092	0,574	0,12	729,055
2019	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1681,922	0,000	0,32	1139,432
	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1683,184	1,262	0,17	1140,695
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1683,705	1,782	0,13	1139,022

A hőmérséklet változóknál a változókat először külön vizsgáltuk, majd a legjobb modelleket együtt elemeztük, hogy megnézzük egymáshoz viszonyítva melyek a legalkalmasabbak a túlélés becslésre. Itt a fogási valószínűségnél csak az időfüggést néztük. Csakúgy, mint a testméret változóknál, itt is a hőmérséklet-változók a monoton időfüggéssel együtt befolyásolták a túlélést. Hímek esetében 2017-ben nappali medián és 90 percentilis volt a legnagyobb hatással a túlélésre, míg 2019-ben az éjszakai medián és 10 percentilis. 2018-ban a hőmérsékletváltozó nélküli monoton időfüggés is szerepelt a legjobb modellek között, és 10 vizsgált modell volt 2 AIC értéken belül, mind nappali, mind éjszakai hőmérséklet változókat egyaránt tartalmazva (13. táblázat).

2017-ben a hímek túlélésére pozitívan hatott a magasabb éjszakai és negatívan a magasabb nappali hőmérséklet. 2018-ban és 2019-ben mind a nappali mind az éjszakai magasabb hőmérséklet csökkentette az egyedek élettartamát.

14. táblázat: A hőmérséklet kapcsolata a túléléssel nőstényeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1006,347	0,000	0,18	682,395
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1007,167	0,820	0,12	678,626
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1007,284	0,937	0,11	678,743
2018	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1155,306	0,000	0,20	669,907
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1155,886	0,580	0,15	670,488
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1155,940	0,634	0,15	670,542
2019	$\phi(\sim T + \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1084,160	0,000	0,30	768,420
	$\phi(\sim T + \text{nappali } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1084,163	0,003	0,30	768,423
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1085,862	1,212	0,16	767,324

Nőstényeknél 2017-ben a legjobb modell az időjárás változó nélküli monoton időfüggés volt, azonban ezt 6 másik nappali és éjszakai testméret változót tartalmazó modell követte két AIC értéken belül. 2018-ban a sima monoton időfüggés már nem volt a legjobb modellek között, de továbbra is több, nappali és éjszakai modell volt két AIC értéken belül. 2019-ben egyértelműen a nappali mediánt és 90 percentilist tartalmazó modellek voltak a legjobbak (14. táblázat).

2017-ben az éjszakai 10 percentilis kivételével, aminek pozitív hatása volt, a többi hőmérséklet-változó magasabb értékei negatívan befolyásolták a túlélést. 2018-ban az éjszakai 90 percentilis kivételével az éjszakai hőmérséklet pozitívan hatott a nőstények élettartamára, míg a nappali magas hőmérséklet továbbra is csökkentette a túlélést. 2019-ben az összes hőmérséklet-változó magasabb értékei negatívan hatottak a nőstény túlélésre.

5.3.2. A relatív páratartalom és túlélés kapcsolata

15. táblázat: A relatív páratartalom kapcsolata a túléléssel hímeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T + \text{nappali } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1308,434	0,000	0,27	927,795
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1308,585	0,161	0,25	925,748
	$\phi(\sim T + \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1309,535	1,101	0,16	928,896
2018	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1486,549	0,000	0,17	732,781
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1489,837	0,288	0,15	730,938
	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1487,187	0,638	0,12	731,289
2019	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1688,400	0,000	0,26	1145,910
	$\phi(\sim T + \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1688,816	0,415	0,21	1146,326
	$\phi(\sim T + \text{nappali } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1689,214	0,814	0,18	1146,724

Hímeknél 2017-ben 5 modell is volt két AIC értéken belül, azonban ezek mindegyike nappali páratartalom változót tartalmazott. 2018-ban a legjobb modell az egyszerű monoton időfüggés volt, de ezt követte 5 másik éjszakai változót tartalmazó modell. 2019-ben 4 relatív páratartalmat is tartalmazó modell volt két AIC értéken belül, köztük keveredtek a nappali és éjszakai változók (15. táblázat).

2017-ben éjszakai magasabb páratartalom többnyire negatívan hatott a hímek túlélésére, míg a magas nappali páratartalom értékek pozitívan. 2018-ban a nappali páratartalom-változóknak nem volt hatása, az éjszakaiak viszont pozitívan hatottak a hím túlélésre. 2019-ben mind az éjszakai mind a nappali magas páratartalom növelte a túlélési valószínűséget.

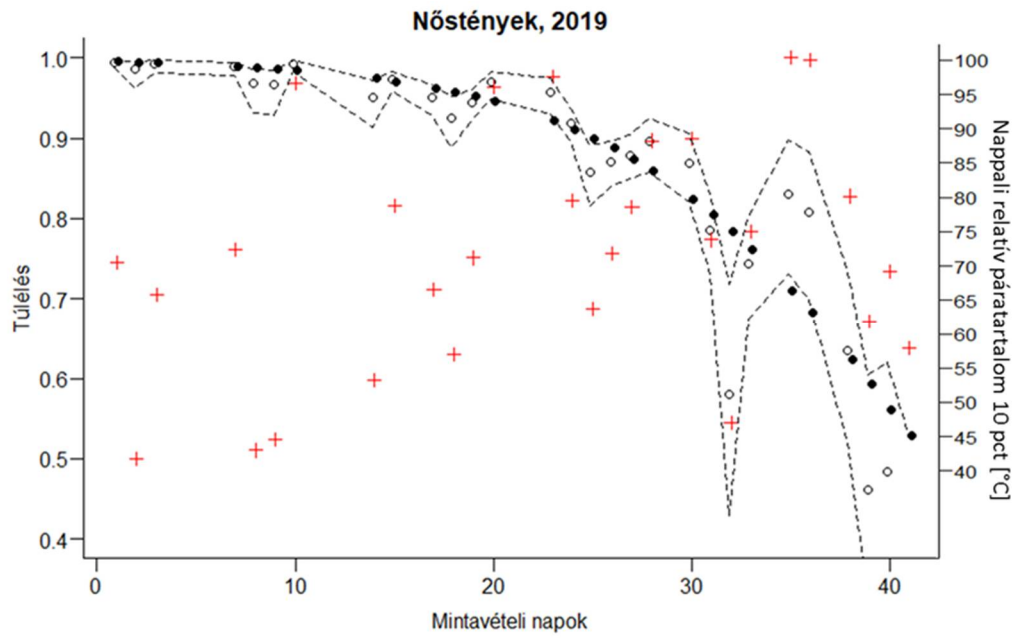
16. táblázat: A relatív páratartalom kapcsolata a túléléssel nőstényeknél 2017-től 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2017	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1004,761	0,000	0,19	678,520
	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1005,190	0,428	0,16	678,948
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1006,059	1,298	0,10	677,518
2018	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1146,971	0,000	0,59	661,572
	$\phi(\sim T + \text{éjszakai } 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1148,776	1,805	0,24	665,654
	$\phi(\sim T * \text{éjszakai } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1150,982	4,010	0,08	665,583
2019	$\phi(\sim T + \text{nappali } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1090,644	0,000	0,53	774,904
	$\phi(\sim T + \text{nappali } 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1092,731	2,086	0,19	776,990
	$\phi(\sim T * \text{nappali } 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1092,947	2,302	0,17	774,899

2017-ben nőstényeknél az öt darab két AICc értéken belüli modell közül négy éjszakai volt és ötödikként az időjárás-változó nélküli monoton időfüggés. 2018-ban a két legjobb modellben az éjszakai 90 percentilis szerepelt, míg 2019-ben a nappali 10 percentilis volt a legjobb (16. táblázat).

2017-ben és 2018-ban a nőstények túlélésére mind az éjszakai, mind a nappali páratartalom változók pozitívan hatottak, a magasabb értékekkel a túlélés nőtt. 2019-ben az éjszakai 90 percentilis kivételével, aminek nem volt szignifikáns hatása, szintén mind az éjszakai, mind a nappali magasabb relatív páratartalom növelte a nőstények túlélését.

14. ábra.: 2019-ben a legjobb relatív páratartalom modellnek adódó nappali 10 percentilist tartalmazó modell által becsült túlélés (fehér körök), a sima monoton időfüggés által becsült túlélés (fekete körök), és a 10 percentilis. Jól látszik, hogy a repülési időszak előrehaladtával a magasabb 10 percentilis pozitív hatása jobban érvényesül.



5.3.3. A besugárzás és túlélés kapcsolata

17. táblázat: A besugárzás kapcsolata a túléléssel hímeknél és nőstényeknél 2018-ban. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	Δ AICc	Súly	Deviancia
2018♂	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1486,549	0,000	0,34	732,781
	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1487,937	1,388	0,17	732,038
	$\phi(\sim T * 10 \text{ pct}) p(\sim t)$	1488,389	1,840	0,14	730,353
2018♀	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1155,000	0,000	0,49	671,877
	$\phi(\sim T * 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1156,859	1,859	0,19	671,461
	$\phi(\sim T + 50 \text{ pct}) p(\sim t)$	1157,005	2,005	0,18	673,883

A besugárzást megfelelő mérések hiányában csak 2018-ra tudtuk tesztelni. Eredendően a fogási valószínűsége gyakorolt hatást kívántuk megnézni, azonban ott csak nőstényeknél találtunk hatást, ahol a nagyobb 10 percentilis pozitívan befolyásolta a fogási valószínűséget. A túlélésre gyakorolt hatását nézve hímeknél az időjárás változó nélküli modell volt a legjobb, bár három másik modell két AIC értéken belül követte. Nőstények esetében a 90 percentilist tartalmazó modellek bizonyultak a legjobbnak (17. táblázat).

A besugárzás hímeknél pozitívan, nőstényeknél negatívan befolyásolta a túlélést.

5.3.4. A szélerősség és túlélés kapcsolata

18. táblázat: A szélerősség kapcsolata a túléléssel és fogási valószínűséggel hímeknél és nőstényeknél 2018-tól 2019-ig. AICc alapú modellszelekció.

	Modell	AICc	ΔAICc	Súly	Deviancia
2018♂	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1486,549	0,000	0,37	732,781
	$\phi(\sim T * 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1487,749	1,200	0,20	729,713
	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1488,203	1,653	0,16	732,304
2019♂	$\phi(\sim T * 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1689,401	0,000	0,68	1144,718
	$\phi(\sim T * 90 \text{ pct}) p(\sim t + 90 \text{ pct})$	1691,599	2,198	0,23	1144,718
	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1694,936	5,535	0,04	1152,446
2018♀	$\phi(\sim 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1159,136	0,000	0,30	678,277
	$\phi(\sim T) p(\sim t)$	1159,665	0,529	0,23	678,807
	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1160,378	1,241	0,16	677,255
2019♀	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1095,936	0,000	0,48	780,196
	$\phi(\sim T * 90 \text{ pct}) p(\sim t)$	1098,164	2,228	0,16	780,118
	$\phi(\sim T + 90 \text{ pct}) p(\sim t + 90 \text{ pct})$	1098,244	2,307	0,15	780,196

Szélerősségnél csak a 90 percentilist teszteltük, mert feltevésünk szerint főleg a szélsőséges értékek befolyásolhatják a fogási valószínűséget és a túlélést. Hímeknél mindkét évben monoton időfüggéssel együtt szerepelt a legjobb modellek között, hímeknél azonban 2018-ban a legjobb modell csak a szélerősségtől függött (18.táblázat). A nagyobb szélerősség 2018-ban pozitív hatással volt a hím túlélésre, míg negatívan hatott a nőstényekére, 2019-ben azonban a hatások iránya megcserélődött.

A szélerősség 2018-ban pozitívan hatott a hím túlélésre, míg negatívan a nőstények túlélésére. 2019-ben ez a hatás a két ivarnál felcserélődött.

6. Diskusszió

Vizsgálatunk során úgy találtuk, hogy a különféle testméret-változók hatása ivaronként és évenként változik. A változó hatás mögött több direkt és indirekt tényező is állhat. Közvetlen hatás lehet például az imágókori táplálékstressz vagy a különféle időjárás változók, de akár az ivarok közötti érdekellentét vagy kompetíció is. Az előbbire példa lehet, hogy a 2018-as évben melegebb volt a repülési időszakban, mint a megelőző két évben –, a hernyók rövidebb ideig tudtak csak keltikéhez jutni, mert a növény kiszáradt és ez, mint a méretre (Honěk 1993) és az élettartamra (Oberhauser 1997) hatással lévő táplálékstressz jelentkezhetett, de a felnőtt egyedek táplálékhoz való hozzáférését (Fadamiro et al. 2005; Karlsson & Wickman 1990) is korlátozta a meleg, így ezek mind szóba jöhetnek, mint lehetséges befolyásoló tényezők. Az ivarok közötti érdekellentétre pedig jó példa, hogy egyes kutatások szerint a párzások száma negatívan hat a nőtények élettartamára (Kawagoe, Kosuzuki & Matsumoto 2001). Egyrészt, mert inkább a hímek jó minősége, mintsem mennyisége növeli az utódaik jövőbeli sikerét, másrészt, mert a párzás a nőtény számára egyes fajoknál költséges, fizikai sérülésekkel járhat (Rönn et al. 2007). Így lehetséges, hogy az egyszerre kevés nőténnyel jelenlévő sok hím a populációban a nőtények túlélését csökkenti.

A nagyobb szárnyak előnyét vagy éppen hátrányát befolyásolhatja például az időjárás. Egy szelesebb időjárású évben a kisebb szárnyak előnyösebbek lehetnek egy szélnek kitett élőhelyen, míg egy kedvezőbb évben a nagyobb szárnyak talán jobb repülési képességet tesznek lehetővé, esetleg a potenciális partnerek számára vonzóbbak. A nagyobb szárnyaknak, mint egyéb méretváltozóknak, meglehetnek a fenntartási költségei, ami egy ínségesebb évben az előnyt könnyen hátrányba fordíthatják. Ott van annak is a lehetősége ugyanakkor, hogy a nagyobb szárnyakkal járó jobb migrációs és diszperziós képesség torzít. Sekar (2012) vizsgálatában arra az eredményre jutott, hogy a szárnyhossz a vizsgált faktorok közül a diszperziós képességet legjobban előre jelezni képes tényező. Matter és Roland (2002) pedig arra jutottak *Parnassius smintheus* (Lepidoptera: Papilionidae) lepkénél, hogy a hímek szívesebben vándorolnak jó minőségű élőhelyre, ami magával vonja azt, hogy elvándorolnak a rosszabb kínálattal bíró rétről. Ezekből kiindulva egy rosszabb évben, mikor kevesebb a réten a nektárnövény, tápnövény és nőtény a hímek szívesebben vándorolnak az élőhelyfoltok között, a nagyobb szárnyhosszal bíró hímek pedig valószínűbben vagy sikeresebben teszik ezt. Viszont ez a vizsgálat szempontjából akár azzal is járhat, hogy a helyben maradó rövidebb szárnyú egyedek hosszabb életűnek tűnnek, mint elvándorló társaik.

Az elvándorlást pedig több, nem feltétlen együtt járó, vagy egymást kölcsönösen kizáró faktor, mint a nőstények száma, vagy az elérhető nektárnövények abundanciája befolyásolhatja. Az egyes hatások összeadódnak, interakcióba léphetnek vagy akár ki is egyenlíthetik egymás hatását.

A nyelvhossz hatásának értelmezésében hasonló problémák merülnek fel. A hosszabb nyelv előnyt jelenthet olyan években, mikor a hosszú pártacsövű, nektárban bővelkedő növények gyakoriak a réten, de előnytelen lehet, mikor ezek hiányoznak. Például 2018-ban és 2019-ben is, mikor a nyelvhossz és a túlélés között negatív volt a kapcsolat magyar szegfűből csak kevés volt a réten. Akár azért, mert a besűrűsödő nektárt hosszabb úton felszívni nehezebb és több energiába kerül (Willmer 2011), esetleg azért, mert a nektárnövény melegebb években lehet, hogy kevésbé abundáns, de az is egy lehetőség, hogy a nagyobb nyelvhossz korrelál a nagyobb mérettel és a nagyobb méret fenntartása költséges.

A torszélesség is hasonló, mint a szárnyméret bizonyos tekintetben. A jobb expanziós, diszperziós képességű egyedeknek relatíve nagyobb volt a tömege a kevésbé diszperzáló társaikkal szemben vesszős busalepkéknél (*Hesperia comma*; Lepidoptera:Hesperiidae) Hill és munkatársai (1986) vizsgálatában, így szintén torzítást okozhat az elvándorlás miatt. Ugyanakkor a torizmok jó tápanyag és tartalékforrások rosszabb virágkínálatú években – a források limitáltsága és a felnőtt egyedek túlélése között már többször kimutatták a kapcsolatot (Fadamiro et al. 2005; Karlsson & Wickman 1990) – így egy nagyobb torú egyed tovább élhet. A szélesebb tor eléréséhez, viszont máshonnan kell átcsoportosítani a forrásokat, és a máshol jelentkező költségek mértéke több külső tényező által meghatározott. Az is egy lehetőség, hogy miként a tor és a potroh közötti allokáció a testtömeg növekedésével változik, a nagyobb tömegű egyedek több tartalékot allokálnak a potrohba (Boggs & Freeman 2005), így a többi testméret-változóval szemben a tor mérettel való növekedésének külön dinamikája van.

A nagyobb méret szintén lehet előnyös – több tartalék (Wickman & Karlsson 1989), nagyobb egyedek jobb termoregulációs képessége (Gilchrist 1990) – vagy hátrányos – nagyobb fenntartási költség – és az ivarok eltérő stratégiája miatt, a különféle külső tényezők, mint a nektárforrások hozzáférhetősége, az időjárás vagy akár ivararány hatással lehet a viselkedésükre (Adamski & Witkowski 2002), és ezáltal az egyes méretváltozók előnyére vagy hátrányára. Mindezek mellett ott van a lehetősége, hogy nem az adott testméret változó hatása befolyásolja a túlélést, hanem egy harmadik változó, amivel az adott testméret változó kapcsolatban áll. Ilyen lehetőség például a különféle testrészek között fennálló allokációs

viszonyok változása (Nijhout & Emlen 1998), ami még bonyolultabbá teszi az egyes hatások forrásának a visszakövetését.

Az egyszeri méréses testméret-változókkal szemben azonban az időegység alatti testtömeg és torszélesség változás már közvetlenül az egyedek fogyási üteme és túlélése között keresi az összefüggést, és ezt mindhárom évben mindkét ivarnál meg is találta. Azok az egyedek, amelyek gyorsabban veszítik el a tartalékaikat rövidebb ideig élnek. Ezt a hatást mind a viszonylag átlagos időjárású és virágkínálatú, mind az extrémebb időjárású években ki tudtuk mutatni. Már más kutatások is kimutatták, hogy a test- és a tortömeg csökken az életkor előrehaladtával (Karlsson, 1994, 1998; Stjernholm & Karlsson, 2000; Oberhauser 1997), azonban a vizsgálatunkból az is látszik, hogy a csökkenés üteme is hatással van az élettartamra.

Hogy jobban megértsük a testméret-változók túlélésre gyakorolt hatásában fellépő varianciát az egyik legkézenfekvőbb faktorhoz fordultunk, az időjáráshoz. Az időjárás változók közül is a hőmérsékletet, relatív páratartalmat, besugárzást és szélereősséget választottuk, amiből az első kettő hatásairól a lepkék különböző életszakaszaira már számos cikk született (Fisher et al. 2014; Fischer & Fiedler 2000; Fischer et al. 2004). Ugyanakkor egy másik kis Apolló-lepkén végzett kutatás, bár leírták, hogy az időjárás változók másképpen hatnak a két ivarra, a sima időfüggő modelleket jobbnak találta az időjárás változót is tartalmazóknál (Vlasanek et al. 2009). Csak úgy, mint az általunk vizsgált populációban a hímek fogási valószínűsége magasabb volt, míg a túlélésük alacsonyabb. A nőstények alacsonyabb fogási valószínűségét más Apolló-lepkéken végzett kutatások (Auckland, Debinski & Clark 2004) is megerősítik. Feltételezésük szerint e mögött a hímek jóval aktívabb viselkedése állhat, ami akár helytálló is lehet, tekintve, hogy Douwes (1976) *H. virgaureae* esetében úgy találta a hímek 5-10-szer annyit repülnek, mint a nőstények.

Vizsgálatunk során igazoltuk, hogy az időjárás változóknak nagy szerepe lehet az egyedek túlélésében, ugyanakkor hasonlóan a testméret-változókhöz, az évek és az ivarok között a hatás itt sem volt egyforma, sem az, hogy mikor melyik változó a legmeghatározóbb a lepke számára. Több évben voltak például a hőmérsékletnél éjszakai és nappali modellek egyaránt az élen. Felmerülhet a kérdés, hogy befolyásolja-e a legjobb modellek kisselektálódását, hogy az évben az adott változók hatásának legalább az iránya, ha a mértéke nem is, megegyezik, de a hatás irányokat és a legjobb modelleket összevetve nem találtunk ilyen jellegű mintázatot. Csak két esetben volt egy legjobb modell vagy legalább egy legjobb változó. A páratartalom adatokat együtt elemezve nőstényeknél 2018-ban az éjszakai 90

percentilis szerepelt mindkét legjobb modellben és pozitívan hatott a túlélésre, míg 2019-ben a nappali 10 percentilis bizonyult a legjobb modellnek szintén pozitív hatással. 2019-ben az összes páratartalom változó minimum értéke alulmúlta a másik két évet, míg a mediánál és 90 percentiliséknél nem mutatkozott hasonló mintázat (Függelék 1. táblázat). Ez erre enged következtetni, hogy a szokatlanul alacsony – még az előző meleg és száraz évi értékeken is túltevő – minimum limitáló tényezőként hatott. Ez egybevág korábbi kutatásokkal, miszerint a rovarok különösen érzékenyek a kiszáradásra (Chown & Nicolson 2004; Chown et al. 2011). 2018-ban a páratartalom medián értékei múlták tendenciózusan alul a másik két évet minden változónál, bár a minimumok és maximumok is rendszerint alacsonyak voltak. Valószínűleg az átlagosnál melegebb és szárazabb év miatt bizonyult meghatározónak a páratartalom, bár, hogy megértsük miért pont az éjszakai 90 percentilis emelkedett ki a többi modell közül még további vizsgálatokra lesz szükségünk. Egyik lehetséges magyarázat, hogy az átlagosnál jóval magasabb éjszakai hőmérséklettel kombinálva bizonyult limitálónak a lepkék számára, mint ahogy Fischer és munkatársai (2014) vizsgálatában az alacsony páratartalom és magas hőmérséklet kombinációja különösen negatívan hatott a lepkékre.

Hogy miért hat ellentétesen a két ivarra – pozitívan a hímekre és negatívan a nőstényekre talán az aktivitásbeli különbségekkel lehet a legjobban magyarázni. A hímek aktívan keresik a nőstényeket, ami energiaigényes folyamat, és mint a nappali lepkék egy jó része, a kis Apolló-lepke is a napsugaraival melegíti fel magát (Douwes 1976; Douglas 1977), tehát a több napsütés több energiát jelenthet, míg nőstényeknél ellenkező hatással van, bár a túl erős napsugárzás már a hímekre is negatívan hatott.

Annak a megfejtése, hogy a szélerősség miért hat a két ivarra a két évben ellenkezőleg még várni kell, de remélhetőleg több év munkájával és az eddigi tapasztalatokat beépítve még jobb képet kaphatunk majd az időjárás és testméret-változók túlélésre gyakorolt hatásáról és esetleg még prediktálni is tudunk majd komplexebb populáció dinamikai változásokat eme védett faj esetében.

7. Összefoglaló

Egy faj, különösen egy védett, veszélyeztetett faj esetében kulcsfontosságú az egyedek fitnessének ismerete a populáció megőrzése szempontjából. Számos élőlény esetében a fitness nem mérhető közvetlenül, így becslésekre kell hagyatkoznunk. Ehhez más, azzal szoros kapcsolatban lévő változókat tudunk segítségül hívni, mint a túlélés vagy a testméret. Rovarak esetében, így lepkéknél is, a nagyobb testű, tömegű egyedek általában termékenyebbek és hosszabb ideig élnek, a hosszabb élet lehetőséget ad a nőstények számára a nagyobb mennyiségű tojás lerakására.

Vizsgálatunk során arra voltunk kíváncsiak, hogy az időjárás, mint a hőmérséklet, relatív páratartalom, besugárzás és szélerősség, és testméret-változók, mint a kezdeti testtömeg, torszélesség, szárny-, illetve nyelvhossz kiegészítve még az időegység alatti testtömeg és torszélesség változással milyen erejű és irányú hatást gyakorolnak a vizsgált fajunk, a kis Apolló-lepke egyedeinek a túlélésére egy természetes populációban.

Méréseinket 2016–2019-ig a Visegrádi-hegységben található Hegyesden végeztük. Jelölés visszalátás és időjárás adatokat gyűjtöttünk. Lemértük az egyedek torszélességét, testtömegét, szárny- és nyelvhosszát, majd az előbbi kettőről 3–4 naponta visszamérési adatokat is vettünk. Az időjárás-változók közül a mediánt valamint a 10 illetve 90 percentiliseket használtuk fel az elemzésekhez. Ezt követően elvégeztük a túlélésbecsléseket minden évre és mindkét ivarra külön. Később korrelációs vizsgálatokkal néztük meg a változók viszonyát egymáshoz.

Eredményeink alapján az egyszeri mérést igénylő testméret-változók hatása évenként és ivaronként változott, míg a nagyobb időegység alatti testtömeg és torszélesség változás mindig negatívan hatott a túlélésre, tehát a gyorsabban fogyó egyedek rövidebb ideig éltek.

Az időjárás változók és a túlélés kapcsolatának vizsgálatakor hasonlóan változatos eredményeket kaptunk, bár itt az időjárás változók mindig szerepeltek a legjobb modellek között. A hőmérséklet-változók leggyakrabban negatív módon befolyásolták a túlélést, míg a magas relatív páratartalom legtöbbször pozitívan hatott az élettartamra.

Eredményeink azt sugallják, hogy a testméret és az időjárás túlélésre gyakorolt hatása sok más környezeti tényezővel és akár egymással együttesen határozza meg a túlélést, és ezáltal – egymás hatását erősítve vagy gyengítve – a lepkék szaporodási sikerét.

8. Abstract

Individual fitness estimates are important in conservation, especially in the case of endangered species. In many organisms, fitness can not be directly measured, only proxies can be estimated. For this, variables closely related to fitness should be estimated. Such variables might be survival or body size. In many insects, including butterflies, the bigger, heavier individuals usually have higher fecundity and lifespan, and during longer life females have more opportunities to lay their eggs.

In this study we surveyed a natural population of the clouded Apollo butterfly, *Parnassius mnemosyne* with mark-recapture. We estimated survival and related survival (i) to body size variables (fresh body mass, thorax width, wing and proboscis length, and body mass and thorax width change over time) and weather variables (temperature, relative humidity, solar radiation and wind speed).

We conducted our research on Hegyesd, a colline meadow located in the Visegrádi-hegység, Central Hungary, 2016–2019. We captured ~ 90% of all individuals in the population, we measured body size variables at 1st capture, applied individual marking, then released the butterflies. We aimed to recapture all individuals every three days to measure body mass and thorax width repeatedly. We surveyed the entire meadow each day during the flight period as weather permitted, and recorded the presence of individuals. We measured weather variables with data loggers in the field. We analysed apparent survival and capture probabilities with all the covariates separately for each year and sex. We also correlated all body size variables with each other.

The relationship of body size variables measured at 1st capture with survival varied across years and between the sexes and often were not included in the best models, which were usually time dependent. The faster body mass and thorax width changed over time, the shorter individual survival was in all years and both sexes.

Weather variables were related to survival inconsistently across years and between the sexes and some of these variables were included in the best models which were also time dependent. Temperature variables usually had a negative effect on survival, while high relative humidity mostly had a positive relationship with longevity.

Our results suggest that the impact of body size and weather variables on survival is affected by other environmental factors, as well as their own inter-relationships. These probably influence survival in a multivariate way and might impact the butterflies' fitness.

9. Irodalomjegyzék

- Abraham J. Miller-Rushing, Toke Thomas Høye, David W. Inouye And Eric Post 2010 The Effects Of Phenological Mismatches On Demography. *phil. Trans. R. Soc.* B3653177–3186.
- Alpatov, W. W. & Boschko-Stepanenko, A. M. (1928) Variation And Correlation In Serially Situated Organs In Insects, Fishes And Birds. *The American Naturalist.* 62, 409-424.
- Angilletta, M. J. (2009) *Thermal Adaptation: A Theoretical And Empirical Synthesis.* Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>
- Atkinson, D., (1994). Temperature And Organism Size: A Biological Law For Ectotherms? *Adv. Ecol. Res.* 25, 1–58.
- Auckland, J. N., Debinski, D. M & Clark, W. R. (2004) Survival, Movement, And Resource Use Of The Butterfly *Parnassius Clodius*. *Ecological Entomology.* 29, 139–149.
- Bálint, Z., Gubányi, A. & Pitter, G., (2006) *Magyarország Védett Pillangóalakú Lepkéinek Katalógusa – A Magyar Természettudományi Múzeum Gyűjteménye Alapján.*, Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum. 317.
- 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 Of Adult Resource Allocation And Fitness. *Oecologia.* 144, 353-361.
- Boggs, C. L. & Ross, C. L. (1993) The Effect Of Adult Food Limitation On The Life-History Traits In *Speyeria Mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Oecologia.* 74, 433-441.
- Boggs, C. L. (1981) Nutritional And Life-History Determinants Of Resource Allocation In Holometabolus Insects. *The American Naturalist.* 117, 692-709.
- Bubová, T, Kulma, M., Vrabec, V. & Nowick, P. (2016) Adult Longevity And Its Relationship With Conservation Status In European Butterflies. *Journal Of Insect Conservation.* 20, 1021–1032.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) *Model Selection And Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach.* 2nd Edn. Springer, Berlin.
- Cahenzli, F., & Erhardt, A. (2012). Nectar Sugars Enhance Fitness In Male *Coenonympha pamphilus* Butterflies By Increasing Longevity Or Realized Reproduction. *Oikos*, 121(9), 1417–1423.
- Carroll, D. P. & Hoyt, S. C. (1986) Some Effects Of Parental Rearing Conditions And Age On Progeny Birth Weight, Growth, Development, And Reproduction In The Apple Aphid, *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae). - *Environmental Entomology.* 15, 614-619.
- Chai, P. & Srygley, R. B. (1990) Predation And The Flight, Morphology, And Temperature Of Neotropical Rain-Forest Butterflies. *The American Naturalist.* 135(6), 748-765.
- Chandler, L. D., & Wright, J. E. (1991). Longevity Of The Boll Weevil (Coleoptera: Curculionidae) On Cotton And Alternate Feeding Sources Under Various Temperature Regimes In The Laboratory. *Journal Of Economic Entomology*, 84(6), 1699–1704.
- Cheng, H. H. (1972) Oviposition And Longevity Of The Dark Sided Cutworm, *Euxoa messoria* (Lepidoptera, Noctuidae) In The Laboratory.
- Chown, S. L., Sørensen, J. G., & Terblanche, J. S. (2011). Water Loss In Insects: An Environmental Change Perspective. *Journal Of Insect Physiology*, 57(8), 1070–1084.
- Chown, Steven & Nicolson, Sue. (2004). Water Balance Physiology. [10.1093/acprof:oso/9780198515494.003.0004](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198515494.003.0004).
- Chuine, I. (2010). Why Does Phenology Drive Species Distribution? *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3149–3160.
- Clark J. A., Cena K. And Mills N. J. (1973) Radiative Temperatures Of Butterfly Wings. *Z. Angew. Entomol.* 73, 327-332.
- Collatz, K. G. & Wilps, H. (1986) Aging Of Flight Mechanism. - In: Collatz, K. G. And Sohal, R. S. (Eds), *Insect Ageing: Strategies And Mechanisms.* Springer. Berlin. Pp. 55-72.
- Collier, K. J., & Smith, B. J. (2000). Interactions Of Adult Stoneflies (Plecoptera) With Riparian Zones I. Effects Of Air Temperature And Humidity On Longevity. *Aquatic Insects*, 22(4), 275–284.
- Courtney, S.P., 1981. Coevolution Of Pierid Butterflies And Their Cruciferous Foodplants: III. *Anthocharis cardamines* (L.) Survival, Development And Oviposition On Different Hostplants. *Oecologia* 51, 91–96.

- Crill, W. D., Huey, R. B., & Gilchrist, G. W. (1996). Within- And Between-Generation Effects Of Temperature On The Morphology And Physiology Of *Drosophila Melanogaster*. *Evolution*, 50(3), 1205. Doi:10.2307/2410661
- Davies, W. J. & Saccheri, I. J. (2013) Maintenance Of Bodysize Variation And Host Range In The Orange-Tip Butterfly: Evidence For A Trade-Off Between Adult Life-History Traits. *Ecological Entomology* 38: 49–60.
- Davies, W. J. (2019). Multiple Temperature Effects On Phenology And Body Size In Wild Butterflies Predict A Complex Response To Climate Change. *Ecology*, E02612.
- Diamond, S. E., Frame, A. M., Martin, R. A., & Buckley, L. B. (2011). Species' Traits Predict Phenological Responses To Climate Change In Butterflies. *Ecology*, 92(5), 1005–1012.
- Doak, P., Kareiva, P. & Kingsolver, J. (2006) Fitness Consequences Of Choosy Oviposition For A Time-Limited Butterfly. *Oecologia*. 87, 395-408.
- Douglas MM (1977) The Behavioral And Biophysical Strategies Of Thermoregulation In Temperate Butterflies. Phd Thesis, University Of Kansas, Lawrence
- Douwes, P., 1976. Activity In *Heodes Virgaureae* (Lep., Lycaenidae) In Relation To Air Temperature, Solar Radiation, And Time Of Day. *Oecologia* 22, 287–298.
- Dudley, R. & Srygley, R. B. (1994) Flight Physiology Of Neotropical Butterflies: Allometry Of Airspeeds During Natural Free flight. *Journal Of Experimental Biology*. 191, 125–139.
- Ellers, J., Boggs, C.L., 2004. Evolutionary Genetics Of Dorsal Wing Colour In *Colias* Butterflies. *J Evolution Biol* 17, 752–758. <https://doi.org/10.1111/J.1420-9101.2004.00736.X>
- Fadamiro, H. Y. & Chen, L., Onagbola, E.O. & Graham, L.F. (2005) Lifespan And Patterns Of Accumulation And Mobilization Of Nutrients In The Sugar-Fed Phorid fly, *Pseudacteontricuspis*. *Physiological Entomology*. 30, 212–224.
- Finkler, M. S. (2006) Effects Of Temperature, Sex, And Gravidity On The Metabolism Of Small-Mouthed Salamanders, *Ambystoma Texanum*, During The Reproductive Season. *Journal Of Herpetology*. 40, 103–106.
- Fischer, K. And Fiedler, K. (2000). Sex-Related Differences In Reaction Norms In The Butterfly *Lycaena Tityrus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Oikos* 90: 372-380.
- Fischer, K., Bauerfeind, S.S., Fiedler, K., 2006. Temperature-Mediated Plasticity In Egg And Body Size In Egg Size-Selected Lines Of A Butterfly. *Journal Of Thermal Biology* 31, 347–354.
- Fischer, K., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. (2003) Plasticity In Butterfly Egg Size: Why Larger Offspring At Lower Temperatures? *Ecology* 84: 3138– 3147.
- Fischer, K., Klockmann, M., & Reim, E. (2014). Strong Negative Effects Of Simulated Heat Waves In A Tropical Butterfly. *Journal Of Experimental Biology*, 217(16), 2892–2898.
- Fischer, K., O'Brian, D.M. & Boggs, C.L. (2004) Allocation Of Larval And Adult Resources To Reproduction In A Fruit-Feeding Butterfly. *Funct. Ecol.* 18: 656– 663.
- FORISTER, M. L., & SHAPIRO, A. M. (2003). Climatic Trends And Advancing Spring Flight Of Butterflies In Lowland California. *Global Change Biology*, 9(7), 1130–1135.
- Fox, C. W., & Czesak, M. E. (2000). Evolutionary Ecology Of Progeny Size In Arthropods. *Annual Review Of Entomology*, 45(1), 341–369. Doi:10.1146/Annurev.Ento.45.1.341
- Frazier, M. R., Huey, R. B., & Berrigan, D. (2006). Thermodynamics Constrains The Evolution Of Insect Population Growth Rates: “Warmer Is Better.” *The American Naturalist*, 168(4), 512–520.
- Geister, T. L., & Fischer, K. (2007). Testing The Beneficial Acclimation Hypothesis: Temperature Effects On Mating Success In A Butterfly. *Behavioral Ecology*, 18(4), 658–664.
- Gilbert, N. (1984) Control Of Fecundity In *Pieris Rapae*. I. The Problem. *Journal Of Animal Ecology*. 53, 581-588.
- Gotthard, K. (2001) Growth Strategies Of Ectothermic Animals In Temperate Environments (Eds). *Environment And Animal Development*. 287–304.
- Grown, S.L., Gaston, K.J., 2007. Exploring Links Between Physiology And Ecology At Macro-Scales: The Role Of Respiratory Metabolism In Insects. *Biological Reviews* 74, 87–120.
- Hadley NF (1994) *Water Relations Of Terrestrial Arthropods*. Academic Press, Sandiego, CA, USA.
- Heisswolf, A., Obermaier, E. & Poethke, H. J. (2005) Selection Of Large Host Plants For Oviposition By A Monophagous Leaf Beetle: Nutritional Quality Or Enemy-Freespace? *Ecological Entomology*. 30, 299–306.
- Hill, M. G. And Hirai, K. (1986) Adult Responses To Larval Rearing Density In *Mythimna Separate* And *Mythimna Pallens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology And Zoology*. 21, 191-202.

- Hoffmann, A.A., Sørensen, J.G., Loeschcke, V., 2003. Adaptation Of *Drosophila* To Temperature Extremes: Bringing Together Quantitative And Molecular Approaches. *Journal Of Thermal Biology* 28, 175–216.
- Holmes, L. A., Vanlaerhoven, S. L., & Tomberlin, J. K. (2012). Relative Humidity Effects On The Life History Of *Hermetia Illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *Environmental Entomology*, 41(4), 971–978.
- Honěk, A. (1993) Intraspecific Variation In Body Size And Fecundity In Insects: A General Relationship. *Oikos*. 66(3), 483-492.
- Huey, R. B., & Berrigan, D. (N.D.). Testing Evolutionary Hypotheses Of Acclimation. *Animals And Temperature*, 205–238.
- HUEY, R. B., BERRIGAN, D., GILCHRIST, G. W., & HERRON, J. C. (1999). Testing The Adaptive Significance Of Acclimation: A Strong Inference Approach. *American Zoologist*, 39(2), 323–336.
- ILLÁN, J. G., GUTIÉRREZ, D., DÍEZ, S. B., & WILSON, R. J. (2012). Elevational Trends In Butterfly Phenology: Implications For Species Responses To Climate Change. *Ecological Entomology*, 37(2), 134–144.
- Johnson, M. D. (1990) Female Size And Fecundity In The Small Carpenter Bee, *Ceratina Calcarata* (Robertson) (Hymenop- Tera: Anthophoridae). *Journal Of Kansas Entomological Society*. 63, 414- 419.
- Kahuthia-Gathu, R., Löhr B. & Poehling H. M. (2008) Development And Reproductive Potential Of Diamondback Moth *Plutella Xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) On Cultivated And Wild Crucifer Species In Kenya. *International Journal Of Tropical Insect Science*. 28, 19–29.
- Karl, I. & Fischer, K. (2009) Altitudinal And Environmental Variation In Lifespan In The Copper Butterfly *Lycaena Tityrus*. *Functional Ecology*. 23, 1132–1138.
- Karl, I., Janowitz, S.A. And Fischer, K. (2008). Altitudinal Life-History Variation And Thermal Adaptation In The Copper Butterfly *Lycaena Tityrus*. *Oikos* 117:778-788.
- Karl, I., Stoks, R., De Block, M., Janowitz, S.A. & Fischer, K. (2011) Temperature Extremes And Butterfly Fitness: Conflicting Evidence From Life History And Immune Function. *Glob. Change Biol*. 17: 676–687.
- Karlsson B. & Wiklund C (2005) Butterfly Life History And Temperature Adaptations; Dry Open Habitats Select For Increased Fecundity And Longevity. *Journal Of Animal Ecology*. 74, 99–104.
- Karlsson, B. & Wickman, P. O. (1990) Increase In Reproductive Effort As Explained By Body Size And Resource Allocation In The Speckledwood Butterfly, *Pararge Aegeria* (L.). *Functional Ecology*. 4, 609–617.
- Karlsson, B. & Wickman, P.-O. (1989) The Cost Of Prolonged Life: An Experiment On A Nymphalid Butterfly. *Functional Ecology*. 3, 399-405.
- Karlsson, B. (1987) Variation In Egg Weight, Oviposition Rate And Reproductive Reserves With Female Age In A Natural Population Of The Speckled Wood Butterfly, *Pararge Aegeria*. *Ecological Entomology*. 12, 473-476.
- Karlsson, B. (1994) Feeding Habits And Change Of Body Composition With Age In Three Nymphalid Butterfly Species. *Oikos*. 69(2), 224-230.
- Karlsson, B. (1998) Nuptial Gifts, Resource Budgets, And Reproductive Output In A Polyandrous Butterfly. *Oecologia*. 79, 2931-2940.
- Karlsson, B., Van Dyck, H., 2005. Does Habitat Fragmentation Affect Temperature-Related Life-History Traits? A Laboratory Test With A Woodland Butterfly. *Proc. R. Soc. B* 272, 1257–1263.
- Kawagoe, T., Suzuki, N. & Matsumoto, K. (2001) Multiple Mating Reduces Longevity Of Females Of The Windmill Butterfly *Atrophaneura Alcinous*. *Ecological Entomology*. 26, 258-262.
- Kemp, D.J., Wiklund, C., 2001. Fighting Without Weaponry: A Review Of Male-Male Contest Competition In Butterflies. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 49, 429–442.
- Kingsolver, J. G. (1981) Thermoregulatory Strategies In *Colias* Butterflies: Adaptation To Variable Environments. Dissertation. Stanford University, Stanford, California, USA.
- Kingsolver, J. G. (2009). The Well-Tempered Biologist. *The American Naturalist*, 174(6), 755–768.
- Kingsolver, J.G., 1983. Thermoregulation And Flight In *Colias* Butterflies: Elevational Patterns And Mechanistic Limitations. *Ecology* 64, 534–545.
- Kingsolver, J.G., Moffat, R.J., 1982. Thermoregulation And The Determinants Of Heat Transfer In *Colias* Butterflies. *Oecologia* 53, 27–33.
- Kleiber, M., 1947. BODY SIZE AND METABOLIC RATE. *Physiological Reviews* 27, 511–541.

- Kleynhans, E., Clusella-Trullas, S., & Terblanche, J. S. (2014). Impacts Of Environmental Variability On Desiccation Rate, Plastic Responses And Population Dynamics Of *Glossina Pallidipes*. *Journal Of Evolutionary Biology*, 27(2), 337–348.
- Koda, K., Nakamura, H., 2010. Effects Of Temperature On The Development And Survival Of An Endangered Butterfly, *Shijimiaeooides Divinus Barine* (Leech) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological Science* 13, 29–34.
- Koda, K., Nakamura, H., 2012. Effects Of Temperature On The Development And Survival Of An Endangered Butterfly, *Lycaeides Argyrognomon* (Lepidoptera: Lycaenidae) With Estimation Of Optimal And Threshold Temperatures Using Linear And Nonlinear Models: Development Of *Lycaeides Argyrognomon*. *Entomological Science* 15, 162–170.
- Kőrösi, Á., Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S. & Peregovits, L. (2008) Restricted Within-Habitat Movement And Time-Constrained Egg Laying In Female *Maculinea Rebeli* Butterflies. *Oecologia*. 156, 455–464.
- Laake, J. L. (2013) Rmark: An R Interface For Analysis Of Capture-Recapture Data With MARK. AFSC Processed Report, Alaska Fish. Sci. Cent. NOAA, Seattle, P 25.
- Leather, S. R., Watt, A. D. & Barbour, D. A. (1985) The Effect Of Host Plant And Delayed Mating On The Fecundity And Lifespan Of The Pine Beauty Moth, *Panolis Flammea* (D&S): Their Possible Influence On Population Dynamics And Relevance To Pest Management. *Bulletin Of Entomological Research*. 75, 641–651.
- Leather, S. R. & Burnand, A. C. (1987) Factors Affecting Life-History Parameters Of The Pine Beauty Moth, *Panolis Flammea* (D & S): The Hidden Costs Of Reproduction. *Functional Ecology*. 1, 331–338.
- Leather, S. R. (1984) The Effect Of Adult Feeding On The Fecundity, Weight Loss And Survival Of The Pine Beauty Moth, *Panolis Flammea* (D&S). *Oecologia*. 65, 70–74.
- Leather, S. R. (1988) Size, Reproductive Potential And Fecundity In Insects: Things Aren't As Simple As They Seem. *Oikos*. 51, 386–389.
- Lindholm, A. K., Hunt, J., & Brooks, R. (2006). Where Do All The Maternal Effects Go? Variation In Offspring Body Size Through Ontogeny In The Live-Bearing Fish *Poecilia Parae*. *Biology Letters*, 2(4), 586–589.
- Luoto, M. Et Al. (2001) Determinants Of Distribution And Abundance In The Clouded Apollo Butterfly: A Landscape Ecological Approach. *Ecography*. 24(5), 601–617.
- Marden, J. H. & Chai, P. (1991) Aerial Predation And Butterfly Design: How Palatability, Mimicry, And The Need For Evasive Flight Constrain Body Mass. *The American Naturalist*. 138, 15–36.
- Marden, J. H. (1989) Bodybuilding Dragonflies: Costs And Benefits Of Maximizing Flight Muscle. *Physiological Zoology*. 62, 505- 521.
- Martinez-Lendech, N., Córdoba-Aguilar, A. & Serranomenezes, M. A. (2007) Body Size And Fat Reserves As Possible Predictors Of Male Territorial Status And Contest Outcome In The Butterfly *Eumaeus Toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal Of Ethology*. 25, 195–199.
- Mcadam, A. G., Boutin, S., Réale, D., & Berteaux, D. (2002). Maternal Effects And The Potential For Evolution In A Natural Population Of Animals. *Evolution*, 56(4), 846–851.
- Miaoulis, I.N., Heilman, B.D., 1998. Butterfly Thin Films Serve As Solar Collectors. *Annals Of The Entomological Society Of America* 91, 122–127. <https://doi.org/10.1093/aesa/91.1.122>
- Mitra K, Verma A (1981): Effect Of Temperature And Relative Humidity On The Development Of Sugarcane Stalk Borer *Chilo Auricilius* Dugd. *Indian J Ecol* 8: 217–222.
- Mousseau, T. A., & Dingle, H. (1991). Maternal Effects In Insect Life Histories. *Annual Review Of Entomology*, 36(1), 511–534.
- Murphy, D.D., Launer, A.E. & Ehrlich, P.R. (1983) The Role Of Adult Feeding In Egg Production And Population Dynamics Of The Checkerspot Butterfly *Euphydryas Editha*. *Oecologia*, 56, 257–263.
- Niitepõld K, Smith AD, Osborne JL Et Al. (2009) Flight Metabolic Rate And Pgi Genotype Influence Butterfly Dispersal Rate In The Field. *Ecology*, 90, 2223–2232.
- Niitepõld, K. & Hanski, I. (2013) A Long Life In The Fast Lane: Positive Association Between Peak Metabolic Rate And Lifespan In A Butterfly. *Journal Of Experimental Biology*. 216, 1388–1397.
- Nijhout, H. F. & Emlen, D. J. (1998) Competition Among Body Parts In The Development And Evolution Of Insect Morphology. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* . 95, 3685–3689.
- Oberhauser, K. S. (1997) Fecundity, Lifespan And Egg Mass In Butterflies: Effects Of Male-Derived Nutrients And Female Size. *Functional Ecology*. 11, 166–175.

- Overgaard J, Srensen JG (2008) Rapid Thermal Adaptation During Field Temperature Variations In *Drosophila Melanogaster*. *Cryobiology*, 56, 159–162.
- Pappas, M. L., Broufas, G. D., & Koveos, D. S. (2008). Effect Of Temperature On Survival, Development And Reproduction Of The Predatory Lacewing *Dichochrysa Prasina* (Neuroptera: Chrysopidae) Reared On *Ephestia Kuehniella* Eggs (Lepidoptera: Pyralidae). *Biological Control*, 45(3), 396–403.
- Parmesan, C. (2006). Ecological And Evolutionary Responses To Recent Climate Change. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*, 37(1), 637–669.
- Partridge, L., French, V., 1996. Thermal Evolution Of Ectotherm Body Size: Why Get Big In The Cold?, In: Johnston, I.A., Bennett, A.F. (Eds.), *Animals And Temperature*. Cambridge University Press, Pp. 265–292. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511721854.012>
- Petit, S., Moilanin, A., Hanski, I. & Baguette, M. (2001) Metapopulation Dynamics Of The Bog Fritillary Butterfly: Movements Between Habitat Patches. *Oikos*. 92, 491–500.
- R Core Team, (2017) R: A Language And Environment For Statistical Computing Foundation For Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rafferty, N. E., Caradonna, P. J., & Bronstein, J. L. (2014). Phenological Shifts And The Fate Of Mutualisms. *Oikos*, 124(1), 14–21.
- Roff, D. A. (1991) Life History Consequences Of Bioenergetic And Biomechanical Constraints On Migration. *American Zoologist*. 31, 205–215.
- Rolff, J. (2002) Bateman's Principle And Immunity. *Proceedings Of The Royal Society Of London B: Biological Sciences*. 269, 867–872.
- Ronkay, L., (1997) Nemzeti Biodiverzitás Monitorozó Rendszer VII. Lepkék, Budapest, Magyar Természettudományi Múzeum, 70.
- Roy, D. B., & Sparks, T. H. (2000). Phenology Of British Butterflies And Climate Change. *Global Change Biology*, 6(4), 407–416.
- Rönn, J., Katvala, M. & Anquist, G. (2007) Coevolution Between Harmful Male Genitalia And Female Resistance In Seed Beetles, *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*. 104(26), 10921–10925.
- Saastamoinen, M., Ikonen, S. & Hanski, I. (2009). Significant Effects Of Pgi Genotype And Body Reserves On Lifespan In The Glanville Fritillary Butterfly. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*. 276, 1313–1322.
- Sakwińska, O. Persistent Maternal Identity Effects On Life History Traits In *Daphnia*. *Oecologia* 138, 379–386 (2004).
- Sarfraz, M., Dossall, L.M. & Keddie, B.A. (2007) Resistance Of Some Cultivated Brassicaceae To Infestations By *Plutella Xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal Of Economic Entomology*. 100, 215–224.
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., & Charnov, E. L. (2004). Effects Of Body Size And Temperature On Population Growth. *The American Naturalist*, 163(3), 429–441.
- Schmidt-Nielsen K. (1984) *Scaling. Why Is Animal Size So Important?* Cambridge: Cambridge University Press
- Sinclair, B.J., Vernon, P., Jaco Klok, C., Chown, S.L., 2003. Insects At Low Temperatures: An Ecological Perspective. *Trends In Ecology & Evolution* 18, 257–262.
- Slansky, F., Jr. (1993). Nutritional Ecology: The Fundamental Quest For Nutrients. In: Stamp, N. E., And Casey, T. M. (Eds.), *Caterpillars. Ecological And Evolutionary Constraints On Foraging*. Chapman And Hall, New York, Pp. 29–91.
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., & Filella, I. (2005). Butterflies Highlight The Conservation Value Of Hay Meadows Highly Threatened By Land-Use Changes In A Protected Mediterranean Area. *Biological Conservation*, 126(2), 234–246.
- Steigenga, M.J., Fischer, K., 2007. Ovarian Dynamics, Egg Size, And Egg Number In Relation To Temperature And Mating Status In A Butterfly. *Entomol. Exp. Appl.* 125, 195–203.
- Steigenga, M.J., Fischer, K., 2009. Fitness Consequences Of Variation In Developmental Temperature In A Butterfly. *Journal Of Thermal Biology* 34, 244–249. <https://doi.org/10.1016/J.jtherbio.2009.03.001>
- Steigenga, M.J., Zwaan, B.J., Brakefield, P.M., Fischer, K., 2005. The Evolutionary Genetics Of Egg Size Plasticity In A Butterfly: Evolutionary Genetics Of Egg Size Plasticity. *Journal Of Evolutionary Biology* 18, 281–289.

- Stjenholm, 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, 363-380.
- Tammaru, T., Esperk, T. & Castellanos, I. (2002) No Evidence For Costs Of Being Large In Females Of *Orgyia* Spp. (Lepidoptera: Lymantriidae): Larger Is Always Better. *Oecologia*, 133, 430–438.
- Tammaru, T., Kaitaniemi, P., Ruohomäki, K., Ruohomäki, K., 1996. Realized Fecundity In *Epirrita Autumnata* (Lepidoptera: Geometridae): Relation To Body Size And Consequences To Population Dynamics. *Oikos* 77, 407.
- Thomson, J. D. (2010). Flowering Phenology, Fruiting Success And Progressive Deterioration Of Pollination In An Early-Flowering Geophyte. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3187–3199.
- Usherwood, P. N. R. (1975) *Insect Muscle*. Academic Press, London.
- Valimäki, P. & Itämiä, 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.
- 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.
- Wasserthal, L.T., 1975. The Rôle Of Butterfly Wings In Regulation Of Body Temperature. *Journal Of Insect Physiology* 21, 1921–1930.
- Westwood, A. R., & Blair, D. (2010). Effect Of Regional Climate Warming On The Phenology Of Butterflies In Boreal Forests In Manitoba, Canada. *Environmental Entomology*, 39(4), 1122–1133.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999) Program MARK: Survival Estimation From Populations Of Marked Animals. *Bird Study*, 46, 120–138.
- Wickman, P. O. & Karlsson, B. (1987) Changes In Egg Colour, Egg Weight And Oviposition Rate With The Number Of Eggs Laid By Wild Females Of The Small Heath Butterfly. *Coenonympha Pamphilus*. *Ecological Entomology*, 12, 109-114.
- Wickman, P. O. & Karlsson, B. (1989) Abdomen Size, Body Size And The Reproductive Effort Of Insects. *Oikos*, 56(2), 209-214.
- Wickman, P. O. (1992) Sexual Selection And Butterfly Design – A Comparative Study. *Evolution*, 46, 1525–1536.
- Wigglesworth, V. B. 1984. *Insect Physiology*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Willmer, P., (2011) *Pollination By Butterflies And Moth*. In *Pollination And Floral Ecology*. Princeton, Princeton University Press. 322–326.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., & Monserrat, V. J. (2005). Changes To The Elevational Limits And Extent Of Species Ranges Associated With Climate Change. *Ecology Letters*, 8(11), 1138–1146.
- Wilson, R. S., & Franklin, C. E. (2002). Testing The Beneficial Acclimation Hypothesis. *Trends In Ecology & Evolution*, 17(2), 66–70.
- Winkler, K., Wäckers, F. L., Kaufman, L. V., Larraz, V. & Van Lenteren, J. C. (2009) Nectar Exploitation By Herbivores And Their Parasitoids Is A Function Of Lower Species And Relative Humidity. *Biological Control*, 50, 299–306.
- Wolf, J. B., Brodie III, E. D., Cheverud, J. M., Moore, A. J., & Wade, M. J. (1998). Evolutionary Consequences Of Indirect Genetic Effects. *Trends In Ecology & Evolution*, 13(2), 64–69. Doi:10.1016/S0169-5347(97)01233-0
- Woods, H. A., & Harrison, J. F. (2002). Interpreting Rejections Of The Beneficial Acclimation Hypothesis: When Is Physiological Plasticity Adaptive? *Evolution*, 56(9), 1863–1866.
- Zera, A. J. & Harshman, L. G. (2001) The Physiology Of Life History Trade-Offs In Animals. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*, 32, 95-126.
- Zografou, K. (2015). Who Flies First? – Habitat-Specific Phenological Shifts Of Butterflies And Orthopterans In The Light Of Climate Change: A Case Study From The South-East Mediterranean Lepidoptera And Orthoptera Phenology Change. *Ecological Entomology*, 40, 562–574.

10. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Kis Jánosnak, valamint a lepkés csoport többi tagjának, Pásztor Katának, Vajna Flórának, Górnak Ádámnak és Szigeti Viktornak a kis Apolló-lepke jelölés-visszalátás adatainak felvételét, a testméret változók mérésében nyújtott terjedelmes munkát és a sok jó tanácsot, amivel elláttak. Hálás köszönettel tartozom Dr. Kőrösi Ádám társtémavezetőmnek a túlélés elemzésben nyújtott rengeteg segítségéért és türelméért. Köszönöm továbbá a biológus évfolyam-társaimnak, akik kedvességükkel, odaadásukkal és biztatásukkal lehetővé tették, hogy kitartsak a végsőkig.

Lezárás dátuma: 2020. 04. 24.

11. Függelék

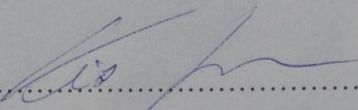
		Hőmérséklet			Relatív páratartalom			
		Év	min	med	max	min	med	max
Nappali	pct 10	2017	6,82	14,15	21,67	41,55	61,53	88,15
		2018	10,47	19,61	23,55	35,32	50,73	85,17
		2019	8,72	14,78	21,4	21,8	64,21	87,82
	pct 50	2017	7,5	15,88	23,8	46,73	66,23	90,9
		2018	13,65	23,34	25,9	39,03	56,55	91,2
		2019	9,83	16,96	24,15	24,13	71,7	92,8
	pct 90	2017	9,5	17,69	24,82	55,4	72,97	93,05
		2018	15,16	24,89	27,5	50,38	66,08	91,75
		2019	10,73	18,58	25,7	28,05	80,67	96,36
Éjszakai	pct 10	2017	3,75	11,85	14,9	52,69	67,03	88,48
		2018	9,85	13,4	16,5	48,7	64,48	80,08
		2019	4,4	10,89	14,55	34,99	75,38	94,48
	pct 50	2017	6,15	13,48	17,25	62,33	77,4	77,4
		2018	11,28	15,44	18,65	57,4	71,84	87,55
		2019	6,7	12,83	16,41	37,5	86,36	96,8
	pct 90	2017	8,86	16,38	20,75	69,61	83,67	94,35
		2018	13,62	19,09	21,81	67,3	78,41	90,15
		2019	9,5	15,1	19,2	40,85	91,11	97,4

Függelék 1. ábra: 2017-től 2019-ig különböző hőmérséklet és páratartalom változók minimuma, mediánja és maximuma.

Témavezetői ellenjegyzés

Alulírott, Kis János igazolom, hogy Zorkóczy Orsolya Krisztina Az időjárás, a testméret és a túlélés kapcsolata kis Apolló-lepke imágóknál című szakdolgozatát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2020. 04. 23.



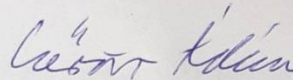
.....
.....

ÁTE Biológia Intézet, Ökológiai Tanszék

Témavezetői ellenjegyzés

Alulírott, Kőrösi Ádám igazolom, hogy Zorkóczy Orsolya Krisztina Az időjárás, a testméret és a túlélés kapcsolata kis Apolló-lepke imágóknál című szakdolgozatát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2020. 04. 23.



MTA-ELTE-MTM, Ökológiai Kutatócsoport