

Állatorvostudományi Egyetem,  
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

**Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) táplálkozási stratégiáinak  
vizsgálata egyedi nyomkövetéssel**

**Készítette:** Górád Ádám  
Biológia BSc III.

**Témavezető:** Dr. Kis János  
ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest  
2017

## Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezető.....</b>	<b>3</b>
<b>1.1. Növény-pollinátor kapcsolat.....</b>	<b>3</b>
<b>1.2. Táplálkozás optimalizáció.....</b>	<b>4</b>
<b>1.3. A lepkék táplálkozása.....</b>	<b>5</b>
<b>1.4. A lepkék táplálkozási preferenciái.....</b>	<b>6</b>
<b>2. Célkitűzések.....</b>	<b>6</b>
<b>3. Anyag és módszer.....</b>	<b>7</b>
<b>3.1. A vizsgált lepkefaj: a kis Apolló-lepke.....</b>	<b>7</b>
<b>3.2. A vizsgálat helyszíne és ideje.....</b>	<b>8</b>
<b>3.3. Kis Apolló-lepke fogás-visszalátás mintavétel.....</b>	<b>8</b>
<b>3.4. A videó- és hangfelvételek készítése.....</b>	<b>9</b>
<b>3.5. A videók és hangfelvételek elemzésének módszere.....</b>	<b>9</b>
<b>3.6. Viselkedésmintázatok szerkezete.....</b>	<b>10</b>
<b>3.7. A vizsgált nektárnövények ismertetése.....</b>	<b>11</b>
<b>3.8. Adatelemzés.....</b>	<b>13</b>
<b>4. Eredmények.....</b>	<b>15</b>
<b>4.1. Nektárnövény profitabilitás.....</b>	<b>15</b>
<b>4.1.1. Táplálkozás (pödörnyelv a pártacsóban).....</b>	<b>15</b>
<b>4.1.2. Kezelés (pödörnyelvvvel való kezelés).....</b>	<b>19</b>
<b>4.1.3. Váltás virágzatok között.....</b>	<b>20</b>
<b>4.1.4. A viselkedés megoszlása növényfajonként.....</b>	<b>22</b>
<b>4.2. Ivarok közötti eltérések.....</b>	<b>24</b>
<b>4.3. Időjárásfüggő eltérések.....</b>	<b>25</b>
<b>4.4. Eredmények összefoglalva.....</b>	<b>27</b>
<b>5. Értékelés.....</b>	<b>28</b>
<b>5.1. Nektárnövény profitabilitás.....</b>	<b>28</b>
<b>5.2. Ivarok táplálkozása.....</b>	<b>31</b>
<b>5.3. Időjárásfüggő táplálkozás.....</b>	<b>31</b>
<b>6. Összefoglaló.....</b>	<b>33</b>
<b>7. Summary.....</b>	<b>34</b>
<b>Köszönetnyilvánítás.....</b>	<b>35</b>
<b>Hivatkozások.....</b>	<b>35</b>

## 1. Bevezető

### 1.1. Növény-pollinátor kapcsolat

A növény-beporzó hálózatok rendkívül sokféle kapcsolatból álló rendszerek, az egyik legfontosabb szerepet játsszák a szárazföldi ökoszisztémák működésében (OLESEN *et al.* 2007; KRATOCHWIL *et al.* 2009). A növény-beporzó kapcsolatokat koevolúciós folyamatok alakítják, ezek mutualista kapcsolatok, mindkét fél számára előnyösek és egymásra utaltságot feltételeznek. Ugyanakkor belső érdekellentét is fennáll a két fél között. A növények célja minél több beporzó vonzása, hogy minél több fajtársukat képesek legyenek megtermékenyíteni. E cél eléréséhez nektárt termelnek, de csak annyit, hogy beporzóiknak tovább kelljen táplálkozniuk a növények fajtársain, és így megtermékenyítsék azokat. A termelt nektár mennyisége térben és időben jelentős mértékben változhat (GOULSON 1999; STANG *et al.* 2009). A nektár, pollen, olajok, aminosavak és antioxidánsok a beporzó számára tápanyag- és energiaforrások, amiket a növény csaliként termel a pollentransferért, azaz a megtermékenyítésért cserébe (ALEXANDERSSON & JOHNSON 2002; FILELLA *et al.* 2013). A fogyasztó nem tudja előre, hogy az adott virág mennyi és milyen minőségű nektárt tartalmaz, ezért meg kell kóstolnia, így nagyobb az esélye a megporzásnak (DREISIG 1995). A beporzók célja minél több táplálék felvétele minél rövidebb idő alatt (SCHOONHOVEN *et al.* 2005).

A növények számos tulajdonságukkal (pl. szín, virágalak, illat) hirdetik a rejtett jutalmat, azaz a nektárt vagy pollent (GOULSON 1999; ANDERSSON 2003; ŌMURA & HONDA 2005; FILELLA *et al.* 2013). A beporzó megtanulja felismerni és megkülönböztetni a preferált virágokat a többtől attól függően, hogy mekkora nyeresége származik belőle (CHITTKA *et al.* 1997; GOULSON 1999; CHITTKA *et al.* 2003; MAY 2014; PATINY 2014). A rovarok túlnyomó többsége sok növényfajt látogat, és egy-egy növényfajt sokféle rovar keres fel (HERRERA 1989; GOULSON 1999). A növényen táplálkozó pollinátorok és látogatóik száma függ a nyitott virágok arányától és a nektártermeléstől (KAY *et al.* 1984; DREISIG 1995). Adott területre eső időegység alatti viráglátogatások száma növekszik a növény gyakoriságával: ha a rovaroknak kevesebbet kell repülniük az egyes tövek között, nagyobb a nyereségük és kisebb a tanulási költség (DREISIG 1995). A nektárforrásokért zajló verseny és az ebből következő forrásfelosztás meghatározó tényező a különböző pollinátorfajok, illetve az egyedek együttélése szempontjából (LUNDBERG 2013). Az eltérő források, igények és morfológiai karakterek alkotják az alapját a forrásfelosztásnak, ami stabil fajok közötti együttéléshez vezethet (INOUE 1980).

## 1.2. Táplálkozás optimalizáció

A viselkedésbiológiában használt optimalizációs modellek szerint az élőlények viselkedésük során döntéseket hoznak (pl.: hol és mivel táplálkozzanak), hogy fitneszüket maximalizálják (DAVIES *et al.* 2012). Az élő szervezetek fennmaradásának és szaporodásának feltétele, hogy hatékonyan tudjanak táplálkozni, gyakran jelentős versengésben fajtársaikkal és más fajokkal. A hatékony táplálkozás növeli az élőlény fitneszét (STEPHENS *et al.* 2007; DAVIES *et al.* 2012). Azt, hogy a táplálkozás mennyire optimális, gyakran a különböző táplálkozási stratégiák profitabilitásával, azaz az időegység alatt felvehető nettó energiamennyiséggel becsülik (DAVIES *et al.* 2012). Feltételezik, hogy a táplálékkereső állatok a maximális profitabilitású táplálékot választják alternatív táplálékokkal szemben, ha van rá lehetőségük, azaz igyekeznek maximalizálni a ráfordítás-nyereség arányt, és azt is, hogy az optimálisan táplálkozó egyedek fitnesze magasabb a szuboptimálisan táplálkozókhoz képest (STEPHENS *et al.* 2007; DAVIES *et al.* 2012). A jó forrást jobban kihasználó egyedek hatékonyabban szaporodnak. Mivel a környezet folyamatosan változik, ezek a folyamatok kölcsönös adaptációhoz és ezáltal evolúciós folyamatokhoz vezetnek (GRANT & GRANT 2014), rovarok esetén többek között különféle szájszervek kialakulásához. A szívó szájszervvel rendelkező lepkék esetén ilyen módosulás a pödörnyelv (proboscis) kialakulása a rovarok ősi rágó szájszervéből (KRENN *et al.* 2005).

Nektárfogyasztó lepkéknél – a nappali lepkefajok többségénél – a profitabilitás becsülhető a nektárból nyerhető energiamennyiség és a táplálékkeresésbe befektetett energiamennyiség arányával. A valuta a fitness helyett lehet a felvett nektár vagy cukor mennyisége, a korlátozó tényező a táplálékkeresésre felhasznált energiamennyiség, amit – mivel nehezen mérhető – gyakran a táplálékkeresésre fordított idővel próbálnak becsülni. A megfigyelt viselkedések eltérnek az egyszerűbb modellek esetén, ezek alkalmasak lehetnek a modell finomítására, hogy jobban megértsük a költségeket (felhasznált energia és idő), nyereségeket (nettó energianyereség) és korlátokat (rendelkezésre álló energiamennyiség) (STEPHENS *et al.* 2007; DAVIES *et al.* 2012).

A profitabilitást számos tényező befolyásolhatja, amelyek meghatározzák a táplálkozási stratégiákat. Nappali lepkék imágói esetén a nektárnövények fogyasztásának profitabilitását meghatározhatja az egyedek tanulási képessége, repülési ideje, a pödörnyelv hossza, a lepke testtömege, a szárny terhelése, energiaszükséglete, a virág mérete, a nektár minősége és mennyisége, a növény relatív gyakorisága, térbeli és időbeli elhelyezkedése (GOULSON 1999; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009; SZIGETI 2012). Ahhoz, hogy megértsük a nektárfogyasztó lepkék optimális táplálkozási viselkedését, e tényezőket ismernünk kell.

### 1.3. A lepkék táplálkozása

A kifejlett lepkék specializálódott szájszerve a pödörnyelv (proboscis). Ez a szerv morfológiai és anatómiai szempontból is különleges. Kialakulása a galeákból vezethető le, amelyek az evolúció során megnyúltak és kampók, valamint fogak (nanostruktúrák) segítségével összekapcsolódtak. Ezek egy szigetelt csatornát alkotnak, ami lehetővé teszi folyadékok áramlását. Pontos működése a mai napig nem ismert, feltételezések szerint a két galeában a testfolyadék (haemolympha) ki- és beáramlásával pödrődik ki és be a nyelv, illetve ezt a mozgást apró izmok is segítik. A helyes ki- és bepödrést a pödörnyelv különböző merevítő struktúrái és egy elasztikus fehérjékből álló réteg, valamint izmok biztosítják. A felszívásért a fejben elhelyezkedő garatpumpa, a galeák képezte csőben fellépő kapilláris erő és a nyelv végén található kapcsolóelemek képezte nanoszivacs szerkezet felel (BAUDER *et al.* 2011; WILLMER 2011; MONAENKOVA *et al.* 2012; LEE *et al.* 2014; BAUDER *et al.* 2015). Ez a különleges szájszerv a növény-pollinátor kapcsolatok hosszas koevolúciós folyamatának eredménye. A pödörnyelv hossza sokszor döntő jelentőségű a virágos növények által nyújtott nektár megszerzésében (BAUDER *et al.* 2011; VAJNA 2015).

Az európai elterjedésű nappali lepkék döntő többsége nektárokat fogyaszt, egyéb táplálékforrás lehet még sár, állati ürülék, növényi nedvek és rothadó gyümölcsök (KRENN 2000; GOULSON 1999; STANG *et al.* 2009). A különféle forrásból származó táplálék biztosítja a lepkék számára a változatos aminosav-, fehérje-, szénhidrát- és ásványi anyag felvételt (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A pollen aminosavakat és fehérjéket biztosít, de kevés pollenevő lepkefaj van az európai faunában (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). Három forrásból származnak a kifejlett stádium során felhasználható tápanyagok: (1) a lárvális táplálkozásból felhalmozottak, (2) felnőttkorban felvettek és (3) a spermatofórból szerzettek (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009; MAY 2014). Az imágóként táplálkozó lepkefajoknak kevés a testükben raktározott energia bábozódás után, fitnessük a felnőttkori táplálkozástól nagymértékben függ (MAY 2014). A lepkék válogatnak a nektárnövények között, ennek célja, hogy a táplálkozásuk minél hatékonyabb legyen (GOULSON 1999; CORBET 2000).

Egy lepke táplálkozási folyamatát több szakaszra lehet osztani. Alapvetően a nektárnövények váltása repüléssel történik, de nagyon közeli virágokra, virágzatokra átugranak vagy átmásznak. A repülést a leszállás követi a virág, virágzat felszínén, amellyel egy időben nyelvüket kipödrölik. Ezután a nyelvükkel tapogatva megkeresik a virág pártacsövét, majd behelyezik nyelvüket. A keresést illat- és ízérzékelő szenzillák segítik (KRENN *et al.* 2005). A nyelv beillesztése után történik a táplálkozás. Arról még keveset tudunk, hogy valójában mi is történik a virág pártacsövében. A táplálkozás végeztével a lepke

kihúzza nyelvét, majd új pártacsó után kutathat, vagy nyelvét bepödrí, és elrugaszkodik a virág, virágzat felszínéről.

#### **1.4. A lepkék táplálkozási preferenciái**

A nektárnövény-választást befolyásolja a lepke morfológiája, a repülés költsége, az energiabevitel rátája, valamint a töltési kapacitás, azaz, hogy milyen messzire képes eljutni, anélkül hogy megállna táplálkozni vagy melegedni (CORBET 2000). A táplálkozás nyeresége több tényezőtől is függ: ilyen például a nektár cukortartalma, az időegység alatt meglátogatott virágok száma, a táplálkozáshoz és az előtte, illetve közben felhasznált energia (CORBET 2000; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A magas szárnyterhelésű (nagyobb, nehezebb) fajok tömeges vagy nektárban különösen gazdag virágokról táplálkoznak, mivel az így nyert energiával képesek fenntartani a folyamatos repülést, ők a kiadós, de ritka táplálkozást részesítik előnyben (CORBET 2000). A legtöbb viráglátogató preferál bizonyos színeket és illatokat, ez segíti a virágok felismerését és kiválasztását, javítva a tanulás gyorsaságán (ŌMURA & HONDA 2005; FILELLA *et al.* 2013). A lepkék többsége távolról először a vizuális ingerek alapján választ, az illatok a közeli keresést segítik (ŌMURA *et al.* 1999; ŌMURA & HONDA 2005; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A pillangófélék (Papilionidae) családjába tartozó fajok a lila és kék színű virágokat részesítik előnyben (ŌMURA & HONDA 2005), ez igaz a kis Apolló-lepkére is (SZIGETI 2012). Az egyes fajok preferenciája, memóriája, tanulási képessége eltérő (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009).

A hosszú nyelvű lepkék mély és sekély pártacsövű virágokból is képesek táplálkozni, szemben a csak rövid pártacsövű virágokból nektárt fogyasztó, rövid nyelvű társaikkal (RODRÍGUEZ-GIRONÉS & SANTAMARÍA 2006; RODRÍGUEZ-GIRONÉS & SANTAMARÍA 2007). Ezen egyedek a nagyméretű és nagy energiataralmú virágokat preferálják, így látogatási mintázatuk eltér a rövidebb nyelvűekétől, amelyek gyors látogatási rátával rendelkeznek (MAY 2014). A lepkék (és más nektárfogyasztó rovarok, kivéve poszméhek) nem képesek a nyelvüknél hosszabb pártacsövű virágokból táplálkozni (HARDER 1983; LAVERTY 1988; CORBET 2000).

## **2. Célkitűzések**

Dolgozatomban a kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne* LINNAEUS, 1758) táplálkozásának hatékonyságát elemzem az öt, illetve négy leggyakrabban látogatott nektárforrásukon, hogy megismerjem e fajok különbségeit abból a szempontból, hogy mennyire profitábilis belőlük táplálkozni. Arra a kérdésre keresem a választ, hogy a

leggyakrabban fogyasztott nektárnövények között van-e profitabilitásbeli különbség, azaz megéri-e a kis Apolló-lepkéknek ezeken táplálkozni, van-e eltérés az ezeken való táplálkozás hatékonyságában. Az eltéréseket magyarázhatják-e növényi tulajdonságok (virág- és virágzat szerkezet, relatív gyakoriság, nektár mennyiség és minőség) vagy az ivarok különböző tevékenységei. Eredményeimet ezeknek a hatásoknak a figyelembevételével értékelem.

A vizsgálatnak abból a szempontból van jelentősége, hogy egy IUCN Vörös Listás, visszaszorulóban lévő faj a kis Apolló-lepke (PARMESAN *et al.* 1999), ezért magának a fajnak és élőhelyének védelme érdekében minél több információt kell összegyűjtenünk, hogy egy átfogó képet kapjunk róla és ennek a képnek szerves része a táplálkozás, illetve a nektárforrásainak a vizsgálata.

### **3. Anyag és módszer**

#### **3.1. A vizsgált lepkefaj: a kis Apolló-lepke**

A kis Apolló-lepke a pillangók családjába (Papilionidae) tartozó, Európától Közép-Ázsiáig számos helyen előforduló faj (WEISS 1999; VLASANEK *et al.* 2010). A hímek őrjáratózó repüléssel keresik fel a nőstényeket és erényövet készíthetnek párzáskor (VLASANEK & KONVICKA 2009). A nőstények tojásokat raknak, és oda-vissza repülnek a nyílt gyepekben található nektárforrások és az erdőszegélyekben lévő tojásrakó területek között. Feltehetően e tevékenységek költségeinek fedezésére mindkét ivar sok időt tölt táplálkozással (KONVIČKA & KURAS 1999), de az ezt meghatározó tényezőkről keveset tudunk (SZIGETI 2012; VAJNA 2015). Az egyedek közelről megfigyelhetők. Az ivarok könnyen elkülöníthetők, a nőstények potroha és tora szőrmentes, illetve a torszelvények oldalán sárga foltok találhatóak (WEISS 1999; **1-2. ábra**).

A nőstény a tojásait, a lárvális tápnövényét, azaz keltikéket (*Corydalis* spp.) tartalmazó, hűvösebb, erdős-bokros területeken rakja le (BERGSTRÖM 2005). A kevés (kb. 50-60) tojás lerakása többnyire akkor történik, amikor a lárvális tápnövény már nem látható. A tojások áttelelnek (BERGSTRÖM 2005), majd tavasszal a hernyók a keltikék hajtásaival táplálkoznak. Évente egy generációjuk van, az imágók Magyarországon áprilistól júliusig repülnek domb- és hegyvidékeken, olyan nyílt, füves területeken, amelyek közelében erdős, bozótos helyek is találhatóak (RONKAY 1997). Állományainak mérete Európa-szerte csökken, ennek fő oka valószínűleg a füves és erdős területek nem megfelelő kezelése (LUOTO *et al.* 2001). A lepkefaj az IUCN Vörös Listáján szerepel, az állatot és élőhelyét a Berni Egyezmény védi (VAN SWAAY *et al.* 2010).



1-2. ábra: Frissen kelt nőstény és hím kis Apolló-lepke. A szárny narancsos színe idővel eltűnik.

### 3.2. A vizsgálat helyszíne és ideje

Terepi megfigyeléseket végeztünk a Visegrádi-hegységben, Tahitótfalu közelében található Hegyesden ( $47^{\circ}45'22.7''N$ ,  $19^{\circ}2'53.4''E$ ) és Leány-kúti réten ( $47^{\circ}44'23.6''N$ ,  $19^{\circ}03'33.8''E$ ), valamint a Börzsönyben a Nagy-Hideg-hegyen ( $47^{\circ}56'10.24''N$ ,  $18^{\circ}55'18.61''E$ ). E területek növényborítottsága változatos: nyílt gyepek és bokros, erdős foltok váltják egymást, valamint a nektárnövények eloszlása is igen heterogén. A lepkék repülési ideje, ennek megfelelően a terepmunka is április végétől június elejéig tartott, Hegyesden 2013-2016, a Leány-kúti réten 2007-2014, a Nagy-Hideg-hegyen 2014, 2015 években.

### 3.3. Kis Apolló-lepke fogás-visszalátás mintavétel

A teljes repülési időszak alatt naponta az összes jelöletlen kis Apolló-lepkét megpróbáltuk befogni, morfológiai méréseket követően egyedileg jelöltük, majd szabadon engedték az állatokat. Az egyedi jelölés során számot kaptak a hátulsó szárny ventrális oldalára, valamint 3-3 színes pöttyöt az elülső szárny ventrális oldalának csúcsi részére, ahol átlátszó a szárny, így a kód a szárny hasi és háti oldaláról egyaránt leolvasható (3-4. ábra). A jelölés a lepke élete alatt ritkán kopik le, ezért a lepke további befogás nélkül is azonosítható távcső segítségével. A réteket naponta többször, egyenletes tempóval végigjártuk és feljegyeztük a látott állatok színekódját, ivarát, az észlelés időpontját, a megfigyelt viselkedést (napozik, pihen, repül, párosodik, táplálkozik, tojást rak), illetve táplálkozás esetén a fogyasztott növényfajt. A megfigyeléseket dr. Kis János, dr. Körösi Ádám, Szigeti Viktor, Vajna Flóra, Sáfrán Nikolett, Bella Marcell, biológus BSc és MSc hallgatók, valamint jómagam végeztük. Az egyedek azonosításához Olympus 8×21 DPC I binokuláris távcsövet használtunk.





3-4. ábra: Jelöletlen és jelölt erényöves nőstény kis Apolló-lepke.

### 3.4. A videó- és hangfelvételek készítése

A táplálkozási viselkedést videófelvevővel rögzítettük. Összesen 198 felvétel készült 98 egyedről 2010 és 2016 között. A videókat dr. Kis János, Szigeti Viktor és jómagam készítettük 10 és 18 óra között a következő felszerelésekkel: Nikon D7000 + 60mm f/2.8G ED AF-S Micro NIKKOR (2012-2016); Canon Powershot E1 (2010-2011); Canon Powershot SX220HS (2013-2014); Canon EOS 5D Mark II + Sigma 150mm f/2.8 EX DG APO HSM (2016).

Az egyedi nyomonkövetéseket a lepkék viselkedésének diktafonnal való rögzítésével oldottuk meg, amely az adott viselkedésforma és az időpont felmondását jelentette. Összesen 61 felvétel került felhasználásra 60 egyedről a 2007 és 2016 közötti időszakból. A felvételeket dr. Kis János, önkéntes hallgatók és jómagam készítettük.

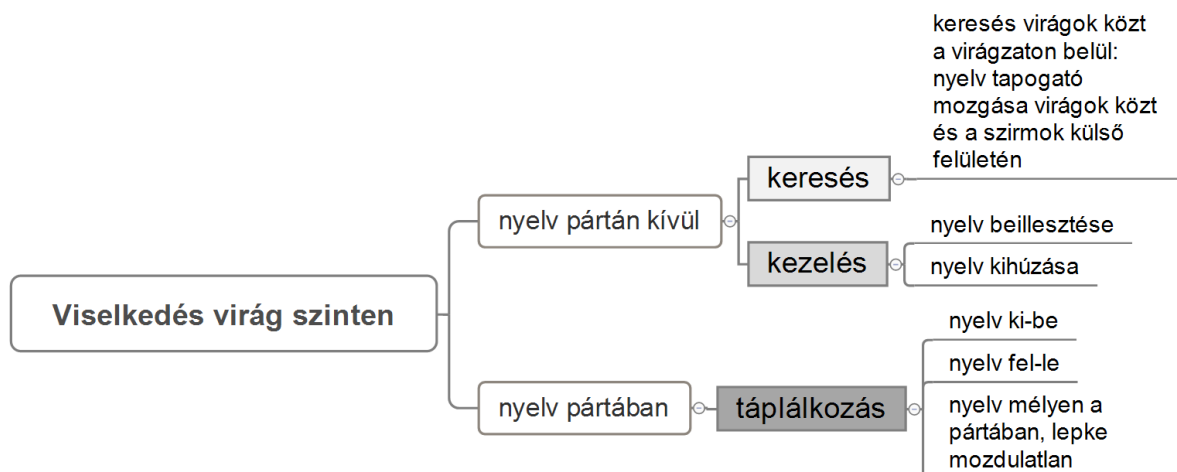
### 3.5. A videók és hangfelvételek elemzésének módszere

Nektárfogyasztó, proboscisszal rendelkező rovarok esetén viszonylag új módszer a videófelvevőelemzés a táplálkozási viselkedés mintavételezésére (KRENN 2008; KAROLYI *et al.* 2013). Előnye, hogy a videófelvevő bármikor visszanezézhető és újraelemezhető a paraméterek megváltozása esetén is, illetve megfelelő felszereléssel jó minőségű és nagy felbontású felvétel készíthető, ami megkönnyítheti az elemzéseket. A videókat megfelelő távolságból készítve ezzel a módszerrel nem zavarjuk meg a lepkét, így nem befolyásoljuk annak viselkedését sem. Fontos, hogy a videók alapján könnyen leolvasható valamely egyedi azonosító. Hátránya, hogy sok esetben kiszámíthatatlan a lepke viselkedése, ezért nehéz követni és gyakran a videófelvevő a táplálkozás folyamata közben kezdődik, de ez a legtöbb elemzés kimenetelét nem befolyásolja. További hátrány, hogy ha nem sikerül a felvétel vagy a minőségéből adódóan nem elemezhető, akkor számos adat veszhet kárba. A videókat a Sit & Wait 0.1 (SZABÓ & KIS 2012) eseményrögzítő programmal kódoltam. A videók néhány fontos tulajdonságával a hangfelvételek is rendelkeznek, annyi különbséggel, hogy vizuális feldolgozásra nincs lehetőség, minden viselkedésformát manuálisan kell lekódolni. A videók időbeni felbontása jóval magasabb, századmásodpercre

pontosan meg lehet határozni mikor mi történik, ezzel szemben a hangfelvételek csak másodpercre pontosan értékelhetők, amely jelentős adatvesztéssel jár, azonban hosszabb ideig nyomon követhető egy-egy példány és átfogóbb képet kapunk a kis Apolló-lepkék viselkedéséről. A videók alapján sikerült elemezni az öt leggyakrabban fogyasztott nektárnövényen megfigyelt táplálkozási viselkedés részleteit, azonban a hangfelvételek csak négy nektárnövény kapcsán állnak rendelkezésre. Ezt figyelembe kell venni az értékelés során.

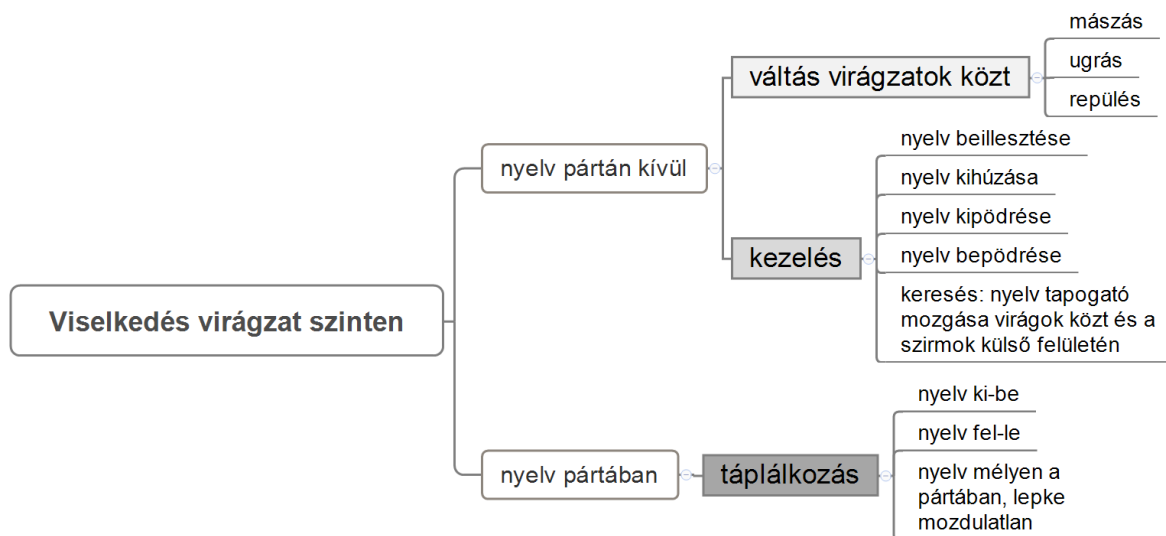
### 3.6. Viselkedésmintázatok szerkezete

A viselkedésmintázatot egy nappali lepke általános táplálkozási folyamata alapján osztottam fel és kategorizáltam. Az elemzéseket a virágok és azok közötti, azaz virágzaton belüli, valamint a virágzatokon belüli és azok közötti szinten végeztem. A virágokhoz köthető viselkedést további három részre osztottam: a *keresés*, ami a pödörnyelvvel való tapogató mozgást jelenti a virágok között, a *kezelés* a nyelv kihúzását és beillesztését foglalja magába, valamint a *táplálkozás*, a tényleges táplálkozást becsli, ami alatt a nyelv a pártacsóban helyezkedik el és a nyelv egészének beillesztésétől egészen a kihúzásáig tart (5. ábra). Noha nem tudjuk, hogy a *táplálkozás* fázisban a lepkék valóban mindig táplálkoznak-e, ez a legjobb becslésünk ennek terepi mintavételezésére. Illetve labori vizsgálatok során sikerült kimutatnunk, hogy a táplálkozással töltött idő arányos a felvett nektár mennyiségével.



5. ábra: Táplálkozási viselkedés virágok szintjén. Az egyes viselkedéselemek beosztása a három nagyobb, elemzett viselkedés-kategóriába.

A virágzatok egészéhez köthető viselkedést szintén három fő részre tagoltam. A *váltás*, a virágzatok között történik repüléssel, mászással vagy ugrással, a *kezelés*, a nyelv kihúzását, beillesztését, be- és kipödrését, valamint a keresést foglalja magába. A *táplálkozás* a tényleges táplálkozást becsli, azonos a virág szinten megfigyelt viselkedés *táplálkozás* kategóriájának meghatározásával (6. ábra).



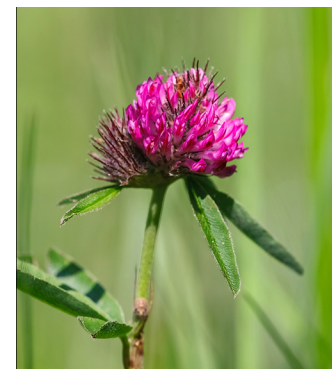
**6. ábra:** Táplálkozási viselkedés virágzatok szintjén. Az egyes viselkedéselemek beosztása a három nagyobb, elemzett viselkedés-kategóriába.

### 3.7. A vizsgált nektárnövények ismertetése

Ezt az összefoglalót SZIGETI (2012) és VAJNA (2015) nyomán készítettem. Az öt (hangfelvételek esetén négy) leggyakrabban fogyasztott nektárnövényt választottam elemzéseimhez, amelyekről elegendő adat állt rendelkezésemre. A három vizsgálati területen és évek között eltérő a növények előfordulása. Rövidítések: Lk: Leány-kúti rét; H: Hegyesd; NHh: Nagy-Hideg-hegy.

*Trifolium alpestre* – bérci here

Lk: nagyon ritka, H: helyenként gyakori, NHh: tömeges; nyílt gyepekben; a kis Apollók rajzásának második felében. Virágainak színe lilás-rózsaszín, kis méretűek, pillangósak és nagyon sok alkot tömött fejcskét (**7. ábra**). A pártacsó mélysége feltehetően nem korlátozza a kis Apollók hozzáférését a nektárhoz. Aktuális nektármennyiség [ $\mu$ l]: átlag=0.06 SD=0.1, n=49, nektár cukorkoncentráció [m%] (=viszkozitás): átlag=31.35, SD=12.78, n=10.



**7. ábra:** *Trifolium alpestre*

*Silene viscaria* – enyves szegfű

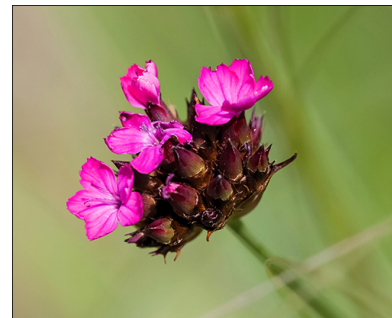
Szinonímák: *Lychnis viscaria*, *Viscaria vulgaris*. Lk: közepesen gyakori, H: közepesen gyakori, NHh: helyenként gyakori; erdőszegélyben; a kis Apollók rajzásának teljes idejében. Virágainak színe lilás-rózsaszín, nagy méretűek, sugarasak és közepes mennyiségű alkot ritkás bogas virágzatot (**8. ábra**). A pártacsó mélysége korlátozza a nektár elérhetőségét rövid nyelvű kis Apolló egyedek számára (VAJNA 2015). Aktuális nektármennyiség [ $\mu$ l]: átlag=0.12, SD=0.31, n=136, nektár cukorkoncentráció [m%] (=viszkozitás): átlag=28.39, SD=9.41, n=27.



**8. ábra:** *Silene viscaria*

*Dianthus giganteiformis* subsp. *pontederiae* – magyar szegfű

A dolgozat további részében használt megnevezés: *Dianthus giganteiformis*. Lk: közepesen gyakori, H: tömeges, NHh: nincs; nyílt gyepekben; a kis Apollók rajzásának teljes idejében. Virágainak színe lilás-rózsaszín, közepes méretűek, sugarasak és kevés alkot tömött álernyőt (**9. ábra**). A pártacsó mélysége feltehetően nem korlátozza a kis Apollók hozzáférését a nektárhoz. Aktuális nektármennyiség [ $\mu$ l]: átlag=0.07, SD=0.08, n=112, nektár cukorkoncentráció [m%] (=viszkozitás): átlag=23.4 SD=7.76, n=21.



**9. ábra:** *Dianthus giganteiformis* subsp. *pontederiae*

*Aegonychon purpurea-coeruleum* – erdei gyöngyköles

Szinonímák: *Lithospermum purpurea-coeruleum*, *Buglossoides purpurea-coeruleum*, Lk: nagyon ritka, H: helyenként gyakori, NHh: nem ismert; erdőszegélyben; a kis Apollók rajzásának első felében. Virágainak színe kék, közepes méretűek, sugarasak és nagyon kevés alkot boragoid virágzatot (**10. ábra**). A pártacsó mélysége feltehetően nem korlátozza a kis Apollók hozzáférését a nektárhoz. Aktuális nektármennyiség [ $\mu$ l]: átlag=0.04, SD=0.14, n=108, nektár cukorkoncentráció [m%] (=viszkozitás): átlag=34.06, SD=8.73, n=9.



**10. ábra:** *Aegonychon purpurea-coeruleum*

*Ajuga genevensis* – közönséges ínfű

Lk: helyenként gyakori, H: ritka, NHh: helyenként gyakori; nyílt gyepekben; a kis Apollók rajzásának első felében. Virágainak színe kék, közepes méretűek, ajakosak és sok alkot ritkás álörvös virágzatot (**11. ábra**). A pártacsó mélysége feltehetően nem korlátozza a kis Apollók hozzáférését a nektárhoz. Aktuális nektármennyiség [ $\mu$ l]: átlag=0.04, SD=0.17, n=83, nektár cukor százalék [%] (=viszkozitás): átlag=31.4, SD=10.67, n=5.



**11. ábra:** *Ajuga genevensis*

### 3.8. Adatelemzés

Az elemzéseket az R 3.3.1. statisztikai programmal végeztem (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2016). Az eredményeket dobozábrákkal (boxplot) és akkumulációs oszlopdiagramokkal (stacked barplot) ábrázoltam. A dobozábrákon a dobozok baloldali éle az alsó, a jobboldali a felső kvartilist, a vastag vonal a mediánt, a bajszok az adattartományt jelölik a kiugró értékek kivételével, a körök a kiugró értékek; a doboz bevágásai (notch) a medián 95%-os konfidencia-intervallumait mutatják; az egyes ábrákon lévő azonos betűk a Tukey-próba szerint szignifikánsan el nem különülő csoportokat jelölik.

Az elemzésekhez használt időtartamokat a videó- és hangfelvételek alapján kaptam. A táplálkozási gyakoriságokat az egy perc alatt történt táplálkozások számából számoltam. Ezen változók az elemzés és az áttekinthetőség érdekében minden vizsgálat esetén természetes alapú logaritmus-transzformáltak, az ábrákon átskálázva jelölöm őket. A táplálkozás-kezelés arányszámokat a táplálkozás és az azt megelőző kezelés(ek) arányából számítottam. Minden elemzés esetén lineáris kevert modellt használtam (*lme4* [BATES *et al.* 2015] és *lmerTest* [KUZNETSOVA *et al.* 2016] csomagok), amelyek tartalmazznak egy fix és egy random hatást. A modellek fix része a torzítatlan lineáris modell értékeit mutatja, míg a random része megadja az egyes csoportok átlagos varianciáját és szórását a globális átlaghoz képest. A kevert modellek előnyei, hogy egymástól nem független hatások is modellezhetők (random hatás) és hogy egynél több belső tényező is használható (pl. időjárás és egyedi azonosító), valamint nem szükséges, hogy a vizsgált változók normális eloszlást mutassanak.

Nektárnövény fajoknál random hatás az egyedi lepke azonosító és az időjárás (napos vagy felhős idő; ez a videókon látható, illetve a hangfelvételeknél felmondásra került), ivarok esetén a nektárnövény, valamint az időjárásnál az egyedi lepke azonosító és a nektárnövény faj (**1. táblázat**). Ha egy modellben szerepel random hatásként az egyedi azonosító, akkor az

ivar már nem szerepelhet, mert minden egyedi azonosítóhoz tartozik egy ivar változó, így azok egy modellbe való vétele esetén torzítanának. A modellek egészére az F- és a p-értéket az *anova* függvénnyel számítottam. A többszörös összehasonlításokhoz (nektárnövények) Tukey-próbát használtam, minden változó szintet mindegyik másikkal hasonlítva. Az akkumulációs oszlopdiagramok esetén nem alkalmaztam sem modelleket, sem próbákat, mert jelenlegi tudásomat meghaladják, azonban az ábrák mutatják, hogy az egyes viselkedéscsoportok időtartamai hogyan aránylanak egymáshoz a teljes hosszukat tekintve. Az ezek alapján levont következtetéseket fenntartásokkal kell kezelni.

ábrák	függő változó	fix hatás	random hatás
12.	táplálkozás időtartam	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
13.	táplálkozás gyakoriság	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
14.	táplálkozás-kezelés arány	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
15.	táplálkozás-váltás arány	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
16.	kezelés időtartam	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
17.	váltás időtartam	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
18.	váltás távolság	nektárnövény	egyedi azonosító és időjárás
21.	táplálkozás időtartam	ivar	nektárnövény
22.	táplálkozás gyakoriság	ivar	nektárnövény
23.	táplálkozás-kezelés arány	ivar	nektárnövény
24.	táplálkozás időtartam	időjárás	egyedi azonosító és nektárnövény
25.	táplálkozás gyakoriság	időjárás	egyedi azonosító és nektárnövény
26.	táplálkozás-kezelés arány	időjárás	egyedi azonosító és nektárnövény

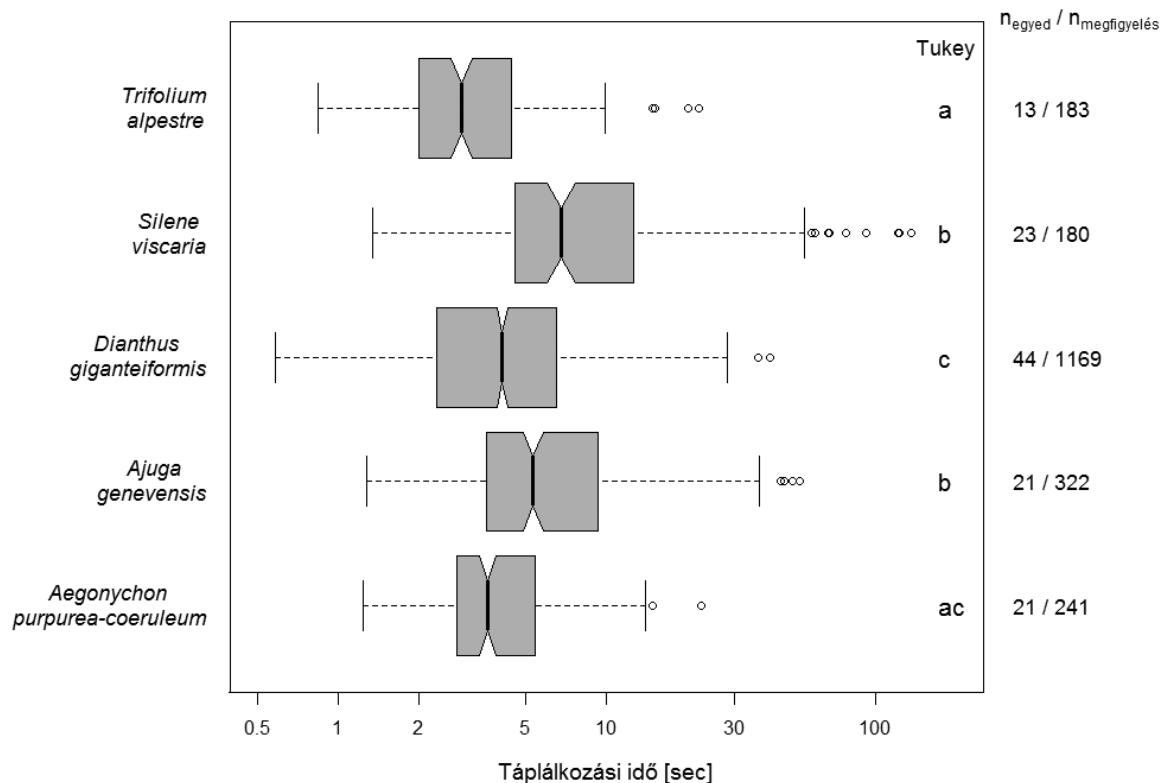
**1. táblázat:** Modellek és a hozzájuk tartozó ábrák az *Eredmények* fejezetben.

## 4. Eredmények

### 4.1. Nektárnövény profitabilitás

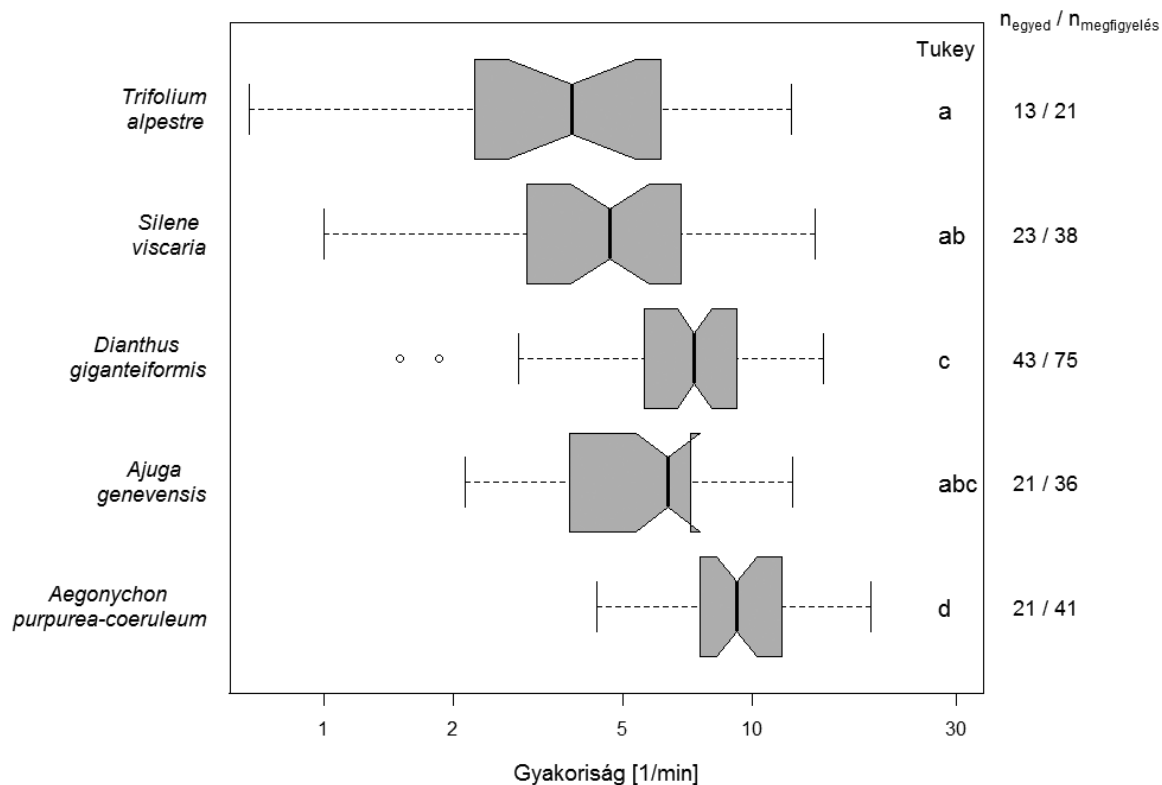
Az öt, illetve négy leggyakrabban látogatott nektárnövény profitabilitását több szempontból vizsgáltam. Először a tényleges *táplálkozás* időtartamokat hasonlítottam össze nektárnövényenként, majd a táplálkozások számát percenként, a *táplálkozás* és a *kezelés*, valamint a *táplálkozás* és *váltás* egymáshoz való arányát. Vizsgáltam a virágok közötti *kezelési időtartamokat*, a virágzatok közötti *váltási időtartamokat*, a *váltástávolságokat* és a viselkedés százalékos megoszlását.

#### 4.1.1. Táplálkozás (pödörnyelv a pártacsóban)



**12. ábra:** Táplálkozási időtartamok virágokon nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik.

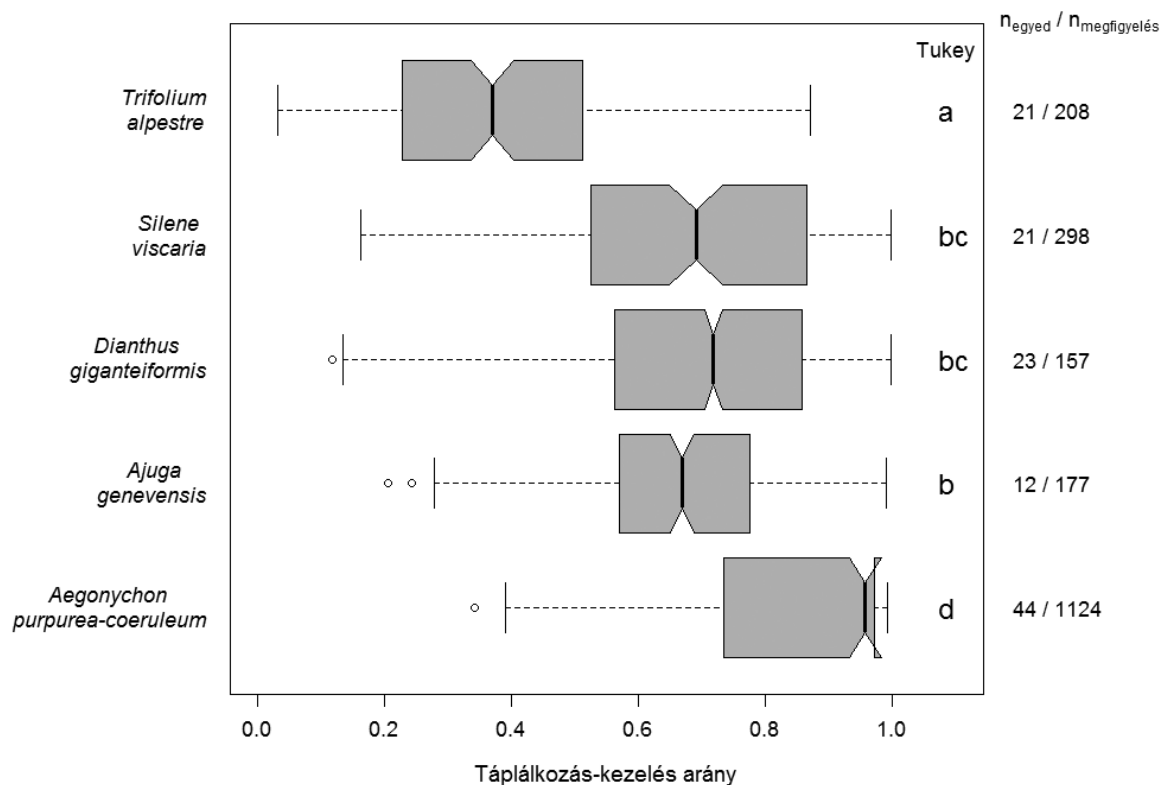
A *táplálkozási* időtartamokban [sec] szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=27.8$ ;  $p<0.001$ , a random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.34, időjárás: 0.01; **12. ábra**). A legtöbb időt a lepkék a *Silene viscaria* (átlag=13.67, SE=1.54) és az *Ajuga genevensis* (átlag=7.75, SE=0.41) virágain töltötték táplálkozással, míg a legkevesebbet a *Trifolium alpestre* (átlag=3.7, SE=0.22) és az *Aegonychon purpurea-coeruleum* (átlag=4.39, SE=0.17) virágain.



**13. ábra:** Táplálkozási gyakoriságok virágokon nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik (Tukey-próba).

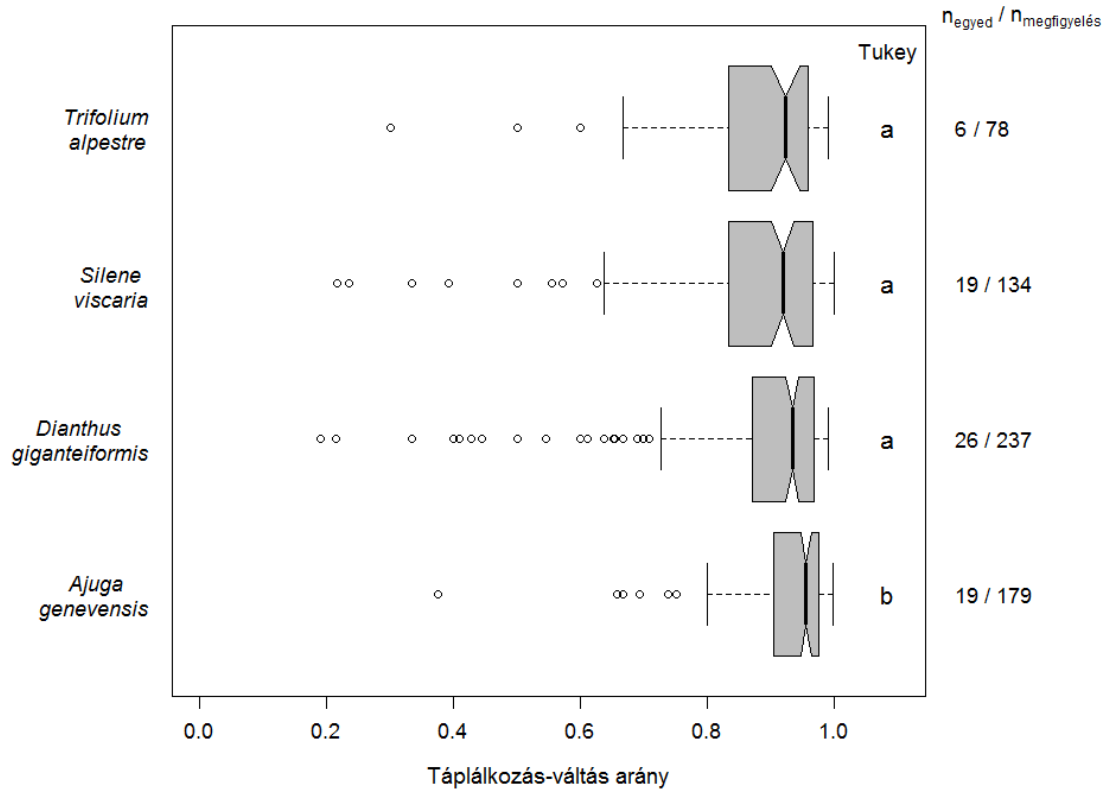
A nektárnövényenkénti *táplálkozási* gyakoriságokban [1/min] szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=15.74$ ;  $p<0.001$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.20, időjárás: 0.01; **13. ábra**). Leggyorsabban az *Aegonychon purpurea-coeruleum* (átlag=9.80, SE=0.51) virágain táplálkoztak, míg lelassabban a *Trifolium alpestre* (átlag=4.45, SE=0.69), a *Silene viscaria* (átlag=5.05, SD=3.03, SE=0.49), valamint az *Ajuga genevensis* (átlag=6.01, SE=0.44) virágain.





**14. ábra:** Táplálkozás-kezelés arány virágokon nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik. A 0 érték azt jelenti, hogy a lepke csak kezeléssel töltötte az időt, 1-es érték esetén csak táplálkozással.

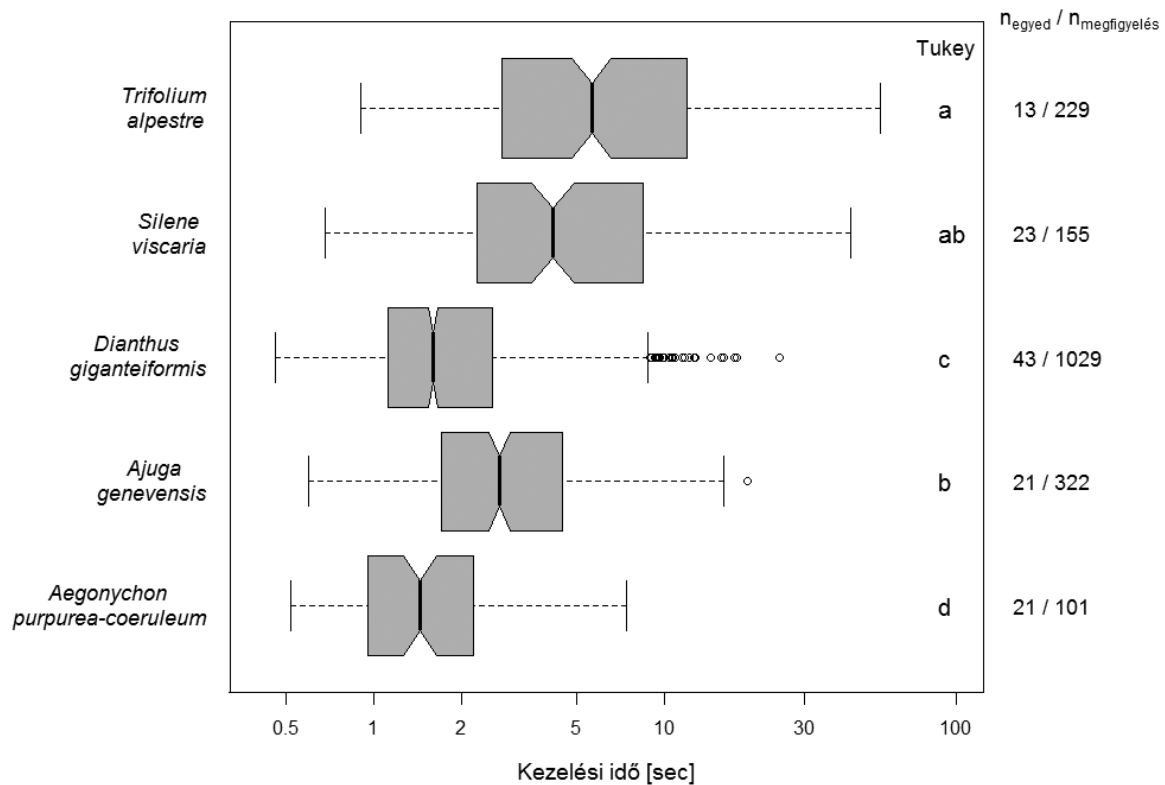
A nektárnövényenkénti *táplálkozás-kezelés* arányokban szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=42.17$ ;  $p<0.001$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.07, időjárás:  $<0.001$ ; **14. ábra**). A kezeléshez képest a táplálkozás aránya az *Aegonychon purpurea-coeruleum* (átlag=0.86, SE=0.01) virágain volt a legmagasabb és a *Trifolium alpestre* (átlag=0.38, SE=0.01) virágain a legalacsonyabb.



**15. ábra:** Táplálkozás-váltás arány nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik. A 0 érték azt jelenti, hogy a lepke csak váltással töltötte az időt, 1-es érték esetén csak táplálkozással.

A nektárnövényenkénti *táplálkozás-váltás* arányokban szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=6.47$ ;  $p<0.001$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.002, időjárás:  $<0.001$ ; **15. ábra**). A váltáshoz képest a táplálkozás aránya az *Ajuga genevensis* (átlag=0.93, SE=0.005) esetén volt a legmagasabb és a *Silene viscaria* (átlag=0.85, SE=0.16), a *Trifolium alpestre* (átlag=0.87, SE=0.014), illetve a *Dianthus giganteiformis* (átlag=0.89, SE=0.009) esetén a legalacsonyabb.

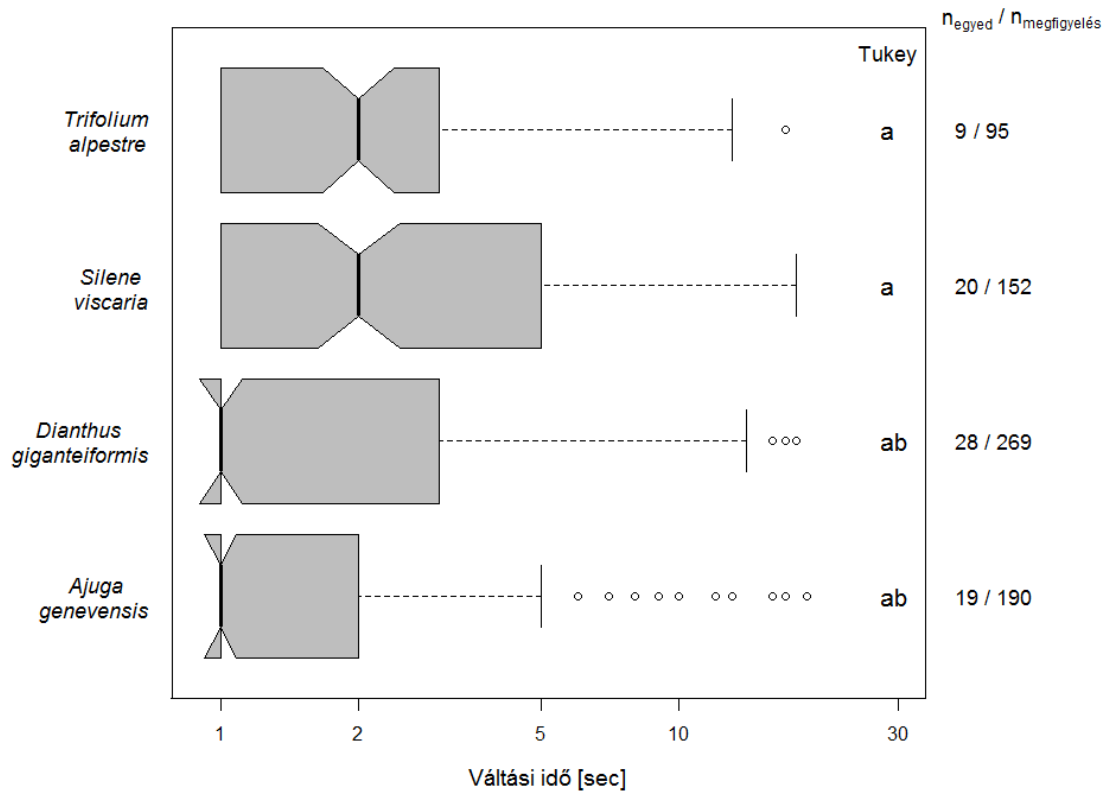
#### 4.1.2. Kezelés (pödörnyelvvel való kezelés)



**16. ábra:** Kezelési időtartamok virágok között nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik.

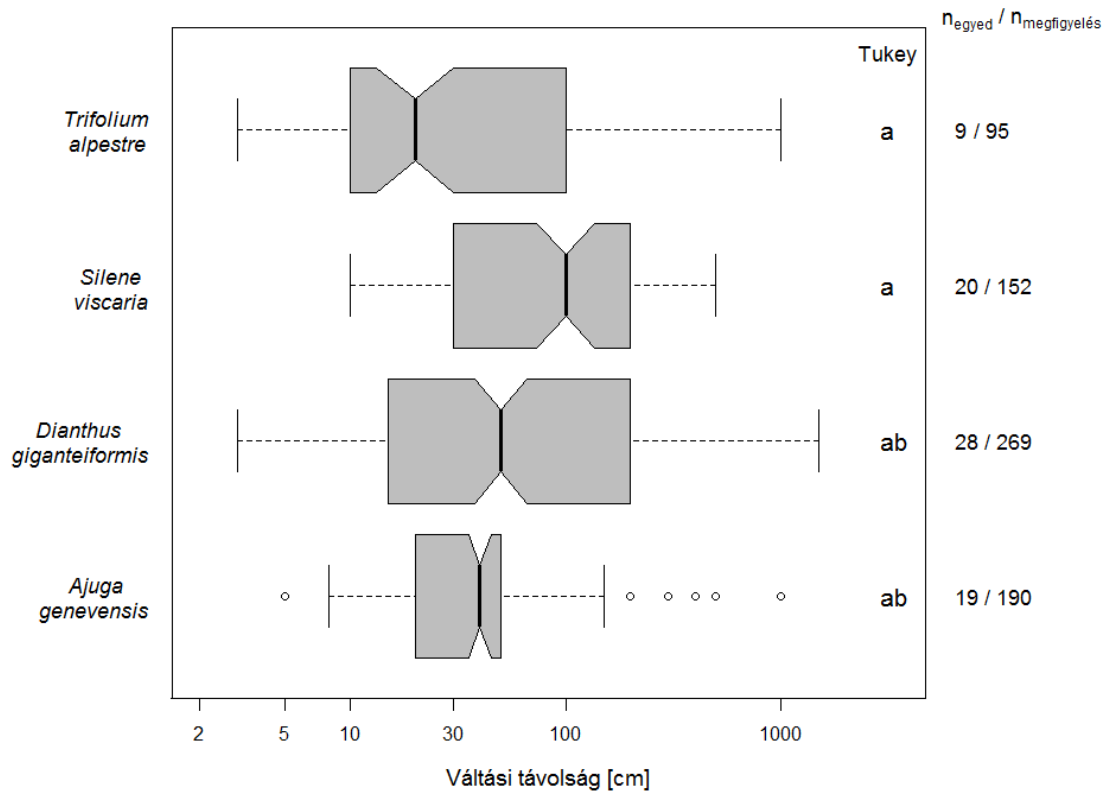
A kezelési időtartamokban [sec] szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=34.7$ ;  $p<0.001$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.35, időjárás: 0.01; **16. ábra**). A legtöbb időt a *Trifolium alpestre* (átlag=8.74, SE=0.61), valamint a *Silene viscaria* (átlag=6.91, SE=0.60) virágai között töltötték kezeléssel a virágzaton belül, míg a legkevesebbet az *Aegonychon purpurea-coeruleum* (átlag=1.88, SE=0.14) virágain.

### 4.1.3. Váltás virágzatok között



**17. ábra:** Váltási időtartamok virágzatok között nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik.

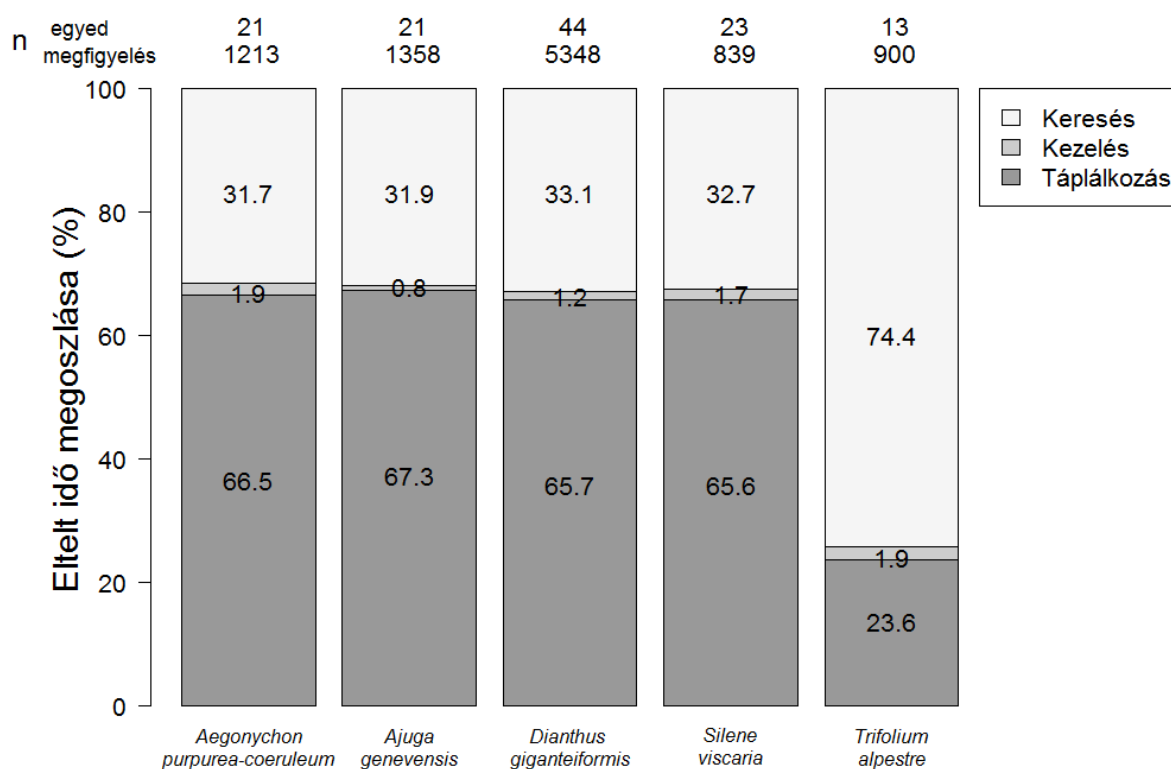
A virágzatok közötti *váltási* időtartamokban [sec] szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=6.83$ ;  $p<0.001$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.04, időjárás:  $<0.001$ ; **17. ábra**). A legtöbb időt a *Silene viscaria* (átlag=3.63, SE=0.29), valamint a *Trifolium alpestre* (átlag=2.62, SE=0.30) virágzatai között töltötték váltással, míg a legkevesebbet az *Ajuga genevensis* (átlag=2.32, SE=0.21), illetve a *Dianthus giganteiformis* (átlag=2.74, SE=0.20) virágzatai között.



**18. ábra:** Váltási távolságok virágzatok között nektárnövényenként. Az azonos betűk a szignifikánsan nem különböző csoportokat jelölik.

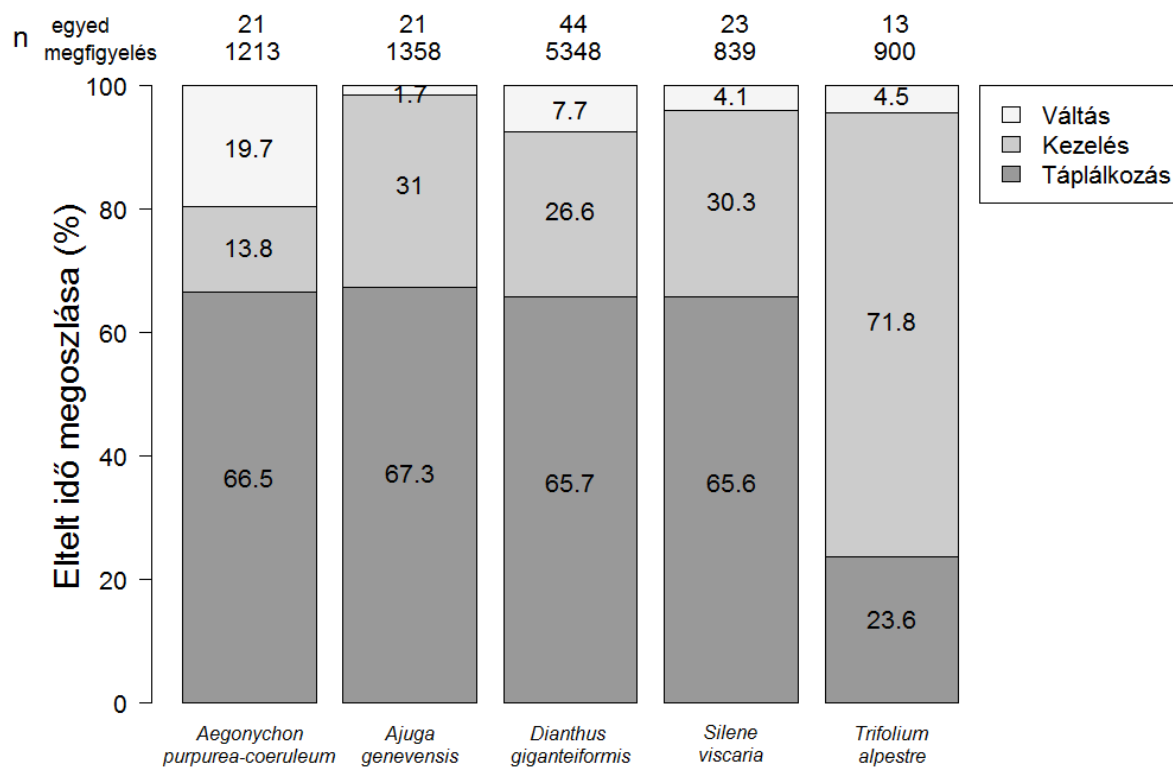
A virágzatok közötti *váltási* távolságokban [cm] szignifikáns eltéréseket találtam ( $F=4.13$ ;  $p=0.008$ , random hatások szórása: egyedi azonosító: 0.04, időjárás:  $<0.001$ ; **18. ábra**). A legnagyobb távolságot a *Silene viscaria* (átlag=126.79, SE=13.45) virágzatai között tették meg, míg a legkisebbet az *Ajuga genevensis* (átlag=76.71, SE=10.78), valamint a *Trifolium alpestre* (átlag=92.29, SE=18.54) virágzatai között.

#### 4.1.4. A viselkedés megoszlása növényfajonként



**19. ábra:** Viselkedés megoszlása virágokon. *Keresés* (pödörnyelv tapogató mozgása), *kezelés* (nyelv beillesztése és kihúzása), *táplálkozás* (pödörnyelv a pártacsóban).

A viselkedés megoszlását a virágokon nem modelleztem, mert az ehhez használandó módszer jelenlegi tudásomat meghaladja. Csak grafikus eredményeket mutatok be (**19. ábra**): a *Trifolium alpestre* virágai között történik a leghosszabban a keresés (74.4%), míg a másik négy nektárnövényen történő viselkedés-megoszlás egymáshoz nagyon hasonló.

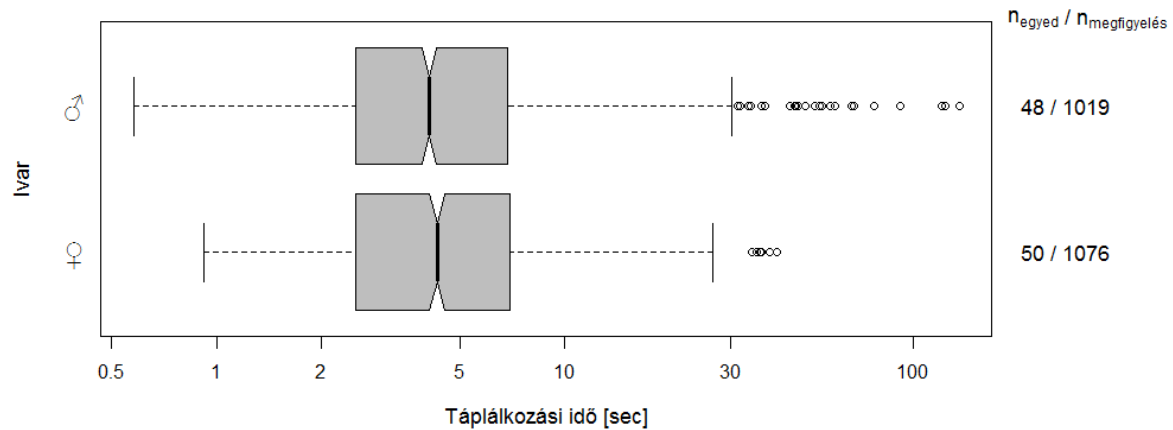


**20. ábra:** A viselkedés megoszlása virágzatokon. *Váltás* (mászás, ugrás, repülés), *kezelés* (pödörnyelvel való kezelés), *táplálkozás* (pödörnyelv a pártacsőben).

A viselkedés megoszlását a virágzatokon nem modelleztem, mert az ehhez használandó módszer jelenlegi tudásomat meghaladja. Csak grafikus eredményeket mutatok be (**20. ábra**): az *Aegonychon purpurea-coeruleum* virágzatai között történik a leghosszabban a váltás (19.7%), a *Trifolium alpestre* virágzatán van a legnagyobb arányban a kezelés (71.8%), míg a másik három nektárnövényen történő viselkedés-megoszlás egymáshoz nagyon hasonló.

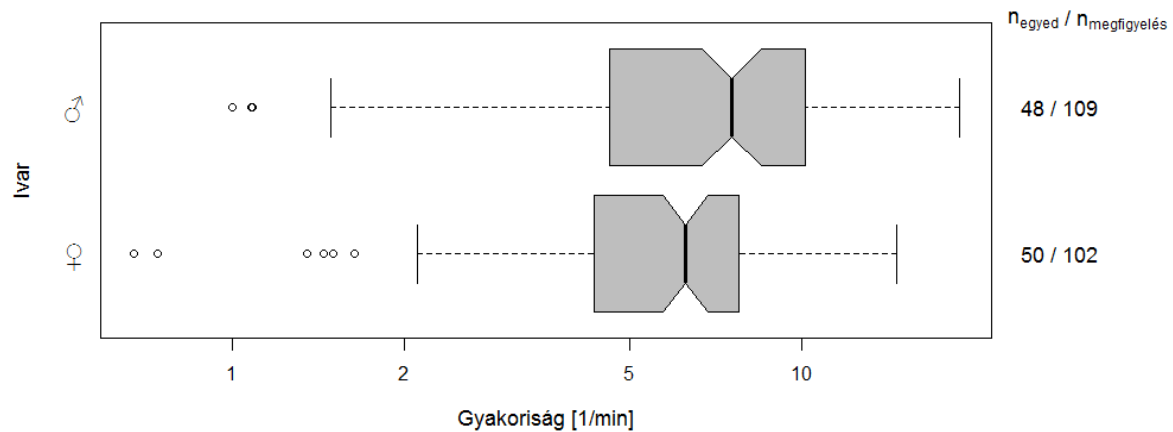
## 4.2. Ivarok közötti eltérések

Az ivarok közötti különbségeket három szemszögből vizsgáltam, a *táplálkozások hossza*, az *egy perc alatti táplálkozások száma*, valamint a *táplálkozás és kezelés egymáshoz való aránya* alapján.



21. ábra: Táplálkozás időtartamok ivaronként.

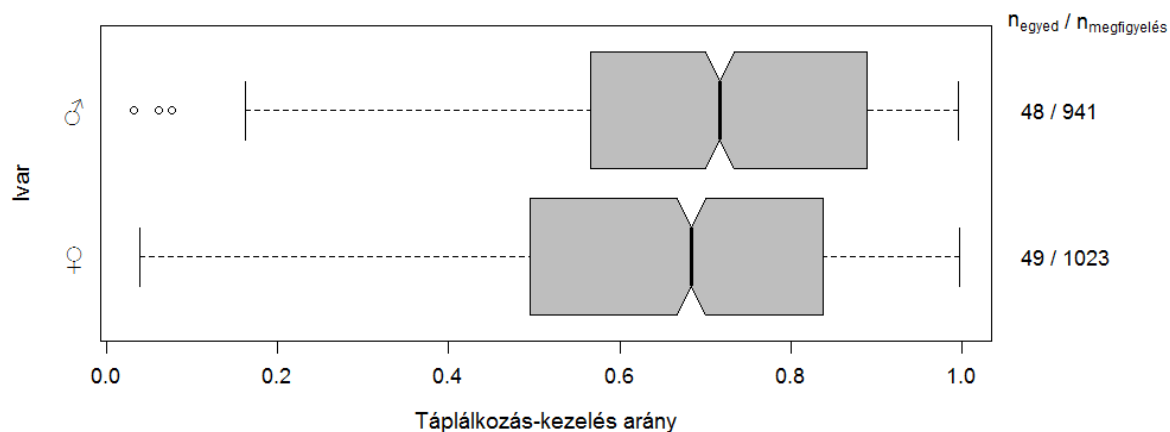
A hímek szignifikánsan rövidebb időt töltöttek táplálkozással egy-egy virágon, mint a nőstények (hímek: átlag=6.69, SE=0.33; nőstények: átlag=5.68, SE=0.15; modell:  $F=6.55$ ;  $p=0.01$ , nektárnövény random hatás szórása: 0.38; **21. ábra**).



22. ábra: Táplálkozás gyakorisága ivaronként.

A virágonkénti *táplálkozási* gyakoriságokban [1/min] nem találtam szignifikáns eltérést a hímek (átlag=7.6, SE=0.37) és a nőstények (átlag=6.25, SE=0.27) között (modell:  $F=0.12$ ;  $p=0.73$ , nektárnövény random hatás szórása: 0.38; **22. ábra**).



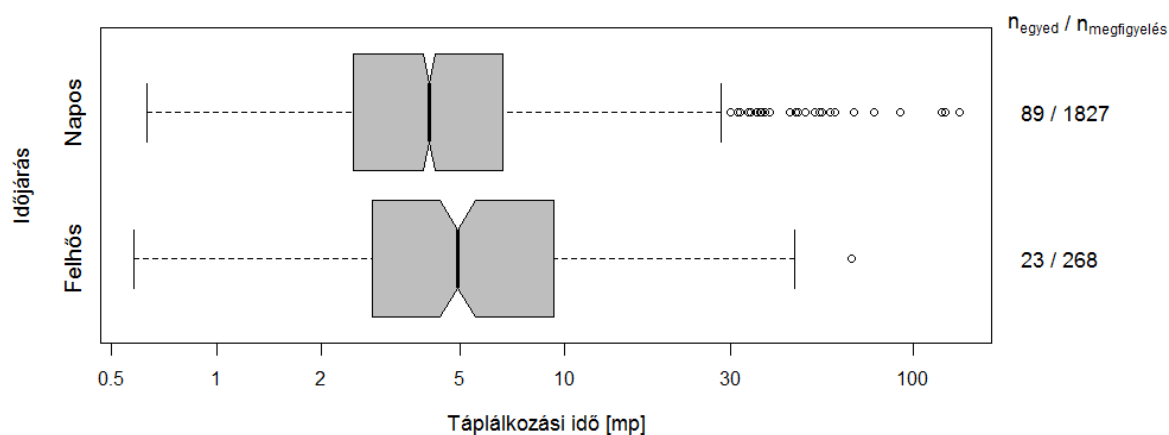


**23. ábra:** Táplálkozás-kezelés arány ivaronként. A 0 érték azt jelenti, hogy a lepke csak kezeléssel töltötte az időt, 1-es érték esetén csak táplálkozással.

A virágonkénti *táplálkozás-kezelés* arányokban nem találtam szignifikáns eltérést a hímek (átlag=0.71, SE=0.01) és a nőstények (átlag=0.66, SE=0.01) között (modell:  $F=1.26$ ;  $p=0.26$ , nektárnövény random hatás szórása: 0.18; **23. ábra**).

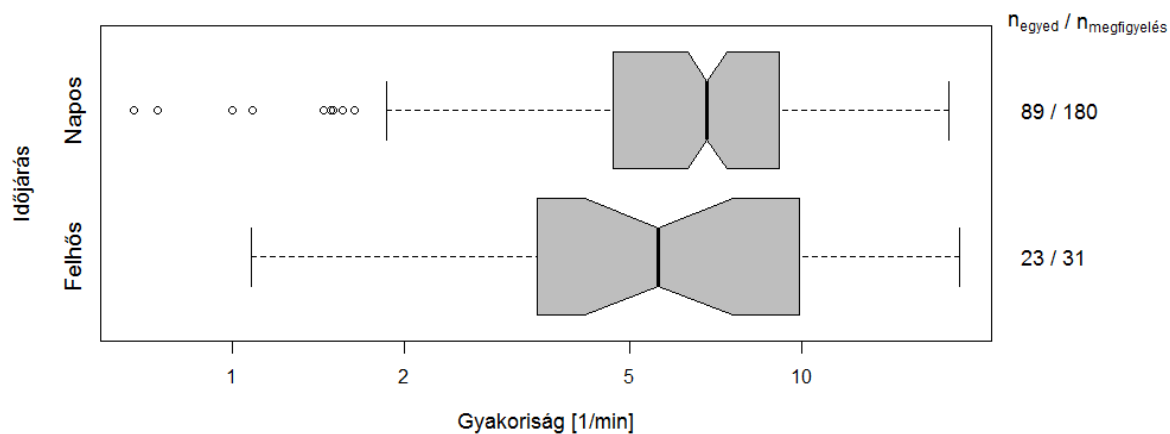
### 4.3. Időjárásfüggő eltérések

Az időjárásfüggő különbségeket (napos-felhős) három szempontból vizsgáltam, a *táplálkozások* hossza, az egy perc alatti táplálkozások száma, valamint a *táplálkozás* és a *kezelés* egymáshoz való aránya alapján.



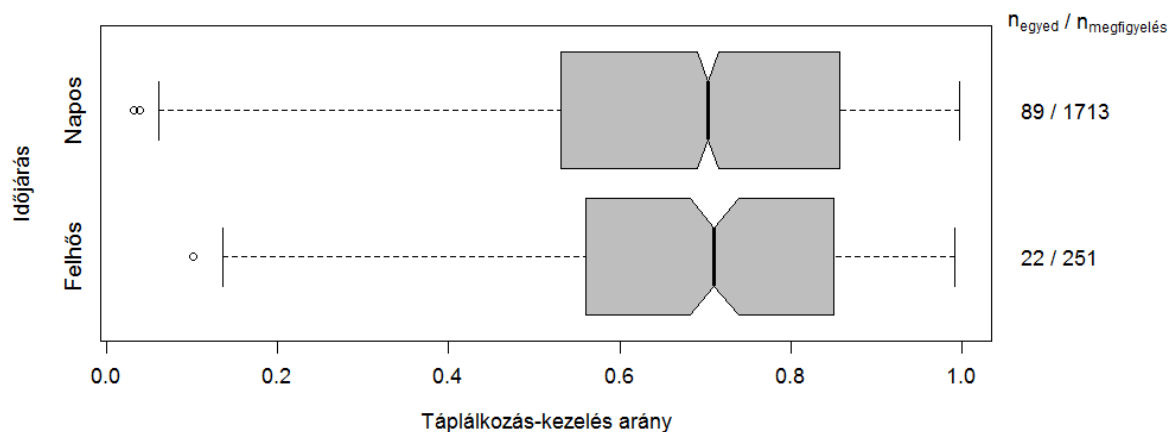
**24. ábra:** Táplálkozás időtartamok időjárásfüggően.

Napos időben szignifikánsan rövidebb időt töltöttek táplálkozással a lepkék egy-egy virágon, mint felhős időben (napos: átlag=5.94, SE=0.19; felhős: átlag=7.75, SE=0.48; modell:  $F=7.27$ ;  $p=0.01$ , random hatások szórása: nektárnövény: 0.39, egyedi azonosító: 0.34; **24. ábra**).



**25. ábra:** Táplálkozás gyakoriságok időjárásfüggően.

A virágonkénti *táplálkozási* gyakoriságokban [1/min] nem találtam szignifikáns eltérést a napos (átlag=6.96, SE=0.24) és a felhős (átlag=6.89, SE=0.81) időjárás között (modell:  $F=3.22$ ;  $p=0.07$ , random hatások szórása: nektárnövény: 0.36, egyedi azonosító: 0.21; **25 ábra**).



**26. ábra:** Táplálkozás-kezelés arány időjárásfüggően. A 0 érték azt jelenti, hogy a lepke csak kezeléssel töltötte az időt, 1-es érték esetén csak táplálkozással.

A virágonkénti *táplálkozás-kezelés* arányokban nem találtam szignifikáns eltérést a napos (átlag=0.68, SE=0.01) és a felhős (átlag=0.68, SE=0.01) időjárás között (modell:  $F=0.002$ ;  $p=0.97$ , random hatások szórása: nektárnövény: 0.15, egyedi azonosító: 0.08; **26. ábra**).

#### 4.4. Eredmények összefoglalva

függő változó	<i>T. alpestre</i>	<i>S. viscaria</i>	<i>D. giganteiformis</i>	<i>A. purpurea-coeruleum</i>	<i>A. genevensis</i>
táplálkozás időtartam	--	++	+ -	--	++
táplálkozás gyakoriság	++	++	+ -	--	++
táplálkozás-kezelés arány	--	+ -	+ -	++	+ -
táplálkozás-váltás arány	--	--	--	NA	++
kezelés időtartam	--	--	+ -	++	+ -
váltás időtartam	--	--	++	NA	++
váltás távolság	++	--	+ -	NA	++

2. táblázat: A modellek függő változóihoz tartozó eredmények nektárnövényenként. A változó szempontjából előnytelen (--), neutrális (+ -) és előnyös (++) nektárforrás, illetve nincsen adat (NA).

függő változó	hím	nőstény
táplálkozás időtartam	--	++
táplálkozás gyakoriság	0	0
táplálkozás-kezelés arány	0	0

3. táblázat: A modellek függő változóihoz tartozó eredmények ivaronként. A táplálkozás szempontjából alacsony (--), és magas (++) érték, illetve nincs szignifikáns különbség (0).

függő változó	napos	felhős
táplálkozás időtartam	--	++
táplálkozás gyakoriság	0	0
táplálkozás-kezelés arány	0	0

4. táblázat: A modellek függő változóihoz tartozó eredmények időjárásfüggően. A táplálkozás szempontjából alacsony (--), és magas (++) érték, illetve nincs szignifikáns különbség (0).

## 5. Értékelés

### 5.1. Nektárnövény profitabilitás

A nektárnövények fogyasztásában szignifikáns eltéréseket találtam a táplálkozások időtartamában, gyakoriságában és a kezeléshez viszonyított arányában, valamint a váltások időtartamában, távolságában és a táplálkozáshoz viszonyított arányában is. A kezelések időtartamában szintén szignifikáns különbséget találtam. A táplálkozási időtartamok a *S. viscaria* és az *A. genevensis* virágain voltak a leghosszabbak, míg a legrövidebbek a *T. alpestre* és az *A. purpurea-coeruleum* virágain. Leggyorsabban az *A. purpurea-coeruleum* virágaiból táplálkoztak egy perc alatt, míg a *T. alpestre*, az *A. genevensis* és a *S. viscaria* virágaiból lassabban. Jelen esetben a táplálkozások gyakorisága egyenlő a kezelés gyakoriságával. A táplálkozás-kezelés arány az *A. purpurea-coeruleum* virágain volt a legnagyobb, míg a legkisebb a *T. alpestre* virágain. A kezelési időtartamok a *T. alpestre* és a *S. viscaria* esetén voltak a leghosszabbak, míg a legrövidebbek az *A. purpurea-coeruleum* virágai között. A táplálkozás-váltás arányok az *A. genevensis* esetén voltak a legmagasabbak, a többi növényfajnál hasonlóan alacsonyak. A váltási időtartamok leghosszabbak a *S. viscaria* és a *T. alpestre*, míg legrövidebbek az *A. genevensis* és a *D. giganteiformis* virágzatai között voltak. A váltási távolságok és ezzel együtt az eredmények sem arányosak a váltási időtartamokkal, mivel a kis Apolló-lepkék nem egy egyenes mentén váltanak virágzatokat. Ezek alapján a váltásban a legnagyobb távolságot a *S. viscaria* esetén találtuk, míg a legkisebbet az *A. genevensis* és a *T. alpestre* esetén. A viselkedésformák teljes megoszlásában a *T. alpestre* esetén a leghosszabb a kezelés és a legrövidebb a táplálkozás, míg az *A. purpurea-coeruleum* esetén a leghosszabb a virágzatok közötti váltás (repülés), viszont a legrövidebb a kezelés. A többi nektárnövénynél hasonló eredményeket kaptam. Összefoglalva az előző fejezetben látható (2. táblázat).

Ezek alapján a *Trifolium alpestre* a legkevésbé profitábilis nektárnövény, amelyet magyaráznak a növény tulajdonságai is. A vizsgálati területeken változó mennyiségben található, virágai kis méretűek és szorosan helyezkednek el egymáshoz képest. Ellenben nektármennyisége közepes a vizsgált növények közül, annak cukorkoncentrációja igen magas (SZIGETI 2012; VAJNA 2015). Az öt leggyakrabban fogyasztott nektárforrás közül a kis Apollók ezt látogatták a legritkábban, illetve a váltások is sokáig tartanak. Virágai között igen hosszú a kezelési idő, azaz a kezelés, annak ellenére, hogy a tényleges táplálkozás rövid ideig tart, ez az arány a legrosszabb a másik négy nektárnövényhez képest.

Fontos táplálékforrás a *Silene viscaria*. A táplálkozási időtartamok ezen a fajon a leghosszabbak, a táplálkozás gyakorisága, azaz a kezelések száma kevés, míg táplálkozás-

kezelés arány közepes. A táplálkozashosszakat magyarázhatja az, hogy a virágokat nehéz kezelni, pártacsövük mély, a rövid nyelvű egyedek nem tudnak belőlük táplálkozni. Ebből adódóan nektárja híg, mert alacsony a párolgás mértéke és ennek a virágaiban található a legnagyobb mennyiség belőle. A vizsgálati területeken általánosan elterjedt nektárnövény (SZIGETI 2012; VAJNA 2015). Virágai egymástól távol állnak a virágzaton belül, ezért a köztük való kezelés sokáig tart. Hiába gyakori növényfaj, a kis Apollóknak csak a hosszabb nyelvű egyedei képesek belőle táplálkozni a mély pártacsövek miatt (VAJNA 2015).

Az *Ajuga genevensis* a táplálkozási időtartamokat tekintve a második legjobb, a gyakoriságok és a táplálkozás-kezelés arányok szempontjából közepes, valamint a táplálkozás-váltás arányok ennek a fajnak az esetén a legmagasabbak. A vizsgálati területeken változó mennyiségben található, összességében kevés fő fordul elő. Nektármennyisége viszonylag alacsony, cukortartalma magas, a párolgása nagymértékű, mivel virágai a többi fajhoz képest nyitottak. Egy virágzatban sok virág található és ezek ritkásan helyezkednek el (SZIGETI 2012; VAJNA 2015). E tulajdonságait tekintve profitábilis nektárnövény lehet, olyan élőhelyeken, ahol gyakori.

Az *Aegonychon purpurea-coeruleum* virágain a táplálkozashosszak közepesek, míg az ezek közötti kezelések időtartama rövid. Ezen a nektárnövényen táplálkoznak a lepkék a legtöbbször egy perc alatt, illetve ebben az esetben a legmagasabb a táplálkozás-kezelés arány, azonban a virágzatok között sokat kell váltani repüléssel. Feltételezzük, hogy ez energiaigényesebb folyamat, mint a virágok közötti mászás. Virágzatai néhány virágból állnak, de ezek szorosan helyezkednek el egymáshoz képest. A vizsgálati területeken összességében kis mennyiségben található. Nektárjának mennyisége alacsony, cukortartalma magas (SZIGETI 2012; VAJNA 2015). Ha a növény virágzatai közötti váltásokat nézzük, nem profitábilis, azonban a virágok közötti kezelések alapján igen. Ez a költség és nyereség vélhetően kompenzálja egymást.

A legkiegyensúlyozottabb nektárforrás a *Dianthus giganteiformis*. A legtöbb elemzés eredményeként közepes értékeket kaptam. Egyes években és területeken kifejezetten gyakori lehet, a lepkék rajzási ideje alatt végig nyílik, és a leggyakrabban látogatott faj. Nektárja közepes mennyiségű, cukortartalma alacsony, tehát hígabb mint a többi vizsgált növényé (SZIGETI 2012; VAJNA 2015).

Az eredményeket és a növényi tulajdonságokat együtt nézve elmondható, hogy a *T. alpestre* kivételével a másik négy nektárnövény hasonlóan profitábilis, mind az egyes virágokat, mind az egész virágzatokat elemezve (19-20. ábra). Ezek közül a *D. giganteiformis* a legkiegyensúlyozottabb, míg a másik három valamely módon kompenzálja a

korlátait, például az *Aegonychon purpurea-coeruleum* esetén a virágzatok közötti váltás költségét kompenzálják a virágok közötti rövid kezelések. Ennek oka lehet a relatív gyakoriság, a nektármennyiség és -minőség változatossága.

A nektárokhoz tartozó értékekben és az elemzéseimhez használt adatokban nagy szórás van, ezek térben és időben nagy változatosságot mutatnak. Ez azt jelenti, hogy a lepkék számára kiszámíthatatlan, hogy mikor, miből és mennyit táplálkozhatnak. Poszméheknél és lepkéknél vizsgálatok eredményeként azt találták, hogy a legkisebb szórású, állandó táplálékot nyújtó növényfajt választják leginkább, kísérletes körülmények között (REAL *et al.* 1982; BIERNASKIE *et al.* 2002; RODRIGUES *et al.* 2010). A nektárt nem tartalmazó virágok látogatása csak költséggel jár, a nektárfogyasztónak számos virágot végig kell néznie, amíg táplálékot talál (DREISIG 1995). A szociális életmódú poszméhek feromonnal jelölik a kimerített táplálékforrást így növelve a kolónia táplálékkeresésének hatékonyságát és keresés közben a virágszerkezet komplexitása befolyásolja, hogy egy virágra egy poszméh leszálljon-e (SALEH *et al.* 2006). A poszméhek több forrás közül úgy tűnik nem tesznek különbséget hasonló szín és virágszerkezet esetén (CHITTKA *et al.* 1997). Lepkékről hasonló vizsgálatokról nincs tudomásunk, de azt gondoljuk, hogy ahol több hasonlóan profitábilis faj együtt előfordul, ott a relatív gyakoriságuk függvényében valószínűleg mindegyiket érdemes rendszeresen látogatni.

A profitabilitásnak csak azt a részét becsültük, amikor a lepke már elérte a nektárnövényt. Ugyanakkor az egyes vizsgálati területeken más-más mennyiségben fordulnak elő a kiválasztott nektárnövények, ami évek között is nagy mértékben változhat (SZIGETI 2012), tehát a vizsgálati eredmények az adott területekre és évekre értelmezhetők. A Nagy-Hideg-hegyen nincsen *D. giganteiformis*, ezért ott az *A. genevensis* vagy más nem vizsgált faj lehet a legprofitábilisabb. A *D. giganteiformis* példája Hegyesden arra utal, hogy ezen nektárnövények közül egy is elég ahhoz, hogy a kis Apollók hatékonyan tudjanak táplálkozni és ilyen szempontból fennmaradásuk biztosítva legyen, ha a növény gyakori az adott területen. Más, nem vizsgált élőhelyeken lehetnek hasonló profitabilitású vagy profitábilisabb nektárnövények is a kis Apollók számára és a fontos fajok élőhelyek között lehetnek teljesen eltérőek: nagyon eltérő nektárnövényeket találtak kis Apollók különböző populációinál (KUDRNA & SEUFERT 1991; VAN HELSDINGEN *et al.* 1996; KONVIČKA *et al.* 2001; LUOTO *et al.* 2001; KONVIČKA *et al.* 2006). Számos növényfajt nem tudtunk vizsgálni, mert a lepkék keveset fogyasztják (SZIGETI 2012), ezért nincs elemezhető mennyiségű adat róluk, azonban már ez is egy profitabilitási mutató lehet. Szembetűnő a *T. alpestre* alacsony profitabilitása a többihez képest, valamint a *S. viscaria* korlátozott elérhetősége egy populáció számára

(VAJNA 2015). A nektárok cukortartalma és a virágokban fellelhető mennyisége és minősége is fontos befolyásoló tényező lehet, mert például minél töményebb egy nektár, annál értékesebb, azaz nagyobb az energiatartalma, de ez ugyanakkor korlátozhatja is a nektár felvételét, mert a töményebb nektárok viszkózusabbak, ezért csak rövidebb nyelvű rovarok számára férhetők hozzá (GONZÁLEZ-TEUBER & HEIL 2009; WILLMER 2011), azonban ennek részletesebb vizsgálata még hátra van kis Apollók esetén. Szükséges a lepkék és a nektárfogyasztó rovarok táplálkozásának megértéséhez a viráglátogatás folytonosságának (viráglátogatási konzisztencia) kutatása (BAKOWSKI & BORÓN 2005; EZZEDDINE & STEPHEN 2008). Ez határozza meg a nektárnövények beporzását és befolyásolhatja a rovarok energiazajlását (CAMAZINE & SNEYD 1991; CHITTKA *et al.* 1997; CHITTKA *et al.* 2003; SCHOONHOVEN *et al.* 2005; GARCIA ADEVA 2012).

## 5.2. Ivarok táplálkozása

Mindkét ivar sok időt tölt táplálkozással és más-más energiát igénylő tevékenységeket végeznek. A hímeknél az őrzáratkozás és az erényövek készítése (KONVIČKA *et al.* 2001), a nőstényeknél pedig a tojásképzés és a repülés a tojásrakó és a táplálkozási területek között (KONVIČKA & KURAS 1999) költséges tevékenységek, amelyek különböző módon befolyásolhatják a táplálkozásukat. A táplálkozás időtartama, gyakorisága és a táplálkozáskezelés arány közül mindössze a táplálkozások hosszában találtam szignifikáns eltérést. A nőstények valamivel több időt töltenek egy-egy táplálkozással, mint a hímek (**21. ábra**), ami feltételezhetően abból származik, hogy más módon kezelik a nektárnövényeket. Ez a minimális eltérés és a másik két elemzésben talált azonosság arra enged következtetni, hogy az ivarok között nincsen jelentős eltérés az öt leggyakrabban látogatott nektárnövény esetén, azaz táplálkozásuk módja lényegében megegyezik. Összefoglalva az előző fejezetben látható (**3. táblázat**).

## 5.3. Időjárásfüggő táplálkozás

A nappali lepkék döntő részének szüksége van közvetlenül a napsugárzásból származó energiára aktív mozgáshoz (HILL 1992; KONVIČKA & KURAS 1999; LUOTO *et al.* 2001). Elegendő napsugárzás hiányában viselkedésük megváltozik. Feltehetően a kis Apolló-lepkék napos időben rövidebb ideig hagyják nyelvüket egy-egy kehelyben, mint borult időben. Elegendő felvehető hő hiányában valószínűleg a garatpumpa működése lassul, ezért táplálkozásuk kevésbé hatékony. Megfelelő napsugárzás ezt a folyamatot felgyorsítja, így rövidebb ideig táplálkoznak egy-egy alkalommal. Ezt alátámasztja a táplálkozások hosszát

vizsgáló modellem, miszerint borult időben szignifikánsan tovább tart egy-egy táplálkozás. A táplálkozások gyakoriságában és a táplálkozás-kezelés arányában nem találtam szignifikáns eltéréseket. Az előbbi esetén nem erre az eredményre számítottam, mert azt feltételeztem, hogy ha lassul a táplálkozás folyamata, akkor annak gyakorisága is csökken. A táplálkozás-kezelés arány esetén a kapott eredményt vártam, mivel ha a táplálkozások időtartamai hosszabbodnak, akkor a kezeléseké is, tehát az ezek közötti arány állandó marad. Összefoglalva az előző fejezetben látható (**4. táblázat**). Figyelembe kell venni, hogy felhős időben a lepkék aktivitása jelentősen lecsökken (HILL 1992; KONVIČKA & KURAS 1999; LUOTO *et al.* 2001), ezért jóval kevesebb megfigyelés áll rendelkezésre, mint napos esetben, így ezeket az eredményeket fenntartásokkal kell kezelnünk. A jövőben a levegő hőmérsékletének, páratartalmának és a besugárzás intenzitásának figyelembevételével a kis Apollók táplálkozási aktivitásáról megbízhatóbb eredményeket kaphatunk.



## 6. Összefoglaló

Az élő szervezetek fennmaradásának, szaporodásának feltétele, hogy hatékonyan tudjanak táplálkozni, gyakran jelentős versengésben fajtársaikkal és más fajokkal. E versengés rendkívül változatos táplálkozási módok kialakulásához vezetett. A nektárfogyasztó rovaroknak észlelniük kell a nektárforrásokat, fel kell mérniük azok aktuális értékét más potenciális forrásokhoz képest. A nappali lepkék többsége imágóként nektárokat fogyaszt. A nektárforrás-választást befolyásolhatja az egyedek tanulási képessége, repülési ideje, a pödörnyelv hossza, a lepke testtömege, a szárny terhelése, energiaszükséglete, a virág mérete, színe, mintája és illata, a nektár minősége és mennyisége.

Céлом kis Apolló-lepkék táplálkozásának hatékonyságát elemezni különböző nektárforrásokon. A hímek őrjáratózó repüléssel keresik fel a nőstényeket és erényövet készíthetnek párzáskor. A nőstények tojásokat raknak és oda-vissza repülnek a táplálkozási és tojásrakó területek között. Feltehetően e tevékenységek költségeinek fedezésére mindkét ivar sok időt tölt táplálkozással.

E lepkék a rendelkezésükre álló nektárforrások kb. felén táplálkoznak, de csak néhányat látogatnak gyakran, és ez a néhány évente változhat. A választást legerősebben a nektárnövények relatív gyakorisága és nektártartalma együtt határozhatja meg, a változatos nyelv hossz pedig korlátozhatja legalább egy fontos forrás hozzáférhetőségét. Nem tudjuk azonban, hogy a fajok közötti eltérő virágszerkezet hogyan befolyásolja táplálkozásuk hatékonyságát. Munkámban videó- és hangfelvételek elemzésével erre a kérdésre keresem a választ.

Az anyagok a Visegrádi-hegységben és a Börzsönyben 2007 és 2016 között készültek az öt leggyakrabban fogyasztott nektárnövényen. Vizsgáltam, hogy a virágokon, virágzatokon töltött idő mekkora hányadában van a nyelv a pártacsőben, és az egyes virágok között milyen módon és mennyit váltanak a lepkék, ezek alapján következtettem a különböző nektárforrásokon történő táplálkozás hatékonyságára (profitabilitására).

Négy forrás profitabilitása hasonló, egynek alacsonyabb. A nőstények a hímeknél több időt töltenek táplálkozással egy virágon és kevesebbszer kezelnek, amit az ivarok között eltérő metabolikus ráta magyarázhat. Az egyik táplálékforrásnál több időt töltöttek szomszédos virágtőre váltással, mint más fajoknál. Ez energetikailag költségesebb lehet az egy virágzaton belüli kezelésnél, mert gyakran repülniük kell.

## 7. Summary

### **Foraging strategies in the Clouded Apollo butterfly, *Parnassius mnemosyne***

Efficient foraging is a necessity for living organisms' survival and reproduction, often competing for food resources against their conspecifics and other species. This competition has led to extremely diverse ways of foraging. For instance, nectar feeding insects have to detect nectar sources and assess their actual value compared to other potential sources. The majority of butterflies feed on nectar as imago. The choice of nectar sources is determined by the individuals' learning abilities, flight time, proboscis length, body mass, wing load, energy requirements, flower size, colour, pattern and scent, quality and quantity of the nectar.

My aim is to analyse foraging efficiency in Clouded Apollos on different nectar sources. Males search for females by patrol flight and may produce spermatophores during mating. Females lay eggs and fly between the feeding and ovipositioning locations. Probably to cover the cost of these activities, both sexes spend a lot of time on foraging.

Clouded Apollos feed on ca. the half of the insect pollinated flowering plants available in their habitat, but they visit frequently only a few species and these few can change among years. The choice is probably determined by the relative frequency of the nectar sources and the amount of nectar. Proboscis length, highly variable in the population, may limit access to at least one important nectar plant. However, the effect of species-specific inflorescence structures on feeding efficiency is still unknown. In this study, I present data on feeding efficiency on the most frequented five nectar resources of the Clouded Apollos by analysing videos and audio records.

We carried out field work in the Visegrádi-hegység and Börzsöny, 2007–2016. I measured (i) the time proportion the proboscis was inserted in the corolla during the time spent on flowers, inflorescences and between the flowers, (ii) how and how many times the butterflies changed flowers or inflorescences, and I estimated profitability for each nectar sources.

The profitability of four sources was similar, one of them was less profitable. Females spent more time than males foraging on a single flower and they switched less often. This may be explained by the different metabolic rates of the sexes. In case of one resource species, butterflies spent more time changing to a nearby inflorescence than in other species. This can be energetically more costly than changing between flowers in one inflorescence, because they often have to fly when switching flowers.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, dr. Kis Jánosnak segítségéért, tanácsaiért és támogatásáért, valamint videó- és hangfelvételek készítéséért. Továbbá köszönettel tartozom Szigeti Viktornak, aki az elemzéseim kidolgozása és dolgozatom írása során nyújtott nagy segítséget, valamint számos videófelvétellel segítette munkámat, illetve dr. Harnos Andreának, aki elemzéseimhez adott tanácsokat.

## Hivatkozások

- ALEXANDERSSON, R. & JOHNSON, S.D. (2002). Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 269(1491), 631–636.
- ANDERSSON, S. (2003). Foraging responses in the butterflies *Inachis io*, *Aglais urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents. *Chemoecology*, 13(1), 1–11.
- BAKOWSKI, M., & BORON, M. (2005). Flower visitation patterns of some species of Lycaenidae (Lepidoptera). *Biological Letters*, 42(1), 13–19.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., & WALKER, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- BAUDER, J. A. S., LIESKONIG, N. R., & KRENN, H. W. (2011). The extremely long-tongued Neotropical butterfly *Eurybia lycisca* (Riodinidae): Proboscis morphology and flower handling. *Arthropod Structure and Development*, 40(2), 122–127.
- BAUDER, J. A. S., MORAWETZ, L., WARREN, A. D., & KRENN, H. W. (2015). Functional constraints on the evolution of long butterfly proboscides: Lessons from Neotropical skippers (Lepidoptera: Hesperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 28(3), 678–687.
- BERGSTRÖM, A. (2005). Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* - Implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 9(1), 21–27.
- BIERNASKIE, J. M., CARTAR, R. V., & HURLY, T. A. (2002). Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos*, 98(January), 98–104.
- CAMAZINE, S., & SNEYD, J. (1991). A model of collective nectar source selection by honey

- bees: Self-organization through simple rules. *Journal of Theoretical Biology*, 149(4), 547–571.
- CHITTKA, L., GUMBERT, A., & KUNZE, J. (1997). Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology*, 8(3), 239–249.
- CHITTKA, L., DYER, A. G., BOCK, F., & DORNHAUS, A. (2003). Psychophysics: Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature*, 424(6947), 388–388.
- CORBET, S. A. (2000). Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96(3), 289–298.
- DAVIES, N. B., KREBS, J. R., & WEST, S. A. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015* (Vol. 1).
- DREISIG, H. (1995) Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. *Oikos*, 72, 161–172.
- ERHARDT, A. & MEVI-SCHÜTZ, J. (2009). Adult food resources in butterflies. In M. J. Settele, T. Shreeve & K. and H. Van Dyck, eds. *Ecology of European butterflies*. Cambridge University Press, 9–16.
- EZZEDDINE, M., & STEPHEN, F. M. (2008). Nectar flower use and electivity by butterflies in sub-alpine meadows. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 62(3), 138–142.
- FILELLA, I., PRIMANTE, C., LLUSIÀ J., MARTÍN GONZÁLEZ, A. M., SECO, R., FARRÉ-ARMENGOL, G., RODRIGO, A., BOSCH, J., PEÑUELAS, J. (2013). Floral advertisement scent in a changing plant-pollinators market. *Scientific Reports*, 3, 3434.
- GARCIA ADEVA, J. J. (2012). Simulation modelling of nectar and pollen foraging by honeybees. *Biosystems Engineering*, 112(4), 304–318.
- GONZÁLEZ-TEUBER, M., & HEIL, M. (2009). Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signal Behav.* 4(9), 809–813.
- GOULSON, D. (1999). Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(2), 185–209.
- GRANT, P.R. & GRANT, B.R. (2014). *40 Years of Evolution: Darwin's Finches on Daphne Major Island*, Princeton University Press.

- HARDER, L. D. (1983). Flower Handling Efficiency of Bumble Bees: Morphological Aspects of Probing Time, *Oecologia*, 57(1), 274–280.
- VAN HELSDINGEN, P. J., WILLEMSE, L., SPEIGHT, M. C. D. (1996). Background Information on Invertebrates on the Habitats Directive and the Bern Convention: Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. *Council of Europe Publishing*
- HERRERA, C. M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80(2), 241–248.
- HILL, C. J. (1992). Temporal changes in abundance of two Lycaenid butterflies (Lycaenidae) in relation to adult food resources. *Journal of the Lepidopterists’ Society*.
- INOUE, D. W. (1980). The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia*, 45(2), 197–201.
- KAROLYI, F., MORAWETZ, L., COLVILLE, J. F., HANDSCHUH, S., METSCHER, B. D., & KRENN, H. W. (2013). Time management and nectar flow: Flower handling and suction feeding in long-proboscid flies (Nemestrinidae: Prosoeca). *Naturwissenschaften*, 100(11), 1083–1093.
- KAY, Q. O. N., LACK, A. J., BAMBER, F. C., DAVIES, C. R. (1984). Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species, *Silene dioica*. *New Phytologist*, 98, 515–529.
- 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), 211–223.
- KONVIČKA, M., DUCHOSLAV, M., HARAŠTOVÁ, M., BENEŠ, J., FOLDYNOVÁ, S., JIRKO, M., & KURAS, T. (2001). Habitat utilization and behaviour of adult *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in the Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Nota Lepidopterologica*, 24(1–2), 39–51.
- KONVIČKA, M., VLASANEK, P., & HAUCK, D. (2006). Absence of forest mantles creates ecological traps for *Parnassius mnemosyne* (Papilionidae). *Nota Lepidopterologica*, 29(3–4), 145–152.
- KRATOCHWIL, A., BEIL, M., & SCHWABE, A. (2009). Complex structure of pollinator-plant

- interaction-webs: random, nested, with gradients or modules? *Apidologie*, 40(6), 634–650.
- KRENN, H. W., (2000). Proboscis musculature in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): Settling the proboscis recoiling controversy. *Acta Zoologica*, 81(3), 259–266.
- KRENN, H. W., PLANT, J. D., & SZUCSICH, N. U. (2005). Mouthparts of flower-visiting insects. *Arthropod Structure and Development*, 34(1), 1–40.
- KRENN, H. W. (2008). Feeding behaviours of neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *Biologisches Zentrum Linz/Austria*, 80, 295–304.
- KUDRNA, O., & SEUFERT, W. (1991). Ökologie und Schutz von *Parnassius mnemosyne* in der Rhön. *Oedippus*.
- KUZNETSOVA, A., BRUUN BROCKHOFF, P., & HAUBO BOJESEN CHRISTENSEN, R. (2016). lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- LAVERTY, T. M., & PLOWRIGHT, R. C. (1988). Flower handling by bumblebees: a comparison of specialists and generalists. *Animal Behaviour*, 36(3), 733–740.
- LEE, S.J., LEE, S. C. & KIM, B. H. (2014). Liquid-intake flow around the tip of butterfly proboscis. *Journal of Theoretical Biology*, 348, 113–121.
- LUNDBERG, H. & RANTA, E. (2013). Resource Partitioning in Bumblebees: The Significance of Differences in Proboscis Length. *Oikos*, 35, 298–302.
- LUOTO, M., KUUSSAARI, M., RITA, H., SALMINEN, J., VON BONSDORFF, T. (2001). Determinants of distribution and abundance in the Clouded Apollo butterfly: a landscape ecological approach. *Ecography*, 24(5), 601–617.
- MAY, P. G. (2014). Flower Selection and the Dynamics of Lipid Reserve in Two Nectarivorous Butterflies. *Ecology*, 10(6), 1633–1647.
- MONAENKOVA, D., LEHNERT, M. S., ANDRUKH, T., BEARD, C. E., RUBIN, B., TOKAREV, A., LEE, W. K., ADLER, P. H., KORNEV, K. G. (2012). Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 9(69), 720–726.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L., & JORDANO, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896.

- ŌMURA, H. & HONDA, K. (2005). Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia*, 142(4), 588–596.
- ŌMURA, H., HONDA, K. & HAYASHI, N. (1999). Chemical and chromatic bases for preferential visiting by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, to rape flowers. *Journal of Chemical Ecology*, 25(8), 1895–1906.
- PARMESAN, C., RYRHOLM, N., STEFANESCU, C., HILL, J. K., THOMAS, C. D., DESCIMON, H., WARREN, M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579–583.
- PATINY, S. (2014). *Evolution of plant-pollinator relationships*, Cambridge University Press.
- R CORE TEAM (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- REAL, L., OTT, J., AND SILVERLINE, E. (1982). On the trade-off between the mean and the variance in foraging: effects of spatial distribution and color preference. *Ecology*, 63, 1617–23.
- RODRIGUES, D., GOODNER, B. W., & WEISS, M. R. (2010). Reversal learning and risk-averse foraging behavior in the monarch butterfly, *danaus plexippus* (lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology*, 116(3), 270–280.
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M. A. & SANTAMARÍA, L. (2006). Models of optimal foraging and resource partitioning: Deep corollas for long tongues. *Behavioral Ecology*, 17(6), 905–910.
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M. A. & SANTAMARÍA, L. (2007). Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American Naturalist*, 170(3), 455–464.
- RONKAY, L. (1997). Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer VII. Lepkék, Magyar Természettudományi Múzeum.
- SALEH, N., OHASHI, K., THOMSON, J. D., CHITTKA, L. (2006). Facultative use of the repellent scent mark in foraging bumblebees : complex versus simple flowers. *Animal Behaviour*, 71(4), 847–854.
- SCHOONHOVEN, L. M., VAN LOON, J. J. A., & DICKE, M. (2005). *Insect-Plant Biology*, 421.

- STANG, M., KLINKHAMER, P. G. L., WASER, N. M., STANG, I. AND VAN DER MEIJDEN, E. (2009). Size-specific interaction patterns and size matching in a plantpollinator interaction web. *Annals of Botany*, 103(9), 1459–69.
- STEPHENS, D., BROWN, J., & YDENBERG, R. (2007). *Foraging. Behaviour and Ecology*. The University of Chicago (Vol. 1).
- VAN SWAAY, C., CUTTELOD, A., COLLINS, S., MAES, D., MUNGUIRA, M. L., ŠAŠIĆ, M., SETTELE, J., VEROVNIK, R., VERSTRAEL, T., WARREN, M., WIEMERS, M. AND WYNHOF, I. (2010). *European Red List of Butterflies*, Publications Office of the European Union.
- SZABÓ, P., KIS, J. (2012). Sit & Wait 0.1, Department of Ecology, Faculty of Veterinary Sciences of Szent István University, Budapest, Hungary. <https://sourceforge.net/projects/sitwait/>
- SZIGETI, V. (2012). Nektárnövény kínálat és fogyasztás a kis Apolló-lepkénél: *Parnassius mnemosyne*. Szakdolgozat. SZIE-ÁOTK, Biológiai Intézet.
- VAJNA, F. (2015). Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) pödörnyelvösszának kapcsolata nektárforrásaik pártacsóhosszával. TDK-dolgozat. SZIE-ÁOTK, Biológiai Intézet.
- VLASANEK, P., & KONVICKA, M. (2009). Sphragis in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae): male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight. *Biologia*, 64(6), 1206–1211.
- VLASANEK, P., HAUCK, D. & KONVICKA, M. (2010). Adult Sex Ratio in the *Parnassius mnemosyne* Butterfly: Effects of Survival, Migration, and Weather. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 55(3), 233–252.
- WEISS, J.-C. (1999). The mnemosyne group. In *The Parnassiinae of the world*. Canterbury, U.K.: Hillside Books, 177–193.
- WILLMER, P. (2011). Pollination by butterflies and moth. In *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, 322–326.



**HuVetA**  
**ELHELYEZÉSI MEGÁLLAPODÁS ÉS SZERZŐI JOGI NYILATKOZAT\***

**Név:** Gór Ádám

**Elérhetőség (e-mail cím):** info@jasius.hu

**A feltöltendő mű címe:** Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) táplálkozási stratégiáinak vizsgálata egyedi nyomonkövetéssel

**A mű megjelenési adatai:** 2017

**Az átadott fájlok száma:** 1

---

Jelen megállapodás elfogadásával a szerző, illetve a szerzői jogok tulajdonosa nem kizárólagos jogot biztosít a HuVetA számára, hogy archiválja (a tartalom megváltoztatása nélkül, a megőrzés és a hozzáférhetőség biztosításának érdekében) és másolásvédett PDF formára konvertálja és szolgáltatassa a fenti dokumentumot (beleértve annak kivonatát is).

Beleegyeznek, hogy a HuVetA egynél több (csak a HuVetA adminisztrátorai számára hozzáférhető) másolatot tároljon az Ön által átadott dokumentumból kizárólag biztonsági, visszaállítási és megőrzési célból.

Kijelenti, hogy az átadott dokumentum az Ön műve, és/vagy jogosult biztosítani a megállapodásban foglalt rendelkezéseket arra vonatkozóan. Kijelenti továbbá, hogy a mű eredeti és legjobb tudomása szerint nem sérti vele senki más szerzői jogát. Amennyiben a mű tartalmaz olyan anyagot, melyre nézve nem Ön birtokolja a szerzői jogokat, fel kell tüntetnie, hogy korlátlan engedélyt kapott a szerzői jog tulajdonosától arra, hogy engedélyezhesse a jelen megállapodásban szereplő jogokat, és a harmadik személy által birtokolt anyagrész mellett egyértelműen fel van tüntetve az eredeti szerző neve a művön belül.

A szerzői jogok tulajdonosa a hozzáférés körét az alábbiakban határozza meg (**egyetlen, a megfelelő négyzetben elhelyezett x jellel**):

- engedélyezi, hogy a HuVetA-ban -ban tárolt művek korlátlanul hozzáférhetővé váljanak a világhálón,
- az Állatorvostudományi Egyetem belső hálózatára (IP címekre) korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- a Könyvtárban található, dedikált elérést biztosító számítógépre korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- csak a dokumentum bibliográfiai adatainak és tartalmi kivonatának feltöltéséhez járul hozzá (korlátlan hozzáféréssel),

Kérjük, **nyilatkozzon a négyzetben elhelyezett jellel a helyben használatról is:**

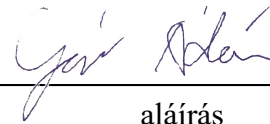


Engedélyezem a dokumentum(ok) nyomtatott változatának helyben olvasását a könyvtárban.

Amennyiben a feltöltés alapját olyan mű képezi, melyet valamely cég vagy szervezet támogatott illetve szponzorált, kijelenti, hogy jogosult egyetérteni jelen megállapodással a műre vonatkozóan.

A HuVetA üzemeltetői a szerző, illetve a jogokat gyakorló személyek és szervezetek irányában nem vállalnak semmilyen felelősséget annak jogi orvoslására, ha valamely felhasználó a HuVetA-ban engedéllyel elhelyezett anyaggal törvénytörtő módon visszaélne.

Budapest, 2017. 04. 21.



aláírás  
szerző/a szerzői jog tulajdonosa

---

**A HuVetAMagyar Állatorvos-tudományi Archívum – Hungarian Veterinary Archive** az Állatorvostudományi Egyetem Hutýra Ferenc Könyvtár, Levéltár és Múzeum által működtetett egyetemi és szakterületi online adattár, melynek célja, hogy a magyar állatorvos-tudomány és -történet dokumentumait, tudásvagyonát elektronikus formában összegyűjtse, rendszerezze, megőrizze, kereshetővé és hozzáférhetővé tegye, szolgáltatassa, a hatályos jogi szabályozások figyelembe vételével.

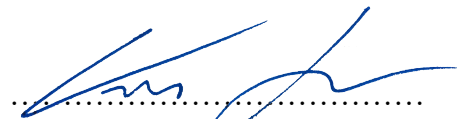
*A HuVetA a korszerű informatikai lehetőségek felhasználásával biztosítja a könnyű, (internetes keresőgépekkel is működő) kereshetőséget és lehetőség szerint a teljes szöveg azonnali elérését. Célja ezek révén*

- *a magyar állatorvos-tudomány hazai és nemzetközi ismertségének növelése;*
- *a magyar állatorvosok publikációira történő hivatkozások számának, és ezen keresztül a hazai állatorvosi folyóiratok impakt faktorának növelése;*
- *az Állatorvostudományi Egyetem és az együttműködő partnerek tudásvagyonának koncentrált megjelenítése révén az intézmények és a hazai állatorvos-tudomány tekintélyének és versenyképességének növelése;*
- *a szakmai kapcsolatok és együttműködés elősegítése,*
- *a nyílt hozzáférés támogatása.*

# Konzulensi ellenjegyzés

Alulírott dr. Kis János, igazolom, hogy Górh Ádám *Kis Apolló-lepkék (Parnassius mnemosyne) táplálkozási stratégiáinak vizsgálata egyedi nyomonkövetéssel* című szakdolgozatát ismerem, azt beadásra és védeésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2017. 04. 21.



témavezető aláírása

Állatorvostudományi Egyetem  
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék