

Diplomamunka

Somlay Dorottya Eszter
2021

Állatorvostudományi Egyetem

**Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) termete, kora és párzási
dugójának típusa közötti kapcsolat**

Készítette: Somlay Dorottya Eszter

Témavezetők:

Dr. Kis János, tudományos főmunkatárs

Gór Ádám, PhD hallgató

Állatorvostudományi Egyetem, Ökológiai Tanszék

Budapest, 2021

Tartalom

1. Bevezetés	3
1.1. Ivari konfliktus	3
1.2. Párörzés	5
1.3. Testméret	6
1.4. Kor	6
1.5. Ivararány és repülési idő	6
2. Célkitűzések	7
3. Anyag és módszer	9
3.1. Helyszín és idő	9
3.2. Befogási módszerek	10
3.3. Mérések	10
3.4. Adatelemzés	12
4. Eredmények	13
4.1. Nöstények ismeretlen párokkal	13
4.1.1. Párzási képlet és testméret	14
4.1.2. Párzási képlet és repülési időszak	14
4.1.3. Pajzshossz és testméret	17
4.2. Ismert párok	18
4.2.1. Párzási képlet és testméret	18
4.2.2. Pajzshossz és testméret	19
4.2.3. Párzási képlet és kor	19
4.3. Két minta összehasonlítása	20
5. Értékelés	21
5.1. Konklúzió	23
6. Összefoglalás	23
7. Abstract	25
8. Saját munka és köszönetnyilvánítás	26
9. Irodalomjegyzék	27
10. Konzulensi ellenjegyzés	33

1. Bevezetés

1.1. Ivari konfliktus

Az evolúció során kialakult ivaros szaporodás jelentős mérföldkőnek tekinthető az ősbíró jellegű ivartalan szaporodáshoz képest. Egy folyamatosan változó környezetben előny a fenotípusos és a genetikai változatosság, mivel így valószínűbb, hogy az utódok egy része életben marad, és később szaporodhat (Moseley, 1886; Smith, 1971; Smith, 1978). Ez a nyereség felülmúlja költségeit, a gamétatermeléshez szükséges idő-, anyag- és energiabefektetést, illetve az esetlegesen kialakuló kedvezőtlen génkombinációkat (Goddard, et al., 2005; Lively & Morran, 2014). Az ivaros szaporodáshoz szükséges ivarsejtek diszruptív szelekcióval két különböző típusra váltak szét: mikrogaméták és makrogaméták alakultak ki (anizogámia) (Kodric-Brown & Brown, 1987; Subramoniam, 2017). A mikrogaméták a kisebb hím ivarsejtek, mozgásra képesek, egy sejtre nézve előállításuk kevésbé költséges, mennyiségük viszont általában jelentős (Parker, et al., 1972; Matsuda & Abrams, 1999). A makrogaméták, a nagyobb méretű női ivarsejtek, mozdulatlanok, általában sok tápanyagot tartalmaznak, tehát előállításuk sejtenként költségesebb, viszont kisebb mennyiségben termelődnek (Liker, et al., 2015; Sutton & Wilson, 2018). Az anizogámiából adódó eltérő tulajdonságaik és a gaméták különböző előállítási költségei miatt az ivarok között jelentős evolúciós érdekellentét lép fel (Parker, 1979) a párválasztás, párosodás során. Mindkét ivar célja saját szaporodási sikerének maximalizálása, az ezt megvalósító optimális stratégia azonban eltérő és gyakran egymással ellentétes, ezért konfliktushoz vezethet a párosodás során (ivari konfliktus) (Chapman, 2006; Kokko & Jennions, 2014; Hosken, et al., 2019).

A hímek gyakori stratégiája, hogy minél több nőténnyel való párzásra törekednek, ezzel szemben a nőtények párjuk minőségét helyezik előtérbe (Chapman, et al., 2003). Leggyakoribb viselkedésbeli megnyilvánulása ezen stratégiáknak a hímek nőtényekért való versengése, illetve a nőtények válogatása lehetséges partnereik közül – gyakran éppen a versengés kimenetele alapján. Ettől számos eltérés ismert, például a levéljáró madarak (*Jacaniidae*) családjánál, ahol a „hagyományos” nemi szerepek felcserélődtek (sex-role reversal): míg a hím költ és őrzi a tojásokat, a nőtények területüket és párjaikat védve vetekednek rivális nőtényekkel (Butchart, 2000; Emlen & Wrege, 2004). A hímek versengését számos ezen okból kialakult adaptáció segíti elő, például versenytársakat elűzni képes „fegyver” növesztése, az ejakulátum összetételének optimális termelése, illetve testméretük maximalizálása (Smith & Price, 1973; Suzaki, et al., 2013; Edward, et al., 2015). A hatékonyan

szaporodó egyedek genotípusai, illetve fenotípusai fognak elterjedni a következő generációkban (Kawagoe, et al., 2001; Chapman, et al., 2003).

Ezek az adaptációk azonban mindkét ivar számára költségesek lehetnek: ez a konfliktusból származó „gender load” (Rice & Chippindale, 2002; Long, et al., 2006), ami szerint a versengő ivaron belül a párosodásért folytatott versengés miatt mindkét ivarnak magasabb lesz a párosodásra fordított költsége, mintha a két ivar egymással kizárólag kooperálna. A hímek közötti versengés nőstényekre mért negatív hatása adódhat különböző sérülésekből viaskodás közben, mint például a tőkésrécéknél (*Anas platyrhynchos*): a gácsérok a tojók hátán küzdve versengenek, miközben a tojót gyakran víz alá tapossák, és a tojó megfulladhat (Denk, 2005). Továbbá negatív hatás adódhat a párzás során szerzett sérülésből, mint például a szójazzsizsik (*Callosobruchus maculatus*) esetében, ahol a hím tüskés buzogányszerű, szklerotizált párzószerve sérüléseket okozhat a nőstényben a párzás során (Crudgington & Siva-Jothy, 2000). Ezen költségek elkerülésére szolgáló adaptációk és ellenadaptációk számos fajnál és mindkét ivarnál kialakultak, azaz folyamatos koevolúciós útra következtethetünk (Lessells, 2006). Ilyen például az ágyi poloska (*Cimex lectularius*) nőstény spermalege szerve, ami elhegesedett szövettel védi az egyedet a párzás során bekerülő patogénektől (Reinhardt, et al., 2003).

Gyakori, hogy a nőstények több különböző hímekkel párosodnak (poliandria). Ez három fő okból történhet: jobb minőségű hímekkel való párosodás, utódaik genetikai diverzitásának, ebből adódóan fluktuáló környezetben való túlélésének biztosítása, valamint az ellenállással járó sérülések elkerülése végett (Arnqvist & Nilsson, 2000; Fedorka & Mousseau, 2002; Slatyer, et al., 2011). Ezen kívül a megtermékenyítésre fel nem használt ejakulátum összetevőit képesek olyan módon hasznosítani, ami saját fitneszük szempontjából rendkívül előnyös (Birkhead & Pizzari, 2002). Rovaroknál poliandria esetén – kevés kivételtől eltekintve; például kétfoltú tücsköknél (*Gryllus bimaculatus*) (Simmons, 1987) – általában az utolsó hímtől származó spermiumok termékenyítik meg a legtöbb petesejtet, a korábbi párosodásból fennmaradó spermiumok tehát kiszorulnak (Labine, 1966; Parker, 1970; Sims, 1979; Gowaty, 2012): ez az utolsó hím előnye. Ezen fajoknál a hímek célja, hogy saját genetikai állományuk továbbítása után az összes lehetséges jövőbeli párzást megakadályozzák vagy legalább késleltessék (Takami, et al., 2008). Erre kialakult evolúciós viselkedésmintázat többek között a párörzés (Parker, 1970).

1.2. Párörzés

A nőtények monopolizálása a párörzés során számos taxonnál ismert az állatvilágban (pl. emlősöknél [Nichols, et al., 2010], madaraknál [Hoi, et al., 2010], halaknál [Alonzo & Warner, 2000] és rovaroknál is [Thornhill & Alcock, 1983; Simmons, 2000]). Hím jelenlétet igénylő, párzás előtti párörzés van például a medaka halaknál (pl. *Oryzias latipes*; Yokoi, et al., 2016), illetve a *Gammarus* rákok egyes fajainál (pl. *Gammarus lawrencianus*), utóbbinál a hímek a még ivaréretlen nőtényt őrzik (Dunham, et al., 1986). Háremtartó stratégiát figyelhetünk meg például a déli elefántfókáknál (*Mirounga leonina*), ahol a hímek több nőtény feletti kizárólagos dominanciáért versengenek, védelmezik a megszerzett nőténycsoportot riváisaikkal szemben (Galimberti, et al., 2007). Teljes párzási időszakra terjedő párörzés például a mezei tücsöknél (*Gryllus campestris*) ismert, ahol kizárólag párosodási időszak alatt tartózkodnak közös járatban a nőtény és hím egyedek, egyébként szoliter életmódot folytatnak (Zuk, 2011). Hasonló viselkedés figyelhető meg az afrikai elefántoknál (*Loxodonta africana*), szintén csak párzási időszakban szegődnek az egyébként magányos hímek a nőténycsordákhoz (Poole, 1989; Vidya & Sukumar, 2005). A párzás után történő párörzés egyik módja annak időbeli kiterjesztése, ami a hím fizikai jelenlétét nem követeli meg a monopolizáláshoz. Ez gyakran a párzónyílást elzáró párzási dugóval valósul meg, ami egy igen változatos, fajspecifikus képlet az állatvilág számos taxonjánál (Poiani, 2006; pl. főemlősök [Dixson & Anderson, 2002; Parga, et al., 2006; Danzy, et al., 2009], rágcsálók [Voss, 1979; Sutter, et al., 2016], hüllők [Moreira & Birkhead, 2004; Knight, 2015], pókok [Knoflach & van Harten, 2001; Garcilazo-Cruz & Padilla, 2015], férgek [Timmermeyer, et al., 2010], rovarok [Labine, 1966; Parker, 1970; Ehrlich & Ehrlich, 1978; Drummond, 1984; Orr & Rutowski, 1991; Matsumoto & Suzuki, 1995; Orr, 1995; Carvalho, et al., 2017]).

Rovaroknál általánosan elterjedt képlet a párzási dugó, amire egyes fajoknál egy külső, nagyobb méretű képlet, azaz pajzs is épülhet, ami a dugó eltávolítását próbálja megakadályozni (Gór, 2019). Ez jellemző párörzési stratégia az *Acraea* (Pierre, 1985), illetve a *Parnassius* lepkegénuszok egyes fajainál (Boggs & Watt, 1981). Ezen fajok hím egyedei a dugó és a pajzs együttesével, azaz erényövvel (sphragis) biztosítják apaságukat (Orr, 1988; Orr, 1995; Vlašánek & Konvička, 2009; Carvalho, et al., 2017).

1.3. Testméret

Számos rovarfajnál a testméret, illetve a túlélés szoros összefüggésben van egymással (Roff, 1981; Chown & Gaston, 2010). Ha a nagyobb egyedek gyorsabbak, hatékonyabb táplálékkeresők és jobb túlélők lesznek, akkor ezen hímek a párosodásért folyó versengésben is várhatóan győzni fognak, míg a nőstények több, esetleg jobb túlélésű tojást képesek termelni, ezáltal magasabb lesz a nagyobb méretű egyedek rátermettsége mindkét ivarnál (Roff, 2001). Egy nagyobb nőstény nemcsak több és jobb minőségű tojás előállítására lesz képes, hanem hosszabb élete folyamán több tojás lerakására is juthat ideje (Honěk, 1993). A hímek szempontjából tehát feltehetően értékesebb egy nagyobb nőstény.

1.4. Kor

A fiatal, frissen kikelt rovarok általában több erőforrással rendelkeznek, melyet mozgásra, táplálkozásra, és legfőképp párosodásra használnak életük során. Általánosságban mind a hímek, mind a nőstények rendelkezésre álló erőforrásai – melyet ivarsejt és utód létrehozására fordíthatnak – fogynak életük során (Boggs, 1986), bár egyes fajok kivételnek tekinthetők (Rockstein & Miquel, 1973). A fiatal nőstények ezért feltehetően magasabb reprodukciós értékkel rendelkeznek, mint az idősek, mivel még sok forrás áll rendelkezésükre nagy mennyiségű és jó minőségű tojások előállításához (Boggs, 1986). A tojások képzéséhez szükséges fehérjékben található esszenciális aminosavak körülbelül 50%-a kizárólag lárvális táplálkozásból származik, tehát idősebb korban ez is korlátozhatja az ivarsejtek termelését (O'Brien, et al., 2002). A fiatal hímek ezzel párhuzamosan szintén több forrást képesek mind a párosodásba, mind párjuk monopolizálásába fektetni. Koruk előrehaladtával ez a rendelkezésre álló forrás csökken, így amennyiben egyáltalán még képesek párosodni, a maximális befektetés jóval kisebb lesz, mint a fiatalabb egyedeknél.

1.5. Ivararány és repülési idő

Rovaroknál gyakori stratégia a hímek korábbi megjelenése a populációban a nőstényekhez képest a szaporodási időszak során (protandria) (Wiklund & Fagerström, 1977; Bowden, 1979; Fagerström & Wiklund, 1982; Zonneveld & Metz, 1991). A repülési időszak elején jelentősen nagyobb lehet a hímek aránya a nőstényekhez képest, így intenzívebb közöttük a versengés a párosodásért. Amennyiben az utolsó hím termékenyíti meg a legtöbb tojást (rovarokra jellemző) poliandria esetén, mégis hogyan lehet előnyös a (szintén rovarokra jellemző) protandria? Ezt az ellentmondást párörzéssel lehet feloldani, ami gyakori rovar stratégia. Hogyha a hímek monopolizálják párjukat, a protandria feltételezett előnye számukra az, hogy már az első, újonnan kikelt, szűz nőstényekkel párosodhatnak, ezzel maximalizálva apaságukat.

A nőtények számára előnyös, hogy repülési időszakuk elején sok hím egyed van jelen, tehát tojásaik megtermékenyítése feltehetően hamar be fog következni, minimalizálva a reprodukció előtti pusztulás esélyét (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 2002; Larsen, et al., 2012). A populációban később megjelenő nőtények várható szaporodási sikere alacsonyabb (Carvalho, et al., 1998).

A repülési időszak előrehaladtával mindkét ivar túlélése (Zorkóczy, 2018) és fitnessze csökken, mivel a kevesebb tápanyagtartalékkal rendelkező, idős egyedek termékenysége jóval alacsonyabb fiatal társaiknál (Mitchell, 1981). Kevesebbet tudnak ivarsejt termelésbe fektetni, azok minősége és mennyisége jelentősen csökken, a megtermékenyítés sikerességével együtt (Bezemer, et al., 2005; Beukeboom, 2018). Amennyiben a megtermékenyítés sikeres, a nőtény csupán kevesebb tartalékkal ellátott, kisebb mennyiségű tojás lerakására lesz képes, így az utódok kikelése és túlélése is kevésbé lesz valószínű (Gilbert, 1984; Najafpour, et al., 2018). A repülési időszak végén az idősebb egyedek ezen kívül nehezebben mozognak, emiatt a párzások száma is kevesebb lehet, mint korábban (Kis J. publikálatlan; kis-Apolló lepkék).

2. Célkitűzések

Dolgozatomban azt vizsgálom, hogy a hímek kiterjesztett párörzésbe való befektetése függ-e a nőtények méretétől, saját méretüktől, illetve az egyedek korától és a párzási időszak előrehaladtától. Ennek megválaszolására egy olyan organizmusra van szükségem, amelynél eltérő, vizsgálható képletek vannak jelen, egyértelmű befektetési különbséggel.

Modellfajom a kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne*). Hímjei háromféle, méretükben eltérő képlettel zárhatják el a nőtények párzónyílását. A legkisebb, szabad szemmel alig látható, vékony hosszúkas képlet a filamentum (**1.a. ábra**), ami csak részlegesen zárja el a párzónyílást (Gór, 2019). Teljesen elzáró, szabad szemmel szintén alig látható képlet a dugó (**1.b. ábra**) (Ehrlich & Ehrlich, 1978; Orr, 1988; Orr, 1995; Gór, 2019), amire kívülről egy nagy, szabadszemmel is jól látható pajzs épülhet (**1.c. ábra**) (Orr, 1988; Orr, 1995; Vlašánek & Konvička, 2009; Gór, 2019). Feltételezzük, hogy ezek előállítási költsége is eltérő a méretbeli különbségekből adódóan.



1. ábra. Képlet típusok: **a)** Filamentum **b)** Dugó **c)** Pajzs (fényképek: Kis János)

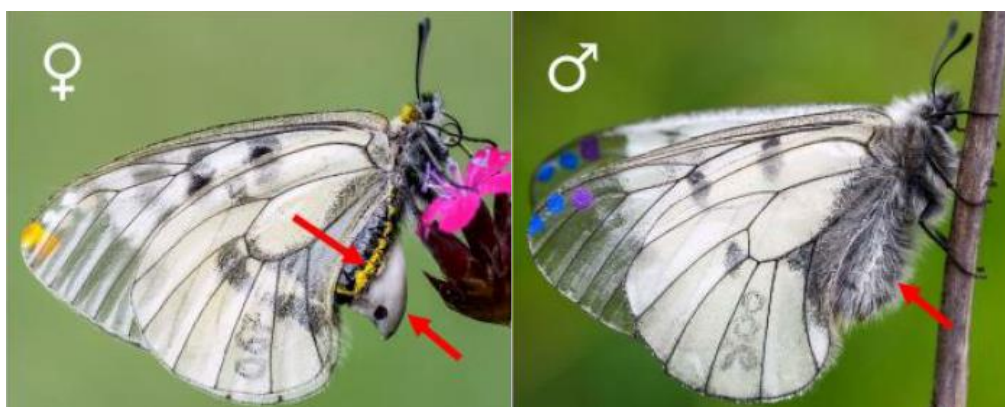
A kis Apollókra specifikus kérdéseim a következők: (i) a hím által készített képlet típusa asszociálható-e a nőstény testméretével? Feltételezésünk, hogy a nagyobb méretű nőstények reprodukív értéke magasabb (Roff, 2001), ezért a hímek nagyobb képlettel próbálják azokat lezárni, azaz nagyobb valószínűséggel készítenek pajzsot ezekre az egyedekre, mint más képletet. (ii) Mivel a pajzsok méretében nagy a változatosság (Gór, 2019), azt várom, hogy a nagyobb méretű nőstények hosszabb pajzsot viselnek.

Ezen kívül vizsgáljuk még, hogy (iii) a repülési időszak asszociálható-e a párzási képletek egymáshoz viszonyított gyakoriságával. Feltételezzük, hogy kevesebb hím és több nőstény jelenlétében kevésbé érdemes befektetni a monopolizálásba, így a később repülő nőstények várhatóan ritkábban viselnek pajzsot, gyakrabban dugót vagy filamentumot, mert az ivararány kezdetben hím-, később nőstény-eltolt a protandria miatt (Gór, 2019).

Azon párzási eseményeknél, ahol a hím, illetve annak testméretei és a készített képlet is ismert, további feltételezéseink, hogy (iv) a nagyobb testméretű hímek többlet forrás készleteik miatt nagyobb befektetést igénylő pajzsot készítenek párjukra, illetve ezeket várhatóan a nagytestű nőstények fogják kapni, szemben a kisebb nőstényekre készített dugóval. (v) Amennyiben egy hím pajzsot készít az adott párzás során, ennek mérete szintén összefüggésben lesz a hím, illetve a nőstény testméretváltozókkal: a nagyobb hímek várhatóan nagyobb nőstényekre nagyobb pajzsot fognak készíteni, azaz többet fektetnek a monopolizálásba.

Végül kíváncsiak vagyunk arra is, hogy (vi) a hímek és a nőstények kora prediktálja-e a párzás során épített képlet típusát, valamint amennyiben pajzs kerül a nőstényre, annak méretét. Feltételezzük, hogy a fiatalabb hímek inkább nagyobb pajzsot fognak készíteni, illetve ezeket várhatóan fiatalabb nőstények fogják kapni.

A kis Apolló-lepke a pillangók családjához (Papilionidae) tartozó IUCN Vörös Listán szereplő védett faj. Az ivarok könnyen elkülöníthetők a megfigyelő számára (**2-3. ábra**) (Weiss, 1999). Európában és Közép-Ázsiában él. Részben napos, nyitott és részben hűvösebb, bokros, zárt erdős élőhelyeket kedvelnek (Weiss, 1999; Vlašánek, et al., 2009), mivel nektárban gazdag tápnövényeik napos réteken, míg lárvális tápnövényeik erdősebb területeken találhatók (Ronkay, 1997; Konvička & Kuras, 1999; Szigeti, et al., 2018; Szigeti, 2018). Hazánkban áprilistól júniusig repül.



2-3. ábra. Balra fekete pöttyel jelölt pajzsot viselő nőstény kis Apolló-lepke sárga pikkelyekkel az oldalán. Jobbra a szőrösebb hím. (fényképek: Górád Ádám)

A hímek őrjáratózó repüléssel keresnek nőstény egyedeket, amelyek a párzás után lárvális tápnövényeik, keltikék (*Corydalis* spp.) közelében, erdősebb, zártabb helyen található avarra, fűszálakra, illetve fakéregre tapasztják tojásaikat (Bergström, 2005). 50–60 tojásukat néhány napos vagy hetes életük során rakják le; a tojások telelnek át, a hernyók kora tavasszal kelnek ki.

3. Anyag és módszer

3.1. Helyszín és idő

Jelölés-visszafogás módszerrel dolgoztunk Hegyesden a Visegrádi-hegységben (47°45'22.7"N, 19°2'53.4"E) 2015 és 2020 között egy erdővel övezett réten, ahol a visszalátási valószínűség magas. A repülési időszak hossza évente változó volt: áprilisban kezdődött és vagy május végén, vagy június elején ért véget.

3.2. Befogási módszerek

A jelöletlen egyedeket lepkehálóval befogtuk, majd a mérések és egyedi jelölés (**4. ábra**) után szabadon engedték. Az elengedett lepkék viselkedésében változást a természeteshez képest nem észleltünk.

3.3. Mérések

A filamentumok vagy dugók jelenlétét fotókkal azonosítottuk (Nikon D7000 gépvázzal és egy Micro Nikkor 60mm f/2.8G ED AF-S, vagy egy Sigma 105mm f/2.8 EX DG OS HSM Macro objektívvel). A pajzzsal rendelkező nőtények pajzshosszát tolómérővel mértük. A nőtények első olyan állapotával dolgoztunk, amikor filamentumot, dugót vagy pajzsot lehetett megfigyelni.

Testméret-változóink közül a szárnyhosszt mértük először szárnytőhöz illesztett, szárnycsúcsig tartó, skálázott, saját készítésű 0,2 mm beosztású vonalzóval (**4. ábra**). Ezt követően az egyedeket altatás nélkül kiterjesztett szárnyakkal rögzítettük (**5. ábra**), a további méréseket milliméter-skála mellett makrofényképekkel végeztük a FIJI – ImageJ programmal. A pödörnyelvet (proboscis) oldalnézetből fényképeztük, miután a proboscist kampó segítségével kihúztuk (**6. ábra**). A torszélesség mérése tolómérővel, a lepke torának két legtávolabbi oldalsó pontja között történt (**7. ábra**). A fejszélesség becsléséhez a két szem külső szegélye közt a legnagyobb távolságot mértem, képenként három mérés átlagával számoltam (**8. ábra**). A tömeg mérését ékszerész-mérleggel végeztük ~3 mg pontossággal. Az egyedek kora az adott példány első megfigyelése és az adott megfigyelés napja között eltelt napok száma. A kor itt minimum becslés, feltételezzük, hogy az egyedeket már születésük napján befogjuk, ami az egyedek jelentős részénél valószínűleg teljesül.

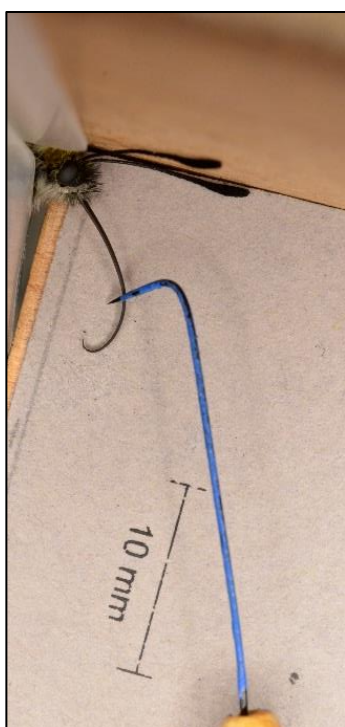
A kis Apolló-lepke természetvédelmi státuszát tekintve mérsékelten fenyegetett faj, Magyarországon védett, a kutatás természetvédelmi hatósági engedélyszáma: KTVF: 31430/2014.



4.ábra. Szárnyhossz mérése
(fényképek: Kis János)



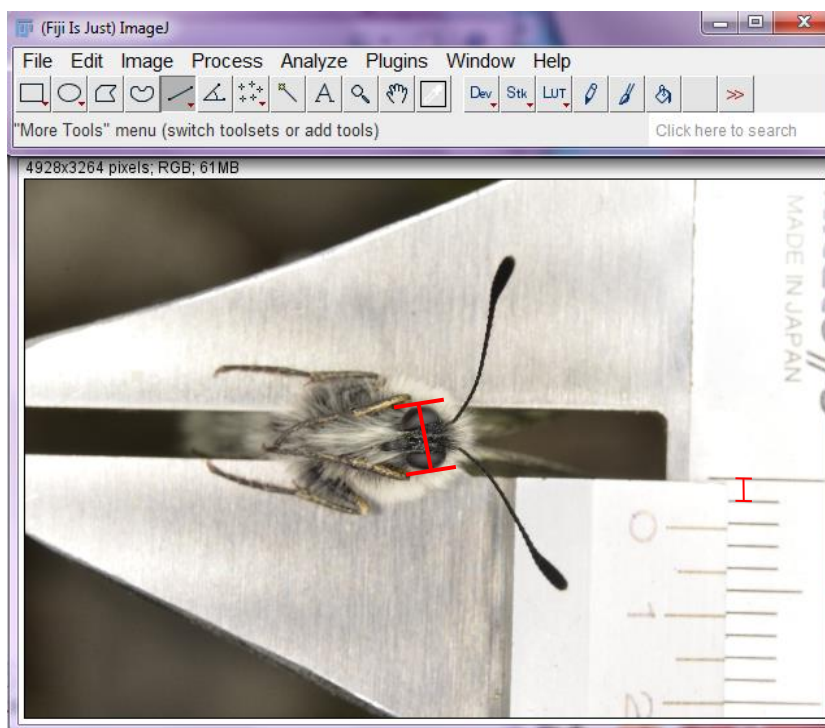
5.ábra. Kiterjesztett szárnyak rögzítése
makrofényképek készítéséhez (fényképek: Kis János)



6.ábra. Pödörnyelv kihúzása
(fényképek: Kis János)



7.ábra. Torszélesség mérése, fejszélesség méréséhez
fénykép készítése (fényképek: Kis János)



8.ábra. Fejszélesség mérése FIJI - ImageJ programmal

3.4. Adatelemzés

Mivel korábbi eredmények alapján a filamentumok és a dugók hasonlóan gyakran cserélődtek egy egyeden belül, míg a pajzsok jóval ritkábban, így hatékonyságuk a pár őrzésében hasonló lehet (Gór, 2019). Méretük és feltételezett energiabefektetésük is közel azonos, legalábbis nagyságrendekkel kisebb a pajzshoz viszonyítva, így az adatelemzés során a filamentumokat és dugókat egy alacsony befektetésű-képlet kategóriába vontuk össze „dugó” néven, ezért innentől a „dugó” csoport alatt „dugó vagy filamentum” értendő. Az elemzések során a nőstények populációba való belépésekor megfigyelt első képletét vettük figyelembe.

Logisztikus regresszióval vizsgáltuk, hogy prediktálják-e a különböző testméretek és a repülési időszak kezdetétől eltelt napok száma azt, hogy egy nőstény először pajzsot vagy dugót kap. Függő változónk a párzási képlet típusa (dugó vagy pajzs) egy adott nőstényen. Magyarázó változóink egyrészt a nőstény testméretváltozók (szárny- és pödörnyelv hossz, tor- és fejszélesség, illetve tömeg), másrészt a repülési időszak elejétől eltelt napok száma. A végső modellt minden évre backward-szelekcióval választottuk ki. Lineáris regresszióval állapítottuk meg, hogy a nőstény termetét meghatározó testméretváltozók függvényében a pajzs hossza miként változott. Ezt a modellt minden évre külön-külön, illetve összesítve 2015-től 2020-ig testméretváltozókra osztva is vizsgáltuk. Jelentős korreláció a magyarázó változók között nem volt, így nem kellett erre korrigálnunk.

Az ismert pároknál logisztikus regresszióval vizsgáltuk, hogy prediktálják-e a különböző testméretek, illetve az egyedek kora azt, hogy egy nőtény először pajzsot vagy dugót kap. Független változónk a készített párzási képlet típusa (dugó vagy pajzs) egy adott párzás során. Magyarázó változóink a hím és nőtény testméretváltozók (szárny- és pödörnyelv hossz, tor- és fejszélesség, illetve tömeg), valamint a hím és a nőtény egyedek kora, napokban. A végső modellt backward-szelekcióval választottuk ki. Lineáris regresszióval állapítottuk meg, hogy amennyiben pajzs készült a párzás során, a hím és nőtény termetét meghatározó testméretváltozók és koruk függvényében miként változott annak hossza. Jelentős korreláció a magyarázó változók között nem volt, így nem kellett erre korrigálnunk.

Az ismert párokat és azon nőtényeket, ahol a párzótárs nem ismert, Fisher-féle egzakt teszttel hasonlítottuk össze. A megfigyelt dugó- és pajzs arányok alapján vizsgáltuk, hogy a kis, ismert párokból származó minta reprezentatív-e a teljes populációra.

4. Eredmények

4.1. Nőtények ismeretlen párokkal

Évente eltérő számú nőtény egyeddel dolgoztunk, ezek összesítése alább látható (**1. táblázat**), a használt modellekben ezek voltak a mintaelemszámok. A vizsgálatban csak olyan nőtények szerepeltek, amelyek életük során legalább egy pajzzsal vagy dugóval rendelkeztek, ezeken felül több nőtény volt jelen a populációban. 2015–2020-ig összesen 492 nőtényt figyeltünk meg, ebből 445-el dolgoztunk az elemzések során, tehát 6 év alatt 47 egyedet nem vizsgáltunk, mivel ezeken megfigyelési időszakunk alatt egyáltalán nem volt dugó vagy pajzs.

1. táblázat. Egyedszámok megfigyelt képlettípusonként; 2015–2020 évek

	Dugó	Pajzs	Vizsgálatban szereplő nőtények száma	Összes nőtény egyedszám
2015	26	51	77	84
2016	31	52	83	88
2017	20	56	76	87
2018	25	81	106	116
2019	24	50	74	83
2020	4	25	29	34
Összegyedszám:	130	315	445	492

4.1.1. Párási képlet és testméret

2015-ben gyakrabban kaptak pajzsot a szélesebb torú és szélesebb fejű nőtények, mint dugót. 2016-ban a tömeg mutatott szignifikáns kapcsolatot a képlet típusával, tehát ebben az évben a nagyobb tömegű nőtények viseltek gyakrabban pajzsot, mint dugót, illetve marginálisan szignifikáns összefüggésben állt a nyelvhosszal: a hosszabb nyelvű nőtények gyakrabban viseltek pajzsot. 2019-ben hasonló marginálisan szignifikáns kapcsolatot mutatott a fejszélesség és a képlet típusa. A többi vizsgált testméretváltozó nem állt szignifikáns kapcsolatban a képlet típusával semelyik évben sem (**2. táblázat**). A 2020-as év nyelvhossz adatai még feldolgozás alatt vannak, így ennek a testméretváltozónak csak 2019-ig láthatók az eredményei.

2.táblázat. Párási képlet típusának kapcsolata a nőtények testméreteivel; 2015–2020 hatás átlag $\pm$ standard hiba; p -érték (logisztikus regresszió; dőlttel és félkövérrel szedtem a marginálisan szignifikáns, félkövérrel a szignifikáns hatásokat). A nyelvhossz változónál 2015–19 évi adatokkal dolgoztunk, a 2020-as mérések még nem állnak rendelkezésünkre

	Tor	Szárnny	Tömeg	Fej	Nyelv
2015	2.5 ± 1.2 $p = 0.034$	0.2 ± 0.2 $p = 0.219$	7.4 ± 8.9 $p = 0.409$	6.4 ± 2.5 $p = 0.011$	0.5 ± 0.5 $p = 0.257$
2016	1.2 ± 1.3 $p = 0.364$	0.1 ± 0.2 $p = 0.480$	25.7 ± 10.5 $p = 0.015$	3.9 ± 2.4 $p = 0.097$	0.7 ± 0.4 $p = 0.050$
2017	0.8 ± 1.5 $p = 0.609$	0.1 ± 0.2 $p = 0.484$	13.1 ± 10.9 $p = 0.231$	-1.1 ± 2.7 $p = 0.668$	0.7 ± 0.5 $p = 0.150$
2018	-0.5 ± 1.4 $p = 0.731$	-0.1 ± 0.2 $p = 0.540$	-5.3 ± 7.3 $p = 0.470$	$+1.3 \pm 2.3$ $p = 0.578$	0.02 ± 0.5 $p = 0.959$
2019	3.0 ± 1.9 $p = 0.109$	0.1 ± 0.2 $p = 0.438$	10.3 ± 6.3 $p = 0.100$	5.7 ± 3.0 $p = 0.057$	0.5 ± 0.4 $p = 0.233$
2020	7.6 ± 4.5 $p = 0.090$	0.6 ± 0.5 $p = 0.197$	14.1 ± 22.6 $p = 0.531$	6.3 ± 6.7 $p = 0.349$	NA

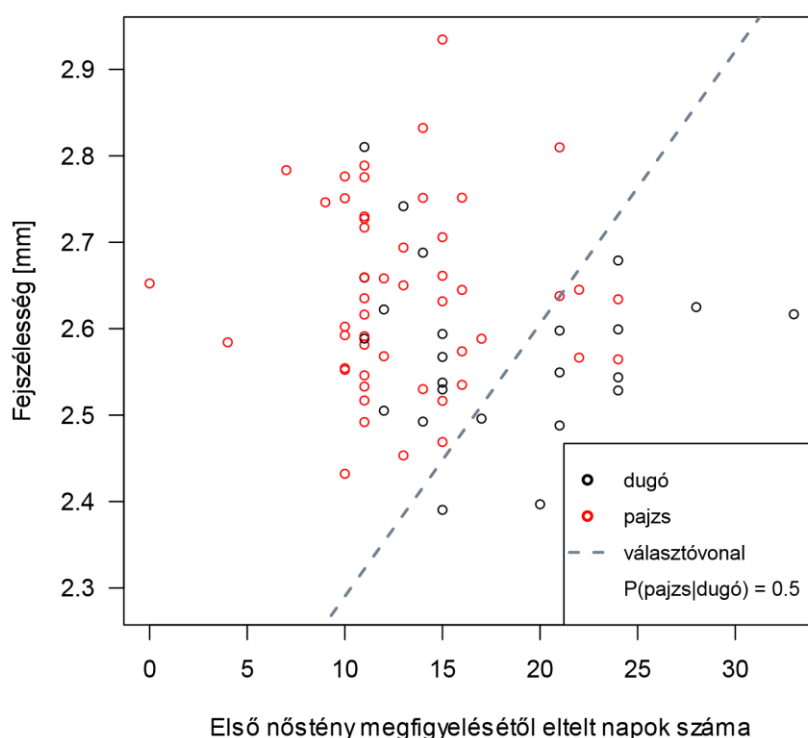
4.1.2. Párási képlet és repülési időszak

A populációméret mellett a repülési időszak kezdete és hossza is minden évben változott (Gór, 2019). A pajzsok gyakrabban fordultak elő a repülési időszak elején, mint később, az idő előrehaladtával pedig gyakoribb képletté vált a dugó a korai időszakhoz képest (Gór, 2019). Az, hogy egy adott nőtény dugót vagy pajzsot kapott, a 2020-as év kivételével (itt marginálisan szignifikáns kapcsolat volt), nem függött attól, hogy ez az esemény a repülési időszakon belül mikor történt (**3. táblázat**).

3.táblázat. Az évek hatása a párzási képlet típusának kapcsolatára az első nőtény megfigyelésétől eltelt napok számával; 2016–2020 hatás átlag $\pm$ standard hiba; p-érték (additív modell; dőlttel és félkövérrel szedtem a marginálisan szignifikáns hatást)

2016	2017	2018	2019	2020
-0.2 ± 0.4 0.668	0.4 ± 0.4 0.268	0.6 ± 0.4 0.110	0.1 ± 0.4 0.823	1.3 ± 0.7 0.054

Mivel a párzási képlet típusok időben egymáshoz képest máskor jelentek meg egyes években, újrakezeltük a képletek és a testméret hatását az első nőtény megjelenésétől eltelt napok számának figyelembevételével. Így a testméretváltozók közül már csak a 2015-ös fejszélesség mutatott marginálisan szignifikáns kapcsolatot a képlet típusával. A szélesebb fejű nőtények, amelyek korábban párosodtak, inkább pajzsot, a keskenyebb fejű, később párosodó egyedek inkább dugót kaptak a párosodás során. (**9. ábra**). Az első nőtény megfigyelésétől eltelt napok száma (2020-as év kivételével, ahol nagyon alacsony volt az egyedszám) minden évben szignifikáns kapcsolatot mutatott a képlet típusával: a repülési időszak elején párosodó nőtényeken tehát nagyobb valószínűséggel volt pajzs, mint dugó (**4. táblázat**).



9. ábra. Párzási képlet típus és a fejszélesség, illetve az első nőtény megfigyelésétől eltelt napok számának kapcsolata 2015-ben. Az ábrán a választóvonalról balra felfelé nő a pajzsviselés, jobbra lefelé a dugóviselés valószínűsége, a szaggatott vonalon mindkét állapot előfordulási valószínűsége 0.5

4. táblázat. Párási képlet típus és különböző testméretváltozók, illetve az első nőtény megfigyelésétől eltelt napok számának kapcsolata, 2015–2020; hatás átlag $\pm$ standard hiba; p-érték (logisztikus regresszió; dőlttel és félkövérrel szedtem a marginálisan szignifikáns, félkövérrel a szignifikáns hatásokat). A nyelv hossz változónál 2015–19 évi adatokkal dolgoztunk, a 2020-as mérések még nem állnak rendelkezésünkre

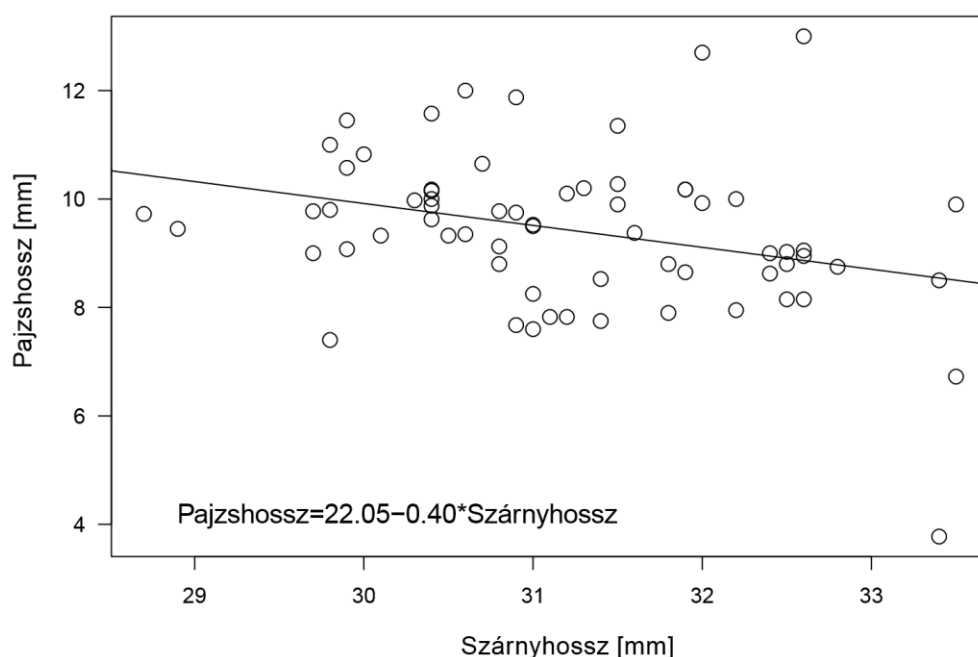
		Tor	Szárnny	Tömeg	Fej	Nyelv
2015	testméret	0.0 $\pm$ 1.4 0.999	0.2 $\pm$ 0.2 0.419	0.8 $\pm$ 12.5 0.949	5.1 $\pm$ 2.7 0.057	-0.3 $\pm$ 0.6 0.618
	idő	-0.1 $\pm$ 0.1 0.004	-0.1 $\pm$ 0.1 0.002	-0.1 $\pm$ 0.1 0.473	-0.2 $\pm$ 0.1 0.003	-0.2 $\pm$ 0.1 0.002
2016	testméret	-0.8 $\pm$ 1.8 0.646	0.1 $\pm$ 0.2 0.502	9.7 $\pm$ 11.8 0.409	0.1 $\pm$ 2.9 0.976	0.4 $\pm$ 0.4 0.418
	idő	-0.2 $\pm$ 0.1 < 0.001	-0.2 $\pm$ 0.1 < 0.001	-0.2 $\pm$ 0.1 0.002	-0.2 $\pm$ 0.1 < 0.001	-0.2 $\pm$ 0.04 < 0.001
2017	testméret	-2.7 $\pm$ 2.0 0.183	0.1 $\pm$ 0.2 0.426	9.3 $\pm$ 11.2 0.404	-3.2 $\pm$ 3.0 0.293	0.4 $\pm$ 0.5 0.445
	idő	-0.2 $\pm$ 0.1 0.002	-0.2 $\pm$ 0.1 0.003	-0.2 $\pm$ 0.1 0.172	-0.2 $\pm$ 0.1 0.002	-0.2 $\pm$ 0.1 0.005
2018	testméret	-1.7 $\pm$ 1.5 0.242	-0.1 $\pm$ 0.2 0.576	-15.3 $\pm$ 8.4 0.070	-1.6 $\pm$ 2.4 0.495	0.1 $\pm$ 0.5 0.875
	idő	-0.2 $\pm$ 0.1 0.006	-0.2 $\pm$ 0.1 0.020	-0.2 $\pm$ 0.1 0.008	-0.2 $\pm$ 0.1 0.012	-0.2 $\pm$ 0.1 0.011
2019	testméret	1.0 $\pm$ 2.0 0.613	-0.02 $\pm$ 0.2 0.927	-5.6 $\pm$ 8.0 0.482	2.9 $\pm$ 3.1 0.341	0.2 $\pm$ 0.5 0.727
	idő	-0.1 $\pm$ 0.03 0.001	-0.1 $\pm$ 0.03 < 0.001	-0.1 $\pm$ 0.04 < 0.001	-0.1 $\pm$ 0.03 0.007	-0.1 $\pm$ 0.03 < 0.001
2020	testméret	6.1 $\pm$ 6.2 0.326	0.6 $\pm$ 0.6 0.298	-13.7 $\pm$ 26.9 0.610	7.0 $\pm$ 8.2 0.395	NA
	idő	-0.6 $\pm$ 0.4 0.163	-0.6 $\pm$ 0.4 0.114	-0.7 $\pm$ 0.5 0.130	-0.6 $\pm$ 0.4 0.103	NA

4.1.3. Pajzshossz és testméret

Pajzsot viselő nőstényeknél a testméretváltozók nem álltak szignifikáns kapcsolatban a pajzs hosszával – a 2018-as év szárnyhosszán kívül, amikor a hosszabb szárnyú nőstények rövidebb pajzsot viseltek (5. táblázat, 10. ábra).

5.táblázat. Pajzshossz és különböző testméretváltozók kapcsolata 2015–2020; hatás átlag $\pm$ standard hiba (felső sor), p -érték (alsó sor; lineáris regresszió; félkövérrel szedtem a szignifikáns hatást). A nyelv hossz változónál 2015–19 évi adatokkal dolgoztunk, a 2020-as mérések még nem állnak rendelkezésünkre

	Tor	Szárny	Tömeg	Fej	Nyelv
2015	0.5 ± 1.01 0.602	-0.1 ± 0.2 0.442	-1.8 ± 10.3 0.862	0.1 ± 2.1 0.960	-0.1 ± 0.4 0.676
2016	-0.5 ± 2.0 0.787	0.2 ± 0.2 0.308	8.4 ± 11.6 0.476	1.3 ± 2.5 0.617	0.6 ± 0.5 0.199
2017	1.9 ± 1.2 0.121	-0.1 ± 0.1 0.633	3.4 ± 6.9 0.625	1.6 ± 2.1 0.442	0.2 ± 0.3 0.514
2018	-1.2 ± 1.1 0.257	-0.4 ± 0.2 0.010	-7.7 ± 6.2 0.219	0.4 ± 1.8 0.827	-0.4 ± 0.4 0.214
2019	1.8 ± 1.5 0.224	0.03 ± 0.2 0.860	7.4 ± 5.2 0.166	-1.9 ± 2.4 0.433	-0.2 ± 0.4 0.671
2020	3.9 ± 2.6 0.153	0.3 ± 0.2 0.164	17.1 ± 11.2 0.148	2.2 ± 3.9 0.589	NA



10. ábra. A pajzshossz kapcsolata a szárnyhosszal 2018-ban (lineáris regresszió)

Az eddigi évek összesített adatait is vizsgáltuk minden testméretváltozóra pajzshossz függvényében. Ezen modellek közül egyik sem mutatott szignifikáns összefüggést (**6. táblázat**).

6. táblázat. *Pajzshossz és különböző testméretváltozók kapcsolata 2015–2020 összesítve (hatás átlag $\pm$ standard hiba; p-érték). A nyelvhossz változónál 2015–19 évi adatokkal dolgoztunk, a 2020-as mérések még nem állnak rendelkezésünkre*

Tor	Szárny	Tömeg	Fej	Nyelv
0.5 $\pm$ 0.5 0.327	-0.1 $\pm$ 0.1 0.366	2.3 $\pm$ 3.0 0.446	0.5 $\pm$ 0.9 0.577	0.01 $\pm$ 0.2 0.963

4.2. Ismert párok

A 6 év során összesen 36 olyan párzási eseményt figyeltünk meg, ahol mind a hím, mind a nőstény testméretei ismertek. Az évenkénti párok száma az alábbi táblázat szerint alakultak (**7. táblázat**).

7. táblázat. *Megfigyelt ismert hímekkel történő párzások száma évenként*

2015	2016	2017	2018	2019	2020
2	5	6	6	14	5

4.2.1. Párzási képlet és testméret

A nagyobb tömegű hímek gyakrabban építettek egy adott nőstényre pajzsot, míg a kisebb hímek nagyobb valószínűséggel készítettek dugót egy párzás során, bár ez az összefüggés csak marginálisan volt szignifikáns. Ezen kívül egyik hím testméret sem állt szignifikáns összefüggésben a képlet típusával (**8. táblázat**).

A nőstények esetében szintén a nagyobb tömegűek kaptak inkább pajzsot, míg a kisebbek gyakrabban kaptak dugót, ez az összefüggés a hímekhez hasonlóan marginális szignifikanciát mutatott. Semelyik nőstény testméretváltozó nem prediktálta a képlet típusát (**8. táblázat**).

8. táblázat. Párási képlet típus és különböző testméretváltozók kapcsolata ismert párok esetében nőstényekre és hímekre; hatás átlag $\pm$ standard hiba; p-érték (logisztikus regresszió; dőlttel és félkövérrel szedtem a marginálisan szignifikáns hatásokat)

	Fejszélesség	Torszélesség	Tömeg	Nyelvhossz	Szárnnyhossz
Hím	-0.5 $\pm$ 3.33 0.872	3.4 $\pm$ 2.45 0.172	44.1 $\pm$ 24.76 0.075	-0.1 $\pm$ 0.64 0.936	-0.2 $\pm$ 0.28 0.462
Nőstény	2.4 $\pm$ 3.51 0.495	2.4 $\pm$ 1.80 0.185	12.8 $\pm$ 7.80 0.099	-0.3 $\pm$ 0.64 0.670	-0.1 $\pm$ 0.25 0.811

4.2.2. Pajzshossz és testméret

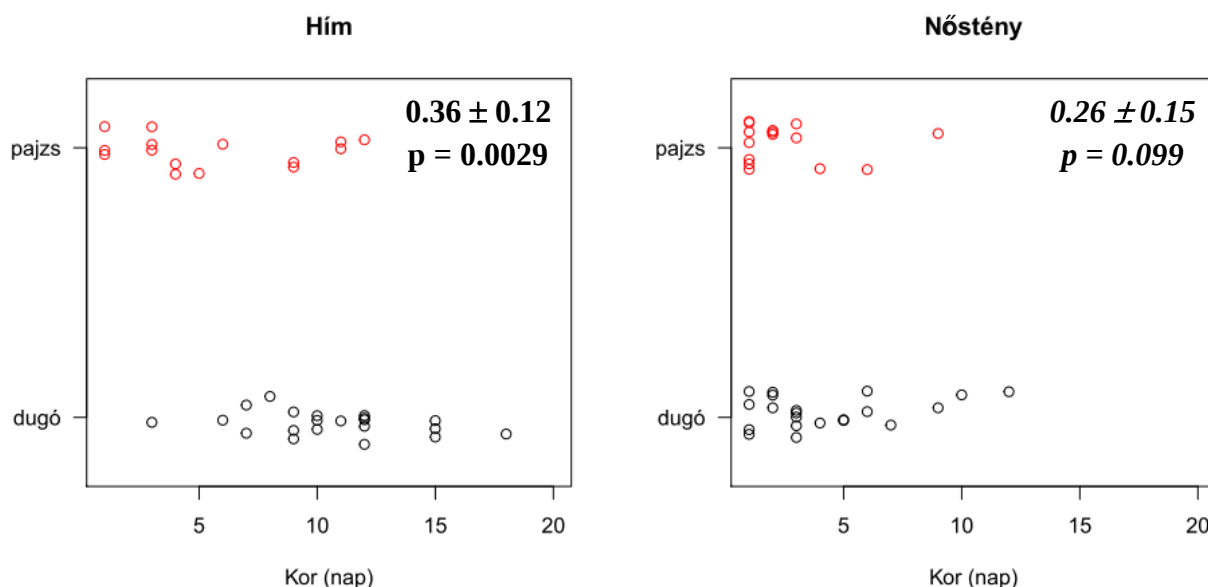
A pajzshosszt egyik általunk vizsgált testméretváltozó sem befolyásolta az ismert pároknál, sem a hímek, sem a nőstények esetében (**9. táblázat**).

9. táblázat. Pajzshossz és különböző testméretváltozók kapcsolata ismert párok esetében nőstényekre és hímekre; hatás átlag $\pm$ standard hiba; p-érték

	Fejszélesség	Torszélesség	Tömeg	Nyelvhossz	Szárnnyhossz
Hím	-0.5 $\pm$ 2.15 0.811	1.4 $\pm$ 2.37 0.568	25.6 $\pm$ 14.49 0.101	0.6 $\pm$ 0.52 0.257	0.3 $\pm$ 0.23 0.241
Nőstény	-1.8 $\pm$ 4.22 0.684	1.8 $\pm$ 1.10 0.122	7.1 $\pm$ 4.72 0.156	0.2 $\pm$ 0.57 0.758	0.03 $\pm$ 0.23 0.875

4.2.3. Párási képlet és kor

A fiatalabb hímek gyakrabban építettek egy adott nőstényre pajzsot, míg az idősebb hímek nagyobb valószínűséggel készítettek dugót egy párázás során. A nőstények kora azonban csak marginálisan szignifikáns összefüggésben volt a képlet típusával (**11. ábra**).



11. ábra. Hímek és nőstények kora, képlet típusonként, hatás átlag $\pm$ standard hiba; p -érték (logisztikus regresszió; dőlttel és félkövérrel szedtem a marginálisan szignifikáns, félkövérrel a szignifikáns hatást)

4.3. Két minta összehasonlítása

A két mintában (azon esetekben, ahol a hím nem ismert és azokban, ahol igen) összehasonlítottuk a pajzsok és dugók arányát (**10. táblázat**). Mivel az ismert párokból álló minta jóval kisebb, fontos megvizsgálni, hogy jól reprezentálja-e a nagy minta arányait.

10. táblázat. Dugók és pajzsok aránya a két mintában.

	Dugó	Pajzs	D/P arány
Ismert párok	21	15	1.4
Hím nem ismert	226	341	0.67
Összesen	247	356	0.69

Az ismert párok esetében a dugó készítésének esélye kétszerese, mint azon nőstényeknél, amelyeknek párját ismerjük (esélyhányados=2.1, 1.01 - 4.50; 95% KI, $p = 0.035$; Fisher-féle egzakt próba). A pároknál közel fordított arányban fordul elő a dugó és a pajzs, tehát a kis mintában közel annyi a dugók aránya, mint a teljes mintában a pajzsoké. A pajzsok előfordulásának esélye körülbelül duplája azon nőstényeknél, amelyek párját nem ismerjük, mint az ismert pároknál, ezért az ismert párok nem reprezentálják jól a teljes populációt.

5. Értékelés

Első vizsgálatunk során a modellekhez használt mintaelemszámok, vagyis azon egyedek száma, amelyeken pázás jelei megfigyelhetők voltak az összesen megfigyelt nőstény egyedszámhoz képest, a populáció nagy részét magukba foglalták (**1. táblázat**). Becsléseink tehát jól reprezentálják a hegyesdi kis Apolló-lepke populációt, következtetéseink hitelesek. Kivétel ez alól a 2020-as év, melynek során alacsony volt az egyedszám a populációban.

Az ismert párok vizsgálatánál azonban a minta torzítottságából adódóan nem mondhatjuk, hogy a teljes populációt jól reprezentálják eredményeink (**10. táblázat**), mivel a páros mintában jóval gyakoribb a dugó, mint a teljes populáció esetében. Ennek vélhető oka, hogy azokat a párokat lehet gyakrabban észrevenni, amelyeknél a nőstény nem szeretne az adott hímrel párosodni és a fűben vertikális mozgással magasabbra, más hímek által, ezzel általunk is jobban észrevehető helyre mászik, szemben azokkal a nőstényekkel, akik elfogadják párjukat, és a talaj irányába mozognak, ahol a pár nehezen észrevehető a sűrű vegetáció miatt. A kis Apolló hímek nem udvarolnak, hanem erőszakkal próbálnak párosodni. Ez a feltételezett viselkedés segítheti a nőstényeket a nem kívánt pártól megszabadulni, mivel a párkereső hímek megpróbálhatják már párosodó riválisaikat elzavarni a nősténytől (Kis J. publikálatlan). A pázási események megfigyelésének ritkasága és a torzítás miatt tehát fontos, hogy a párokra kapott eredményeinket ennek fényében értékeljük.

Kérdésem, hogy a hím által készített képlet típusa és mérete asszociálható-e az egyedek testméretével. Eredményeink többsége alapján a nőstény testméretváltozói nem prediktálják a képlet típusát (**2. táblázat**), sem pajzs viselése esetén annak méretét (**5. táblázat**). Ez azt mutatja, hogy a hím befektetésének mértéke nincs összefüggésben az általunk vizsgált nőstény tulajdonságokkal, melynek számos oka lehet. Amennyiben a hímek képesek megbecsülni a nőstény vélt reprodukciós értékét, lehetséges, hogy ezt más, általunk nem vizsgált tényezők alapján teszik, melyek nagyobb mértékben befolyásolják a hím döntését arról, hogy pajzsot vagy dugót érdemes-e készíteni. Ilyen lehet például a nagyon erős versengés a hímek között, ez esetben lehet, hogy kizárólag pajzsot érdemes készíteni. A 2015-ös évben mégis volt kapcsolat a fejszélesség és a képlet típusa között, ami azt jelenti, hogy valamilyen egyéb hatás háttérbe szorulása miatt a hímeknek érdemes volt testméret alapján dönteni. Amennyiben nem képesek megbecsülni a nőstény vélt reprodukciós értékét, ez a befektetés függhet egyéb tényezőktől: környezeti hatásoktól, mint például a táplálékforrás abundanciája, hőmérséklet és csapadék, vagy fiziológiai tulajdonságoktól, mint például a hím kora, állapota és méretei. Lehetséges, hogy a kisebb hímek kevesebbet képesek egy-egy képletbe fektetni nagyobb termetű társaikhoz

képest. Kutatásunkban a legtöbb hím testméreteit és állapotát azonban nem tudtuk vizsgálni, mivel párzási eseményeket nagyon ritkán figyeltünk meg és jelölés-visszafogásos módszerrel csak esetenként nyomon követhető, hogy mely hímek párosodtak egy adott nőténnyel.

Vizsgáltuk továbbá, hogy a repülési időszak asszociálható-e a párzási képletek egymáshoz viszonyított gyakoriságával. Az, hogy a repülési időszak során mikor kapott egy nőtény párzási képletet, önmagában nem befolyásolta azt, hogy ez pajzs vagy dugó lesz (**3. táblázat**). Az első nőtény megfigyelésétől eltelt napok száma azonban, a testméretekkel összefüggésben, szinte minden évben szignifikáns kapcsolatban állt a megfigyelt képlet típusával (**4. táblázat**). Jelen vizsgálatainkból is az derül ki, hogy a kapott képlet típusa attól függ, hogy a repülési periódus mely szakaszában aktív az adott nőtény (Konvička & Kuras, 1999; Gó, 2019). Ez többek között lehet a protandria (Wiklund & Fagerström, 1977; Bowden, 1979; Fagerström & Wiklund, 1982; Zonneveld & Metz, 1991), illetve az idős egyedek termékenységének csökkenése (Mitchell, 1981; Roff, 1981) miatt is. A repülési időszak elején kevés nőtény és sok hím van jelen (Gó, 2019), tehát intenzívebb a hímek közti versengés, ezért sikeres párosodás esetén mindenképp érdemes többet befektetni a pár őrzésébe, függetlenül a nőtény tulajdonságaitól. Az idő előrehaladtával az ivararány megfordul, egyre magasabb lesz a nőtények aránya, következésképpen kevésbé éri meg a költséges párzási képlet készítése és a repülési időszak végére gyakoribb képlet lesz a dugó. További magyarázat lehet, hogy az egyedek termékenysége életük végére csökken, így az idősebb hímeknek kevesebb tartaléka van, ami az őrzésre fordítható, ha egyáltalán még képesek párzási képletet készíteni. Az idősebb, illetve a populációban később megjelenő nőtények várható élettartama alacsonyabb, mint korábban megjelenő társaiké (Gó, 2019: 12-15. *ábrák*), így az általuk lerakható tojások száma is kisebb. Ezek a folyamatok mind magyarázhatják a repülési időszak elején a pajzsok, végén a dugók magasabb gyakoriságát. Jelen vizsgálat nem tudja szétválasztani ezeket a lehetséges és egymást nem kizáró magyarázatokat, ezek érvényességének megállapításához további kutatómunka szükséges.

Azon párzási eseményeknél, ahol a hím, illetve annak testméretei és a készített képlet is ismert, további eredményeink, hogy sem a hímek, sem a nőtények testmérete nem befolyásolta azt, hogy dugót vagy pajzsot készített a hím az adott párzás során a nőtényre (**8. táblázat**). Ez összhangban van a teljes minta eredményével, miszerint nem a nőtények testmérete alapján döntenek a hímek a befektetés mértékéről. Ezen kívül a hímek testmérete sem befolyásolta a befektetés mértékét (**8. táblázat**), tehát valószínűleg egyéb változók határozzák meg a készített képlet típusát. Amennyiben pajzs készült, annak méretét sem befolyásolta a hím, illetve a

nőstény testmérete (**9. táblázat**). A monopolizációba fektetett erőforrás mennyiségét tehát nem a fizikai testméretek határozták meg.

Végső vizsgálatunk alapján a nőstények kora nem, de a hímek kora prediktálta a párzási képlet típusát (**11. ábra**). Mivel a fiatalabb hímek valószínűleg több erőforrással rendelkeznek, amit pajzskészítésre lehet fordítani, így gyakrabban készítenek pajzsot, míg idősebb korokban már csak dugókészítésre képesek. Ugyanakkor ez az idővel változó tényező, a repülési időszak előrehaladtához hasonlóan, összefüggésben állhat a szintén idővel változó versengés mértékével is.

5.1. Konklúzió

A kis Apolló-lepkék termete nem prediktálja a párzási dugó típusát sem méretét, repülési idejük és koruk viszont összefüggésben áll a képlettípussal. A repülési időszak korai szakaszában repülő nőstényeken inkább pajzs figyelhető meg, mivel ilyenkor protandriából adódóan intenzívebb a versengés a párosodásért a hímek között, illetve a hímek még fiatalok, több tartalék áll rendelkezésükre, amit képletek készítésére fordíthatnak. Később befektetésük jóval alacsonyabb lesz egyrészt korukból adódóan, másrészt, mert már kisebb a pár őrzéséből fakadó várható nyereségük, ezért a nőstények inkább dugót kapnak. Eredményeink alapján a repülési időszak korai szakaszában tapasztalt magas hím túlsúlyt, és ennek következtében a hímek között kialakult intenzív párosodásért folyó versengést véljük a legmeghatározóbbnak a megfigyelt pajzs/dugó mintázat magyarázatára.

6. Összefoglalás

Az állatok jelentős részénél a hímek versengenek egymással a párosodásért. Ennek egyik eredményeként megpróbálhatják monopolizálni a nőstényeket azok őrzésével. A hímek a nőstények közelében tartózkodhatnak vagy olyan képleteket, párzási dugókat készíthetnek a párosodás során, amelyek elzárják a nőstények párzónyílását. Ezek pl. rágcsálóknál, pókoknál, rovaroknál gyakori képletek, amelyeket kívülről pajzs övezhet, mint az Apolló-lepkénél (*Parnassius*, Papilionidae). Rovaroknál gyakran a nagyobb termetű nőstények szaporodási sikere magasabb. Ha ez igaz párzási dugót készítő fajoknál, a hímek dugóba való befektetését befolyásolhatja a nőstények várható reprodukív értéke, amit testméreteik alapján becsülhetnek meg. Ezen kívül más tényezőktől is függhet a hímek befektetésének mértéke, például a hím saját testméretétől, mely erőforrás tartalékaira utalhat, valamint az egyedek korától és egyéb idővel változó tényezőktől.

Kérdésem, hogy a nőstény és a hím termete prediktálja-e, hogy párzást követően készül-e pajzs a dugóra, és ha igen, mekkora? Hipotézisem, hogy a nagyobb termetű nőstény nagyobb valószínűséggel kap pajzsot, mint dugót, és a nagyobb nőstények nagyobb pajzsot kapnak a kisebbeknél. A nagyobb termetű hím pedig szintén nagyobb valószínűséggel épít pajzsot, mint dugót, illetve nagyobb pajzsot fog építeni a kisebb hímeknél. A párzási időszak előrehaladtával várhatóan kisebb valószínűséggel készül pajzs, mivel a hímek aránya és ezáltal köztük a versengés mértéke a populációban csökken, akárcsak a nőstények várható élettartama, és így várható reprodukív értéke. Az egyedek öregedésével szintén várhatóan kevesebb pajzs fog készülni, mivel a lepkék párosodásra és monopolizálásra használható tartalék erőforrásai koruk előrehaladtával kimerülnek.

Jelölés-visszafogással vizsgáltunk egy kis Apolló-lepke populációt a Visegrádi-hegységben 2015–2020 között. Minden egyedet megpróbáltunk befogni és egyedileg jelölni. Mértük a torsiélességet, szemszélességet, a pödörnyelv és a szárny hosszát és a tömeget. Noha az egyedek jelentős részét sikerült megfognunk és lemérnünk, a hímeket csak kevés esetben tudtuk asszociálni a párzási képlettel, mert a párosodásokat csak ritkán tudtuk megfigyelni. Mértük a pajzs hosszát az azt viselő nőstényeknél, a többinél a párzónyílásban található dugókat vagy azok hiányát fényképekkel dokumentáltuk. Logisztikus regresszióval vizsgáltuk, prediktálja-e a testméretek, az egyedek kora és a repülési időszak azt, hogy egy nőstény pajzsot vagy dugót kapott-e első alkalommal, amikor biztosan ismert, hogy már párosodott. Lineáris regresszióval vizsgáltuk, hogy az egyedek termete és kora összefügg-e a pajzs hosszával.

A szélesebb fejű nőstények gyakrabban hordtak pajzsot, mint dugót 2015-ben, ez más évben nem volt kimutatható. A többi hím és nőstény testméret nem állt összefüggésben a pajzs/dugó viselésével. A nőstények a repülési időszak során egyre ritkábban hordtak pajzsot és egyre gyakrabban dugót. A fiatalabb hímek pedig gyakrabban készítettek pajzsot, míg az idősebbek inkább dugót. Tehát sem a nőstények, sem saját termetük nem befolyásolja a hímek döntését a pajzs készítéséről, az általunk vizsgált változók szerint. Mivel a hímek korábban jelennek meg a repülési időszakban a nőstényeknél, a repülés kezdetén a hím-eltolt ivararány erős versengést eredményez. Ennek mértéke valószínűleg a legtöbb esetben akkora, hogy nem éri meg a hímeknek a nőstények közt válogatni: pajzsot érdemes készíteniük. Idővel az ivararány megfordul és az idősebb nőstények reprodukív értéke csökken, ahogy valószínűleg az öreg hímek azon képessége is, hogy a pajzs elkészítéséhez szükséges anyagot megtermeljék. Ez magyarázhatja, hogy idővel egyre kevésbé éri meg a hímek számára sokat fektetni párjuk monopolizálásába – ha egyáltalán képesek még rá.

7. Abstract

Competition for mating between males is present in the majority of animal species. One outcome of this is the attempted monopolisation of females by guarding. Males may either keep close to their mates during the mating season or produce a plug whilst mating, blocking the female copulatory orifice. Plugs can be found e.g. in rodents, spiders and insects, and may be surrounded by a large external shield, e.g. in Apollo butterflies (*Parnassius*, Papilionidae). In insects, larger females often incur better reproductive success. If this is true for species producing mating plugs, the extent of male investment in the plug could be influenced by the expected female reproductive value, which might be estimated based on female size. In addition, there could be several other factors influencing male investment, such as the male's own body size, which is indicative of their reserved resources, the individual's age or other such time-related variables.

My question is whether female and male body size predicts if a shield will be built around the plug during mating or not, and if so, how large. I hypothesise that larger females would be more likely to get a shield rather than a plug and they would likely receive longer shields than small females. Larger males would also be more likely to build shields as opposed to plugs, and they would probably build longer shields than smaller males. As the mating season progresses, the production of shields will be less likely, since male ratio, thus male-male competition in the population will decline. Simultaneously, female life expectancy will also decrease, as will their expected reproductive value. As the individuals age, we would also expect to see less shields being made, since the butterflies' resources available for reproduction and monopolisation will continuously become depleted as time goes on.

We studied a Clouded Apollo population with mark-recapture in the Visegrád-hegység, 2015–2020. We attempted to catch each individual and mark them with a unique identifier. We measured thorax and head width, proboscis and wing length and body mass. Although we managed to capture and measure a significant portion of the individuals, we could only associate males and their produced plugs or shields in very few cases, since we were only able to witness a limited number of matings. We measured shield length for females bearing one, and documented plugs or their absence with photomacrographs where no shield was present. Using logistic regression, we investigated if size, age and the progress of the flight period predict whether a mated female received a plug or a shield during her first copulation. We also investigated if body size and age were related to shield length using linear regression.

Females with a wider head bore a shield more often than a plug in 2015, unlike other years. The rest of the female and male body size variables did not relate to shield/plug presence. As the flight period progressed, females were less likely to bear a shield and had plugs more often. Younger males were more likely to build shields as opposed to the older ones, who rather built plugs. Based on these variables, the male's own or their partner's body size does not influence male decision regarding shield production. Males emerge earlier than females throughout the flight period, resulting in a male-biased sex ratio and high male-male competition at the beginning. The extent of this is probably so severe, that it is not worth choosing among females, and it pays off producing a shield. Over time, sex ratio becomes female-biased, and the older females' reproductive value decreases as does the older males' ability to produce materials required for a shield. This may explain why the costs of shield production increases over time and why males invest less and less in the monopolisation of their mate.

8. Saját munka és köszönetnyilvánítás

A vírushelyzetre való tekintettel BSc. hallgatóként nem volt lehetőségem részt venni a tavaszi terepi munkában. Egyéb nappali lepke fajokon (pl. nagy gyöngyházlepke, *Argynnis paphia*) volt lehetőségem megfigyelni a terepmunka folyamatait, Tahitófaluban (47°74'55.8"N, 19°06'67.3"E) július-augusztus során. Ezen kívül a fejszélesség méréseket én végeztem, 2015–2020 évek képei alapján.

Hálásan köszönöm témavezetőmnek, Dr. Kis Jánosnak fáradhatatlan munkáját, útmutatását, segítségét és hogy a körülmények ellenére biztosította számomra a gyakorlati munka lehetőségét. Köszönöm témavezetőmnek, Górá Ádámnak folyamatos támogatását, statisztikai vezetését és gyakorlati, illetve szakmai tanácsait. Köszönettel tartozom továbbá a kutatócsoportnak évekre visszamenő adataikért és az azt gyűjtő hallgatóknak, tudományos munkatársaknak (Dr. Körösi Ádám, Górá Ádám, Vajna Flóra, Pásztor Kata, Zorkóczy Orsolya, Szigeti Viktor, Bella Marcell, önkéntes BSc és MSc hallgatók).

9. Irodalomjegyzék

- Alonzo, S. H. & Warner, R. R., 2000. Allocation to Mate Guarding or Increased Sperm Production in a Mediterranean Wrasse. *The American Naturalist*, 156(3), p. 266–275.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T., 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60(2), pp. 145–164.
- Bergström, A., 2005. Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* – Implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 9(1), p. 21–27.
- Beukeboom, L. W., 2018. Size matters in insects – an introduction. *Special Issue – Effects of Nutrition, Development, and Genetics on Fitness*.
- Bezemer, T. M., Harvey, J. A. & Mills, N. J., 2005. Influence of adult nutrition on the relationship between body size and reproductive parameters in a parasitoid wasp. *Ecological Entomology*, 30(5), p. 571–580.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T., 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, 3(4), p. 262–273.
- Boggs, C. L., 1986. Reproductive strategies of female butterflies: variation in and constraints on fecundity. *Ecological Entomology*, 11(1), p. 7–15.
- Boggs, C. L. & Watt, W. B., 1981. Population structure of pierid butterflies IV. Genetic and physiological investment in offspring by male *Colias*. *Oecologia*, 50(3), p. 320–324.
- Bowden, S. R., 1979. Protandry in butterflies (Lepidoptera). *Entomol Gaz*, 30(112).
- Butchart, S. H. M., 2000. Population structure and breeding system of the sex-role reversed, polyandrous Bronze-winged Jacana *Metopidius indicus*. *Ibis*, 142(1), pp. 93–102.
- Carvalho, A. P. S., Orr, A. G. & Kawahara, A. Y., 2017. A review of the occurrence and diversity of the sphragis in butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *ZooKeys*, 694. kötet, pp. 41–70.
- Carvalho, M. C., Queiroz, P. C. D. & Ruzsczyk, A., 1998. Protandry and Female Size-Fecundity Variation in the Tropical Butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia*, 116. kötet, pp. 98–102.
- Chapman, T., 2006. Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current biology*, 16(17), pp. R744–54.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. & Rowe, L., 2003. Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.*, Issue 18, p. 41–47.
- Chown, S. L. & Gaston, K. J., 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85(1), p. 139–169.
- Crudgington, H. S. & Siva-Jothy, M. T., 2000. Genital damage, kicking and early death. *Nature*, 407(6806), p. 855–856.
- Cueva del Castillo, R. & Núñez-Farfán, J., 2002. Female Mating Success and Risk of Pre-Reproductive Death in a Protandrous Grasshopper. *Oikos*, 96(2), pp. 217–224.

- Danzy, J., Gutierrez, V., Pampush, J. & Campbell, B., 2009. Factors Affecting the Distribution of Copulatory Plugs in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago, Folia Primatologica. *International Journal of Primatology*, 80(4), p. 264–274..
- Denk, A. G., 2005. Male and female reproductive tactics in mallards (*Anas platyrhynchos* L.): sperm competition and cryptic female choice. *Jour.*
- Dixson, A. & Anderson, M., 2002. Sexual Selection, Seminal Coagulation and Copulatory Plug Formation in Primates. *Folia Primatologica*, 73(2-3), pp. 63-69.
- Drummond, B. A., 1984. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In: R. L. Smith, szerk. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems..* London: Academic Press, p. 291–370.
- Dunham, P., Alexander, T. & Hurshman, A., 1986. Precopulatory mate guarding in an amphipod, *Gammarus lawrencianus* bousfield. *Animal Behaviour*, 34(6), pp. 1680-1686.
- Edward, D. A., Stockley, P. & Hosken, D. J., 2015. Sexual Conflict and Sperm Competition. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(4), p. a017707.
- Ehrlich, A. H. & Ehrlich, P. R., 1978. Reproductive Strategies in the Butterflies: I. Mating Frequency, Plugging, and Egg Number. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51. kötet, p. 666–697.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H., 2004. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled Jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk*, 121(2), pp. 391-403.
- Fagerström, T. & Wiklund, C., 1982. Why do males emerge before females? protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia*, 52. kötet, p. 164–166.
- Fedorka, K. M. & Mousseau, T. A., 2002. Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. *Animal Behaviour*, 64(3), p. 361–367.
- Galimberti, F., Sanvito, S., Braschi, C. & Boitani, L., 2007. The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 62. kötet, p. 159–171.
- Garcilazo-Cruz, U. & Padilla, F. A., 2015. Description of a novel mating plug mechanism in spiders and the description of the new species *Maeota setastrobilaris* (Araneae, Salticidae). *ZooKeys*, 509. kötet, pp. 1-12.
- Gilbert, N., 1984. Control of Fecundity in *Pieris rapae*. *Journal of Animal Ecology*, 53(2), pp. 581-588.
- Goddard, M. R., Godfray, H. C. J. & Burt, A., 2005. Sex increases the efficacy of natural selection in experimental yeast populations. *Nature*, 434(7033), pp. 636-40.
- Gór, Á. K., 2019. *Erényövek és párzási dugók cserélődési rátája kis Apolló-lepkéknél (Parnassius mnemosyne)*. Budapest: XXXIV. OTDK Biológia Szekció Állatorvostudományi Egyetem Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék.
- Gowaty, P. A., 2012. The evolution of multiple mating. *Fly*, 6(1), p. 3–11.

- Hoi, H., Tost, H. & Griggio, M., 2010. The effect of breeding density and male quality on paternity-assurance behaviours in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Journal of Ethology*, 29(1), p. 31–38.
- Honěk, A., 1993. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos*, 66(3), pp. 483–492.
- Hosken, D. J., Archer, C. R. & Mank, J. E., 2019. Sexual conflict. *Current Biology*, 29(11), pp. R451–455.
- Kawagoe, T., Suzuki, N. & Matsumoto, K., 2001. Multiple mating reduces longevity of females of the windmill butterfly *Atrophaneura alcinous*. *Ecological Entomology*, 26(3), p. 258–262.
- Knight, K., 2015. Seminal plugs cost red-sided garter snakes dear. *Journal of Experimental Biology*, 218(9), p. 1276–1276.
- Knoflach, B. & van Harten, A., 2001. *Tidarren argo* sp. nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. *Journal of Zoology*, 254(4), p. 449–459.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J. H., 1987. Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evolutionary Ecology*, 1. kötet, p. 95–105.
- Kokko, H. & Jennions, M. D., 2014. The relationship between sexual selection and sexual conflict. *Cold Spring Harbour Perspect Biology*, 6(9).
- Konvička, M. & Kuras, T., 1999. Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelske Pomoravi, Czech Republic. *Journal of Insect Conservation*, 3(3), p. 211–223..
- Labine, P. A., 1966. The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*, IV. sperm presedence - a preliminary report. *Evolution*, 20(4), pp. 580–586.
- Larsen, E., Calabrese, J. M., Rhainds, M. & Fagan, W. F., 2012. How protandry and protogyny affect female mating failure: a spatial population model. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146(1), p. 130–140.
- Lessells, C. M., 2006. The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1466), pp. 301–17.
- Liker, A., Freckleton, R., Remes, V. & Székely, T., 2015. Sex differences in parental care: Gametic investment, sexual selection, and social environment. *Evolution*, 69(11), pp. 2862–2875.
- Lively, C. M. & Morran, L. T., 2014. Sex uncovered special issue: The ecology of sexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(7), pp. 1292–1303.
- Long, T. A. F., Montgomerie, R. & Chippindale, A., 2006. Quantifying the gender load: can population crosses reveal interlocus sexual conflict?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1466), p. 363–374.
- Matsuda, H. & Abrams, P. A., 1999. Why are equally sized gametes so rare? The instability of isogamy and the cost of anisogamy. *Evolutionary Ecology Resarch*, 1. kötet, p. 769–784.

- Matsumoto, K. & Suzuki, N., 1995. The nature of Mating Plugs and the probability of reinsemination in Japanese Papilionidae.. In: J. M. Scriber, Y. Tsubaki & R. Lederhouse, szerk. *Swallowtail butterflies: their ecology and evolutionary biology*. Gainesville: Scientific Publishers, p. 145–154.
- Mitchell, R., 1981. Insect Behavior, Resource Exploitation, and Fitness. *Annual Review of Entomology*, 26(1), p. 373–396.
- Moreira, P. L. & Birkhead, T. R., 2004. Copulatory plug displacement and prolonged copulation in the Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3), pp. 290–297.
- Moseley, H. N., 1886. Dr. August Weismann on the Importance of Sexual Reproduction for the theory of Selection 1. *Nature*, 34(887), p. 629–632.
- Najafpour, P., Rasekh, A. & Esfandiari, M., 2018. Maternal rearing condition and age affect progeny fitness in the parasitoid wasp *Lysiphlebus fabarum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(1), p. 24–31.
- Nichols, H. J. és mtsai., 2010. Top males gain high reproductive success by guarding more successful females in a cooperatively breeding mongoose. *Animal Behaviour*, 80(4), p. 649–657.
- O'Brien, D. M., Fogel, M. L. & Boggs, C. L., 2002. Renewable and nonrenewable resources: Amino acid turnover and allocation to reproduction in Lepidoptera. doi:10.1073/pnas.072346699. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), p. 4413–4418.
- Orr, A. G., 1988. *Mate conflict and the evolution of the sphragis in butterflies - PhD Thesis*. Queensland: School of Australian Environmental Studies.
- Orr, A. G., 1995. The evolution of the sphragis in the Papilionidae and other butterflies. In: *Swallowtail butterflies, the ecology and evolutionary biology*. Gainesville: Scientific Publisher Inc., p. 155–164.
- Orr, A. G. & Rutowski, R. L., 1991. 1991: The function of the sphragis in *Cressida cressida* (Fab.) (Lepidoptera: Papilionidae): a visual deterrent to copulation attempts. *Journal of Natural*, 25. kötet, p. 703–710.
- Parga, J. A., Maga, M. & Overdorff, D. J., 2006. High-resolution X-ray computed tomography scanning of primate copulatory plugs. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), p. 567–576.
- Parker, G. A., 1970. Sperm Competition and its evolutionary consequences in the Insects. *Biological Reviews*, 45. kötet, p. 525–567.
- Parker, G. A., 1979. Sexual selection and sexual conflict.. *Academic Press*, p. 123–166.
- Parker, G. A., Baker, R. & Smith, V. G., 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 36(3), pp. 529–53.
- Pierre, J., 1985. Le sphragis chez les Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 21(4), pp. 393–398.

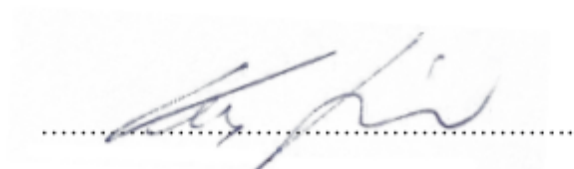
- Poiani, A., 2006. Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60. kötet, p. 289–310.
- Poole, J. H., 1989. Mate guarding, reproductive success and female choice in African elephants. *Animal Behaviour*, 37. kötet, p. 842–849.
- Reinhardt, K., Naylor, R. & Siva-Jothy, M. T., 2003. Reducing a cost of traumatic insemination: female bedbugs evolve a unique organ.. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1531), p. 2371–2375.
- Rice, W. R. & Chippindale, A. K., 2002. The evolution of hybrid infertility: perpetual coevolution between gender-specific and sexually antagonistic genes. *Genetica*, 116(2/3), p. 179–188.
- Rockstein, M. & Miquel, J., 1973. Aging in insects. In: *The Physiology of Insecta* . hely nélkül.:ismeretlen szerző, p. 371–478.
- Roff, D., 1981. On Being the Right Size. *The American Naturalist*, 118(3), pp. 405–422.
- Roff, D., 2001. Life History, Evolution of. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. Montreal: ismeretlen szerző, p. 631–641.
- Ronkay, L., 1997. *Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer VII. Lepkék*. Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum.
- Simmons, L. W., 1987. Sperm Competition as a Mechanism of Female Choice in the Field Cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(3), pp. 197–202.
- Simmons, L. W., 2000. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Princeton: Princeton University Press.
- Sims, S. R., 1979. Aspects of Mating Frequency and Reproductive Maturity in *Papilio zelicaon*. *The American Midland Naturalist*, 102(1), pp. 36–50.
- Slatyer, R. A., Mautz, B. S., Backwell, P. R. Y. & Jennions, M. D., 2011. Estimating genetic benefits of polyandry from experimental studies: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 87(1), p. 1–33.
- Smith, J. M., 1971. What use is sex?. *Journal of Theoretical Biology*, 30(2), p. 319–335.
- Smith, J. M., 1978. *The evolution of sex*. New York: Cambridge University Press.
- Smith, J. M. & Price, G. R., 1973. The Logic of Animal Conflict. *Nature*, 246(5427), p. 15–18.
- Subramoniam, T., 2017. Mating Systems. In: *Sexual Biology and Reproduction in Crustaceans*. hely nélkül.:Academic Press, p. 105–130.
- Sutter, A., Simmons, L. W., Lindholm, A. K. & Firman, R. C., 2016. Function of copulatory plugs in house mice: mating behavior and paternity outcomes of rival males. *Behavioral Ecology*, 27(1), p. 185–195.
- Sutton, F. B. & Wilson, A. B., 2018. Parental Behavior in Fish. *Encyclopedia of Reproduction*, pp. 106–114.

- Suzaki, Y., Katsuki, M., Miyatake, T. & Okada, Y., 2013. Male Courtship Behavior and Weapon Trait as Indicators of Indirect Benefit in the Bean Bug, *Riptortus pedestris*. *PLoS ONE*, 8(12), p. e83278.
- Szigeti, V., 2018. *Nektárnövény kínálat és használata kis Apolló-lepkénél (Parnassius mnemosyne)*. Budapest: Doktori értekezés. Állatorvostudományi Egyetem, Állatorvostudományi Doktori Iskola.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A. & Kis, J., 2018. Temporal changes in floral resource availability and flower visitation in a butterfly. *Arthropod-Plant Interactions*, 12. kötet, p. 177–189.
- Takami, Y., Masataka, S., Nobuaki, N. & Sota, T., 2008. Dual function of seminal substances for mate guarding in a ground beetle. *Behavioral Ecology*, 19(6), p. 1173–1178.
- Thornhill, R. & Alcock, J., 1983. *The evolution of insect mating systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- Timmermeyer, N. és mtsai., 2010. The function of copulatory plugs in *Caenorhabditis remanei*: Hints for female benefits. *Front Zool*, 7(28).
- Vidya, T. N. C. & Sukumar, R., 2005. Social and reproductive behaviour in elephants. *Current Science*, 89(7), pp. 1200–1207.
- Vlašánek, P., Hauck, D. & Konvička, M., 2009. Adult Sex Ratio in the *Parnassius mnemosyne* Butterfly: Effects of Survival, Migration, and Weather. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 55(3), p. 233–252.
- Vlašánek, P. & Konvička, M., 2009. Sphragis in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae): male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight. *Biologia*, 64(6), p. 1206–1211.
- Voss, R., 1979. Male accessory glands and the evolution of copulatory plugs in rodents. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 689. kötet, pp. 1–28.
- Weiss, J.-C., 1999. The mnemosyne group. In: *The Parnassiinae of the world*. Hillside Books, 177–193. szerk. Canterbury, U.K.: Hillside Books, p. 177–193..
- Wiklund, C. & Fagerström, T., 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, 31. kötet, p. 153–158.
- Yokoi, S. et al., 2016. Mate-guarding behavior enhances male reproductive success via familiarization with mating partners in medaka fish. *Frontiers in Zoology*, 13(21).
- Zonneveld, C. & Metz, J. A. J., 1991. Models on butterfly protandry: Virgin females are at risk to die. *Theoretical Population Biology*, 40(3), p. 308–321.
- Zorkóczy, O. K., 2018. Testméret kapcsolata túléléssel kis Apolló-lepkénél (Body size related survival in Clouded Apollo butterflies). XXXIV. OTDK Biológia Szekció, Állatorvostudományi Egyetem Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék.
- Zuk, M., 2011. Animal Behavior: Stay Close for Comfort. *Current Biology*, 21(21), p. R885–R886.

Konzulensi ellenjegyzés

Alulírott Dr. Kis János igazolom, hogy Somlay Dorottya Eszter „Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) termete, kora és párzási dugójának típusa közötti kapcsolat” című diplomamunkát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2021.04.21.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Kis János', is written over a horizontal dotted line.

Dr. Kis János

Állatorvostudományi Egyetem, Ökológiai tanszék