

Állatorvostudományi Egyetem

Biológia Intézet

**Kis Apolló-lepke ivararány
változásának dinamikája**

Készítette: Bella Marcell

Témavezetők: Dr. Kis János (ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék)

Dr. Körösi Ádám (MTA MTM ELTE Ökológiai Kutatócsoport)

Budapest, 2017

TARTALOMJEGYZÉK

Tartalomjegyzék	2
1. Bevezetés	3
2. Anyag és módszer	5
2.1. A kis Apolló-lepke (<i>Parnassius mnemosyne</i>).....	5
2.2. Mintavételi helyszín.....	5
2.3. Mintavételezés.....	6
2.4. Statisztikai elemzések.....	7
2.4.1. Modellek.....	8
2.5 A hatékony ivararány számítása és kapcsolata az erényövvel.....	11
3. Eredmények	12
3.1. A Cormack-Jolly-Seber modellek összegzése.....	38
3.2. A POPAN modellek összegzése.....	39
3.3. A hatékony ivararányok és az erényöves nőstények aránya.....	39
4. Értékelés	40
Összefoglalás	44
Summary	45
Köszönetnyilvánítás	48
Irodalomjegyzék	49
Függelék	51

1. Bevezetés

Az ivari konfliktus egy széles körben és igen intenzíven kutatott téma a viselkedésökológia és az evolúcióbiológia területén, mivel fontos szerepet játszik a szaporodási rendszerek kialakulásában, a szexuális szelekcióban és hozzájárul a biodiverzitás növekedéséhez (Rowe, 1994).

Az ivari konfliktus alapja, hogy az eltérő ivarú szülők energiabefektetése az utódok létrehozásába, felnevelésébe különböző (Chapman, 2003). Hím ivarú egyednek azt az ivart tekintjük, amely kicsi, nőivarúnak pedig azt, amely nagy méretű ivarsejtet termel. Egységnyi energiabefektetéssel a hím egyedek sokkal több ivarsejtet képesek előállítani, mint a nőivarúak. Ezért a párválasztás és utódgondozás során eltérő stratégiával maximalizálhatják a fitneszüket (Barta, 2002). A hímek számára kifizetődő sok nőtény megtermékenyítése, míg a nőtényeknek az az előnyös, ha a kevesebb utódjuk számára a lehető „legjobb” apát keresik meg. Természetesen az egyes fajoknál nem mindig ezt látjuk megvalósulni, mert a környezeti hatások nagyban befolyásolják, mi a leghatékonyabb ráfordítási stratégia az utódszám maximalizálásához.

A legjobb pár kiválasztása és a szexuális szelekció a rovarvilágban is fontos szerephez jut, és sokféle formában jelenik meg. Elterjedtek a feromonos kommunikáció, a hangjelzések, és más őszinte jelzések (Zahavi, 1999), és szinte minden csoportban – köztük a szakdolgozatban tárgyalt *Papilionidae* családba tartozó kis Apolló-lepkére is – jellemző a spermakompetíció jelensége (Watanabe, 2016). Ezen mechanizmus során a nőtény több hímmel párosodik, elraktározza azok spermiumait, és később valamilyen döntéshozás után befolyásolhatja is akár, hogy melyik hím ivarsejtjeivel termékenyíti meg a petesejtet. Vizsgálatok azt mutatták ki, hogy a nőténnyel utoljára párosodó hím lesz leggyakrabban az utódok apja (Wiklund, 2003).

Ebből következik, hogy ha egy populációban nagy az esélye annak, hogy a nőtények akár több hímmel is párosodjanak, az egyes hímeknek mindig kifizetődő, akár súlyosabb befektetés árán is, biztosítani saját apaságukat. A *Papilionidae* család számos fajában a hím lepkék úgynevezett erényövet helyezhetnek fel a pázás végén a nőtényre. Ez egy, az állat testéhez képest nagy, az általunk vizsgált populációkban átlagosan 9,27 mm hosszú képlet, mely akadályozza a nőtény újbóli párosodását, elzárva annak pázónyílását, de szabadon hagyva a tojócsövet (dytrisia; Orr, 1995).

A *Parnassius* fajok körében is jellemző az erényöv készítés. Ezek a lepkefajok protandriás fajok, vagyis a rajzáskor a hím egyedek jelennek meg először (Bulmer, 1983), és a repülési időszak alatt az eleinte hím eltolt ivararányú populáció lassan, az idő előrehaladtával nőstény eltolt lesz. Ebből következik, hogy az ivararány és a hatékony ivararány is folyamatosan változik a populációban a repülési időszak alatt. A hatékony ivararány a populáció azon hím és nőstény egyedeinek aránya, melyek az adott időpillanatban képesek és hajlandók is párosodni (Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). A hatékony ivararány változásához hozzájárul, hogy a már párosodott és erényövet kapott nőstények kiesnek belőle, mert már nem képesek többet párosodni az erényöv felhelyezése után (Auckland et al., 2004). Ugyanakkor más vizsgálatban azt találták, hogy nagyon ritkán a már erényövet kapott nőstény is újra párosodhat, ha elveszti az erényövet (Vlasanek & Konvička, 2009), valamint a mi terepi megfigyeléseink is arra mutatnak rá, hogy egyes nőstények elveszíthetik az erényövéket a repülési időszak alatt, sőt akár új erényövet is kaphatnak. Továbbá azt is tapasztaltuk, hogy egy hím a párzás után nem minden esetben helyez fel erényövet a nőstényre, gyakran csak kis méretű dugót készít, amit feltételezéseink szerint a jóval nagyobb méretű erényövekhez képest egy rivális hímnek könnyebb lehet eltávolítania (Kis János terepi megfigyelése).

Elképzeltető tehát, hogy a hímek, saját relatív minőségük mellett, annak függvényében készítenek erényövet egy döntési folyamat alapján a párzás után, hogy ebből mekkora fitnessnövekedést remélhetnek. Hipotézisünk szerint a hímek populációbeli arányának növekedésével növekszik közöttük a nőstényekért folytatott versengés, így az erényövkészítésből fakadó potenciális nyereség is nő. E szerint tehát a hím túlsúlyú populációkban nagyobb valószínűséggel kap egy nőstény erényövet a párzás után.

Ennek vizsgálatához nyomon követtük a vizsgált faj ivararány- és hatékony ivararány változásait, és összevetettük az erényöves nőstények adataival.

Szakedolgozatom fő kérdése, hogy hogyan változik az ivararány és a hatékony ivararány évről-évre, valamint egy-egy repülési időszakon belül a Kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne*) két magyarországi, földrajzilag egymáshoz nagyon közeli állományában (2 km; átjárást nem észleltünk a kettő között), ezentúl pedig vizsgáltam, hogy befolyásolhatja-e a hatékony ivararány a hímeknél az erényöv készítéséről történő döntéshozást.

2. Anyag és módszer

2.1 A kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne*)

Vizsgált fajunk a kis Apolló-lepke *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758) a Lepidoptera rend *Papilionidae* családjának *Parnassiinae* alcsaládjába tartozik. A faj a Berni Egyezmény oltalma alatt áll. A *Parnassius mnemosyne* egy Európában és Ázsiában diszkrét populációkat alkotó pontomediterrán elterjedésű faj, melynek elterjedése nyugati határa egészen a Pireneusokig húzódik (Liivamägi et al., 2013). Korábbi kutatások alapján közel egymillió éves geográfiai múltra tekint vissza Európában (Gratton, 2006). Előfordulása főleg a lárvális tápnövényéül szolgáló keltike (*Corydalis spp.*) fajokkal hozható összefüggésbe. Erőteljes ivari dimorfizmus (1. ábra) jellemzi a fajt (Weiss, 1999). Hazánkban mindenhol előfordul, kivéve az Alföld erdőtlen területeit. Számos különböző élőhelyet foglalhat el, mint pl. a domb-és középhegységi erdőket és a nedvesebb sík vidéki erdők tisztásait is. Repülési időszaka áprilistól júliusig tart, az adott terület környezeti adottságainak megfelelően (Ronkay, 1997).

1. ábra: A *Parnassius mnemosyne* ivari dimorfizmusa



Hím (bal); Nőstény(jobb)

2.2 Mintavételi helyszín

Terepi vizsgálatainkat a Visegrádi-hegységben a Leány-kúti réten (47°44'23"É, 19°3'33"K; tszf 300 m) 2008-tól 2015-ig, valamint Hegyesden (47°45'23"É, 19°2'53"K; tszf 295 m) végeztük 2013-tól 2015-ig. Mindkét terület számos különböző nektár forrással szolgál a faj

számára, mint pl. a magyar szegfű (*Dianthus giganteiformis ssp. pontedearae*) és az enyves szegfű (*Silene viscaria*).

2.3 Mintavételezés

A terepi adatgyűjtés során az első megfogás alkalmával minden egyedet megjelöltünk, valamint számos morfológiai változójukat is lemértük, amiket ebben a dolgozatban nem vizsgálók. Kétféle azonosító kódot kaptak az egyedek: egy három színből álló egyedi színkódot a szárnycsúcson, valamint a hátsó szárnyon egy számkódot is (2. ábra).

2. ábra: Jelölt nőstény pihenő helyzetben



A kettős jelölés a biztos azonosítás célját szolgálta az esetben is, ha esetleg az egyik jelölést elveszítené az állat. A repülési időszak során főleg a szárny csúcán található jelölést veszíthették el az állatok a szárny roncólódása miatt (Kis János terepi megfigyelése). A nőstények erényövét az első lehetséges alkalommal szintén megjelöltük, a nőstény ivarnyílása felé eső csúcán, hogy észlelhessük az esetleges lecserélődését két mintavételi alkalom között (3. ábra).

3. ábra: Jelölt erényöv



A befogási (visszalátási) adatok gyűjtése a vizsgálati területen kijelölt ösvények mentén, kora reggeltől késő délutánig (9:00–18:00 h), a lepkék aktivitásának megfelelően történt. A terepi megfigyelésekhez Olympus 8×21 DPC I binokuláris távcsöveket használtunk az egyedek kódjának leolvasására. Az egyedek befogása, amennyiben az szükséges volt (jelöletlen egyed/jelöletlen erényöv) lepkeshálóval történt. A visszalátás során az egyed kódja, neme és erényövének állapota (van/nincs, jelölt/jelöletlen) mellett az egyedek egyéb viselkedési paramétereit is feljegyeztük, amiket szintén nem fejték ki a jelen dolgozatban. A repülési időszakok alatt (ált. április vége és május vége között) minden nap történt mintavételezés, amikor az időjárás és az állatok aktivitása lehetővé tette.

2.4 Statisztikai elemzések

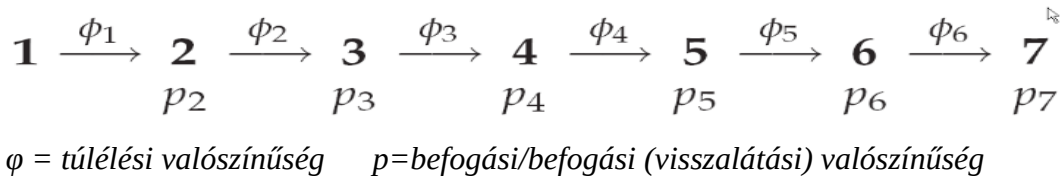
Az egyedszámok és az ezekhez kapcsolódó ivararányok vizsgálatához, valamint a populációkat jellemző leíró statisztikák elkészítéséhez és elemzéséhez a jelölés-visszalátás adatokat és jelölés-visszafogás modelleket alkalmaztunk korábbi, a fajjal végzett kutatások nyomán (Vlasanek & Konvička, 2006). A terepi jegyzőkönyvek digitalizálása és a releváns adatok leválogatása után történt a fogástörténetek előállítása. Ennek során minden egyed számára létrehoztunk egy 1-esekből és 0-kból álló sorozatot, fogástörténetet, amiben az 1-es azt jelentette, hogy az adott mintavételi alkalommal találkoztunk az egyeddel, míg a 0 azt, hogy nem találkoztunk vele. A diszkrét generációk miatt minden évet, a diszkrét populációk miatt pedig a két mintavételi területet külön modellekben vizsgáltuk. Továbbá a könnyebb kezelhetőség miatt a hímeket és nőstényeket is külön modellekben vizsgáltuk a legtöbb évben,

mert így a lehetséges 625 Cormack-Jolly-Seber modell helyett mindössze 25-25 modellel kellett dolgoznunk a modellszelekció során (lásd alább). Ez alól kivételt képeztek azok az évek, amikor a nőstények és a hímek esetében is ugyanaz a modell bizonyult a legjobbnak, mert ezekben az években közös modellben is vizsgáltuk az egyes változók esetleges ivarfüggését. A statisztikai elemzésekhez az R (R Development Core Team, 2008) statisztikai program RMark (Laake, 2013) csomagját használtuk.

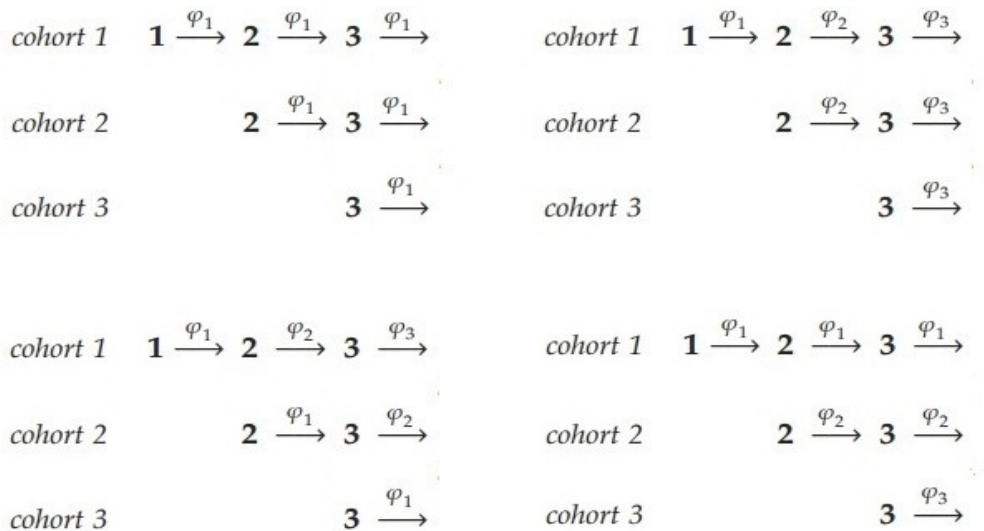
2.4.1 Modellek

Statisztikai elemzéseink során Cormack-Jolly-Seber (továbbiakban CJS) és POPAN modelleket használtunk. Utóbbi a Jolly-Seber modell Schwarz és Arnason által paraméterezett változata (Schwarz & Arnason, 1996). A CJS modell a jelölt egyedeink alapján ad becslést a túlélési valószínűségekre (ϕ) az egyes mintavételi alkalmak között, ez annak a valószínűsége, hogy egy egyed, amelyik t -edik alkalommal életben volt a populációban, a $t+1$ -edik alkalommal is életben lesz, és a befogási (visszalátási) valószínűségekre is ad becslést (p), ez annak a valószínűsége, hogy egy korábban már jelölt egyed az adott mintavételi alkalommal bekerül a mintába (4. ábra). A modell csak egy „látszólagos” túlélési valószínűséget becsül, mert az elhalálozás és a kivándorlás nem különböztethető meg egymástól benne. Vagyis ha egy egyedet nem fogtunk meg többé, akkor nem tudjuk, hogy elpusztult-e, vagy túlélte, de nem került bele a mintába, vagy esetleg kivándorolt. Az első és a második eset között azzal próbálunk meg dönteni, hogy a túlélést és a visszafogási valószínűséget külön paraméterként becsüljük, viszont a harmadik esetet nem tudjuk elkülöníteni az első kettőtől. A becsült paraméterek száma attól függ, hogy hogyan állítjuk be a modellt. Vizsgálataink során mind a túlélési valószínűséget, mind a befogási (visszalátási) valószínűséget úgy vizsgáltuk, hogy a modelljeinkben lehettek időfüggők, monoton időfüggők, korfüggők, kohorszfüggők és konstansok. Egy kohorszba azok az egyedek tartoztak, amelyeket ugyanazon a mintavételi napon jelöltük meg. Ezek alapján állította elő az RMark a lehetséges PIM-eket (Paraméter Index Mátrix). A modellek szemléltetéséhez készült ábrák Lukács et al. *Program MARK: a gentle introduction* című művének ábrái alapján készültek.

4. ábra: CJS modell becsült paraméterei



5. ábra: Becsült paraméterek a túlélési valószínűségekre a CJS modellekben

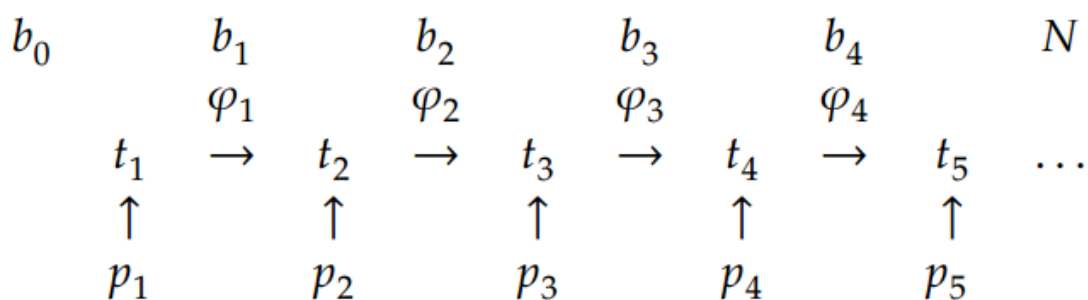


balról jobbra és felülről lefelé; konstans, időfüggő, korfüggő, kohorszfüggő

A fenti ábrán (5. ábra) azt szemléltetem, hogy az egyes modelleknek megfelelően hány paramétert becsültek a CJS modellek a túlélési valószínűségekre. Az ábrán a sorok a különböző kohorszokat, az oszlopok pedig a mintavételi alkalmakat jelölik. Az indexben szereplő szám a paraméter sorszámát jelöli.

A befogási (visszalátási) valószínűség becslései hasonló módon történnek, csupán annyi a különbség, hogy nem az egyes mintavételi alkalmak között, hanem a mintavételi alkalmakra becsül egy értéket az adott modell. A legfontosabb különbség a POPAN és a CJS modellek között az, hogy a CJS modell csak és kizárólag a jelölt egyedekkel foglalkozik, a jelöletlen egyedekről semmit sem feltételez. Ezzel szemben a POPAN modell feltételezi, hogy a jelölt és a jelöletlen egyedek paraméterei megegyeznek (ezért lehet vele egyedszámot becsülni). Mivel a jelöletlen egyedekről nincs semmilyen információnk (nem tartoznak egyetlen kohorszhoz sem), a POPAN modell esetén a paraméter index mátrix (PIM) csupán egy sorból áll. Ez azt jelenti, hogy ebben a modellben minden mintavételi alkalomhoz egy paramétert lehet becsülni, ami az összes kohorszra (jelöltek) és a jelöletlen egyedekre nézve ugyanaz, ezért nincs is értelme ezekben a modellekben az egyes változók kor, vagy kohorszfüggését vizsgálni. Ez alapján a POPAN modellek esetében a túlélési valószínűség (φ) és a befogási (visszalátási) valószínűség (p) is konstans, időfüggetlen, vagy monoton időfüggetlen lehetett. A POPAN modellek emellett becsülnek egy feltételezett „szuperpopulációt” (N) (ez nem egyezik az ökológiában használatos szuperpopuláció fogalmával) amiből valamikor eséllyel léptek be a vizsgált populációba az egyedek az egyes mintavételi alkalmak között, ez a becsült érték a belépési valószínűség (b). Az alábbi ábra szemlélteti a POPAN modell által becsült paramétereket (6. ábra).

6. ábra: A POPAN modell becsült paraméterei



φ = túlélési valószínűség p = befogási valószínűség b = belépési valószínűség
 t = mintavételi alkalom N = a populáció egyedszáma

A belépési valószínűség (b) szintén konstans, időfüggetlen, vagy monoton időfüggetlen lehetett a modelljeinkben. A POPAN modellek paraméter becsléseiből a valódi paraméterek alapján (φ , p , b és N) a CJS modellekkel ellentétben ún. levezetett becslést lehet adni a napi egyedszámokra is. Ezeket használtuk fel az ivararányok változásának vizsgálatára a repülési időszak alatt. A modellszelekciók alapján akkor mondhatjuk ki, hogy két modell nagy

valószínűséggel eltér egymástól, az általánosan használt hüvelykujj szabály értelmében, ha az Akaike-féle információs kritériumaik (AICc) értékének eltérése ($\Delta AICc$) nagyobb, mint négy. (Burnham & Anderson, 2003).

2.5 A hatékony ivararány számítása és kapcsolata az erényövvel

Az erényöv és a hatékony ivararány kapcsolatának vizsgálata éves szinten Leánykúton 2008 és 2011, Hegyesden pedig 2014 és 2015 adatai alapján történt. A Leánykúti adatok közül a 2009-es és 2010-es év adatait nem használhattuk fel, mert ebben a két évben az erényövek eltávolításával populációk kísérletes manipulációjára került sor.

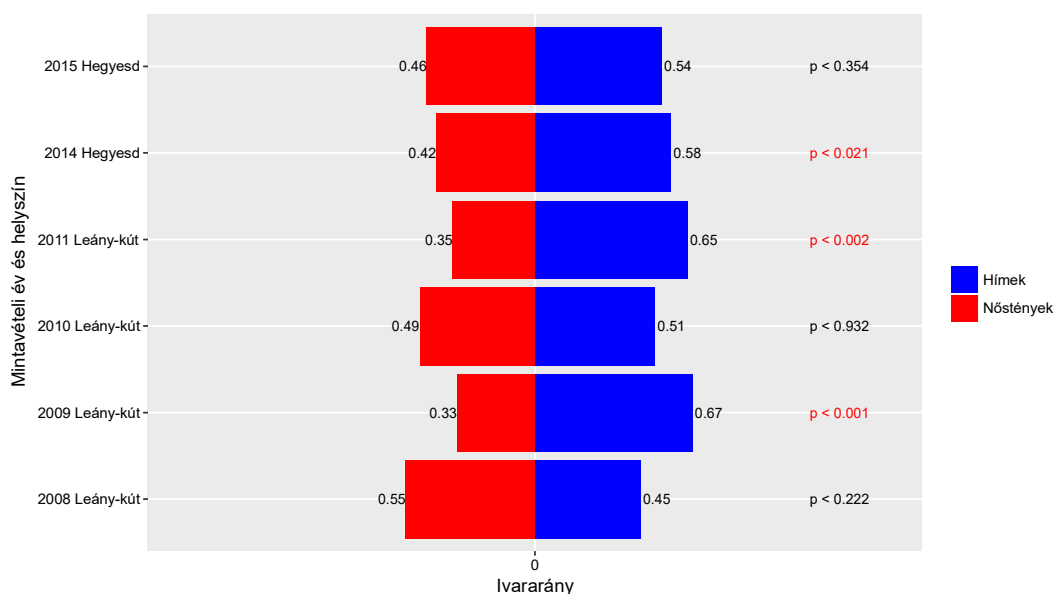
A hatékony ivararányba (Operational Sex Ratio; OSR) azok az egyedek számítanak bele, amelyek az adott időpillanatban éppen képesek is és hajlandók is szaporodni (Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). Jelen vizsgálatunkban egyfajta torzított hatékony ivararányt tudtunk becsülni a jelölt egyedek alapján, tekintve, hogy a jelöletlen egyedekről semmilyen információ nem állt rendelkezésünkre (pl. rendelkezik-e egy jelöletlen nőtény erényövvel). A hímekről feltételeztük, hogy mindig képesek és hajlandók is szaporodni, tehát mindig beleszámítottuk az összes hímet a hatékony ivararányba, akiről biztosan tudtuk, hogy életben vannak az adott mintavételi alkalommal. A nőtényekről feltételeztük, hogy csak azok az egyedek nem tartoznak bele, akik erényövvel rendelkeznek, tehát mindig azokat a nőtényeket számítottuk a hatékony ivararányba, akiről biztosan tudtuk, hogy nem rendelkeznek erényövvel (de párzási dugóval esetleg igen) az adott mintavételi alkalommal és azt is biztosan tudtuk, hogy életben vannak az adott napon. Továbbá feltételeztük, hogy ha egy nőtény már erényövvel szerepelt egyszer a populációban, nem veszíti el azt. Többek között ebből is fakad a torzulás, mert minden évben voltak olyan nőtények, akik elveszítették az erényövéket a repülési időszak alatt. Az erényövéket elvesztő nőtényeket a hatékony ivararány számításához egyáltalán nem használtuk fel jelen vizsgálatunkban. Mivel a hímek nem udvarolnak a nőtényeknek, hanem erőszakosan párosodnak, feltételeztük, hogy az erényövet nem viselő nőtények párosodnak, ha a egy hím azt megkísérli. Minden évet külön vizsgáltunk, és nem minden évben volt hasonló mértékű a jelölt egyedek aránya a POPAN modellek alapján becsült teljes populációmérethez képest, így az egyes évek között a populációk eltérő hányadára igazak a hatékony ivararány alapján számított becsléseink. Emellett minden mintavételi alkalomra kiszámítottuk az erényövvel rendelkező nőtények arányát az összes nőtényhez képest, és ezt az arányszámot vizsgáltuk a hatékony ivararány függvényében.

3. Eredmények

A mintavételezés intenzitását évről évre és a populáció jelöltségének mértékét a függelék 1. táblázatában foglaltam össze. A modellszelekciók részleges outputjai a releváns adatokkal a 2.-6. táblázatban találhatóak meg. A Leánykúti-réten az első két évben a mintavételezés nem fedte a teljes repülési időszakot, továbbá 2012-ben úgy tűnik, mintha valamilyen külső hatás kettévágta volna a repülési időszakot és a második felében már nem volt olyan intenzív a mintavétel, mint az elsőben. 2013-ban és 2014-ben már rendkívül kevés egyedot fogtunk be a Leány-kúti réten, többek között ezért is helyeződött át a kutatás fő helyszíne Hegyesdre, ahol az első évben, 2013-ban, még aránylag kis számú mintavételi alkalom volt, ennek az évnek az adatait nem is fejtem ki részletesen jelen dolgozatomban, mivel a modellek becslései nem voltak megbízhatóak. Jelen dolgozatomban a Leány-kúti rét vizsgálatának eredményeit 2008-tól 2011-ig, a hegyesdi eredményeket pedig 2014-től 2015-ig mutatom be részletesen. Az alábbi ábra (7. ábra) a POPAN modellek becslései alapján mutatja be az ivararányok változását az egyes évek és helyszínek között. Ez alapján egyedül 2008-ban a Leánykúti-réten volt összességében több nőstény jelen a populációban a teljes mintavételezési időszak alatt. A Benjamini és Hochberg korrekciós (Benjamini & Hochberg, 1995) binomiális tesztek alapján ($p < 0,05$) Leány-kúton 2009-ben és 2011-ben, Hegyesden pedig 2014-ben volt szignifikáns az ivararány eltérése az 1:1-től, mind a három évben a hímek voltak többségben.

7. ábra

Ivararányok változása a mintavételi helyszínen és év függvényében

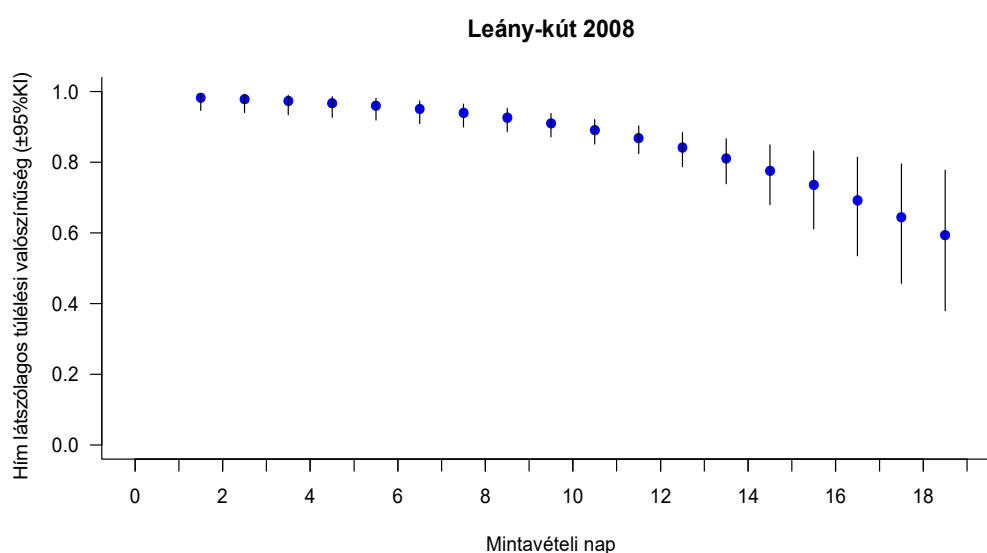


p = Benjamini és Hochberg korrekciós binomiális tesztek p -értékei

A Leánykúti-réten 2008-ban 67 hímét és 63 nőtényt fogtunk be és jelöltünk meg. Ebben az évben a repülési időszakot május 10-től május 28-ig vizsgáltuk. A vizsgált időszak alatt minden nap történt mintavételezés, összesen 19 mintavételi alkalommal. Egyedül a 11. mintavételi alkalommal nem láttunk vissza egyetlen nőtényt sem. Ebben az évben a hímek visszalátási adatsorából készített CJS modellek modellszelekciója alapján a túlélési valószínűséget monoton időfüggőnek, míg a befogási (visszalátási) valószínűséget időfüggőnek becsülte a legjobb modell (AICc súly \approx 0,945).

8. ábra

A hímek látszólagos túlélési valószínűsége a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)

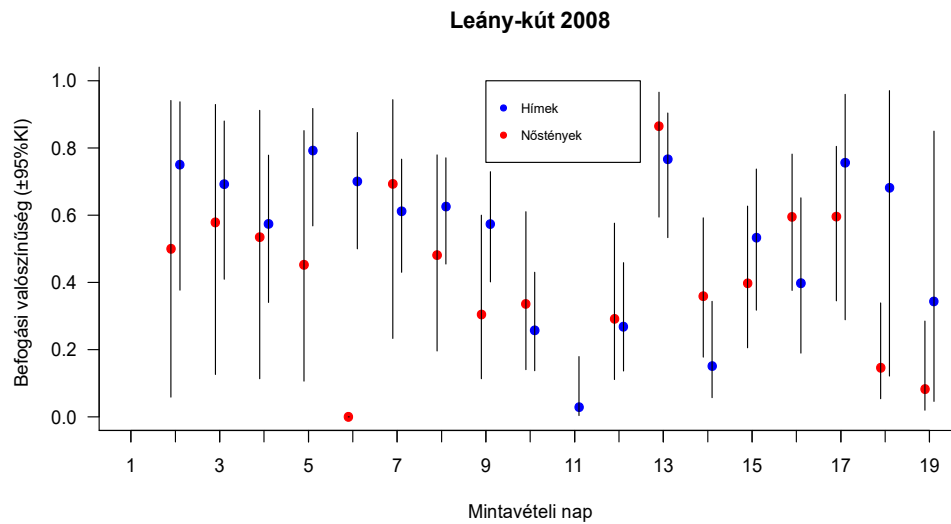


KI=Konfidencia-intervallum

A 13. mintavételi alkalom után a hímek egyedszámának csökkenése miatt már láthatóan egyre nagyobb hibával becsül a modell, ám egyértelműen látszik a monotonitás a látszólagos túlélési valószínűségben (8. ábra). A nőtények adatai alapján nem sikerült egy kizárólagosan legjobb modellt találni ebben az évben. A nőtények túlélési valószínűsége a modellek alapján konstans ($\varphi\approx$ 0,86; KI alsó határa \approx 0,81; KI felső határa \approx 0,91), korfüggő (Δ AICc \approx 1.32) vagy kohorszfüggő (Δ AICc \approx 1.53) volt.

9. ábra

Befogási valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)

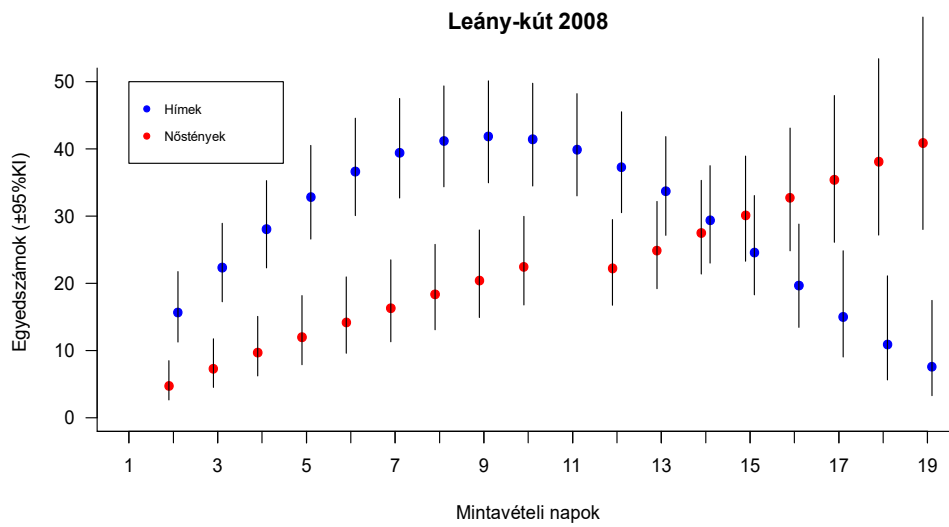


KI=Konfidencia-intervallum

A többi év eredményei alapján elképzelhető, hogy csupán a mintavételi alkalmak aránylag kis száma miatt szerepel a konstans túlélési valószínűséget feltételező modell is a legjobbak között, tekintve, hogy túl kevés volt az adat. A befogási (visszalátási) valószínűséget mind a három nőstény modellben a hím modellhez hasonlóan időfüggőnek becsülték a modellek (9. ábra). A POPAN modellek napi egyedszám becslései alapján készített ábrákon (10-11. ábra) az látszik, hogy a 19 napos megfigyelési időszak ténylegesen a modell alapján nem fedte le a teljes repülési időszakot, mert a nőstények száma nem kezdett el fogyatkozni, holott az időszak végére a teljes populáció elpusztul tekintve a vizsgált faj diszkrét generációit.

10. ábra

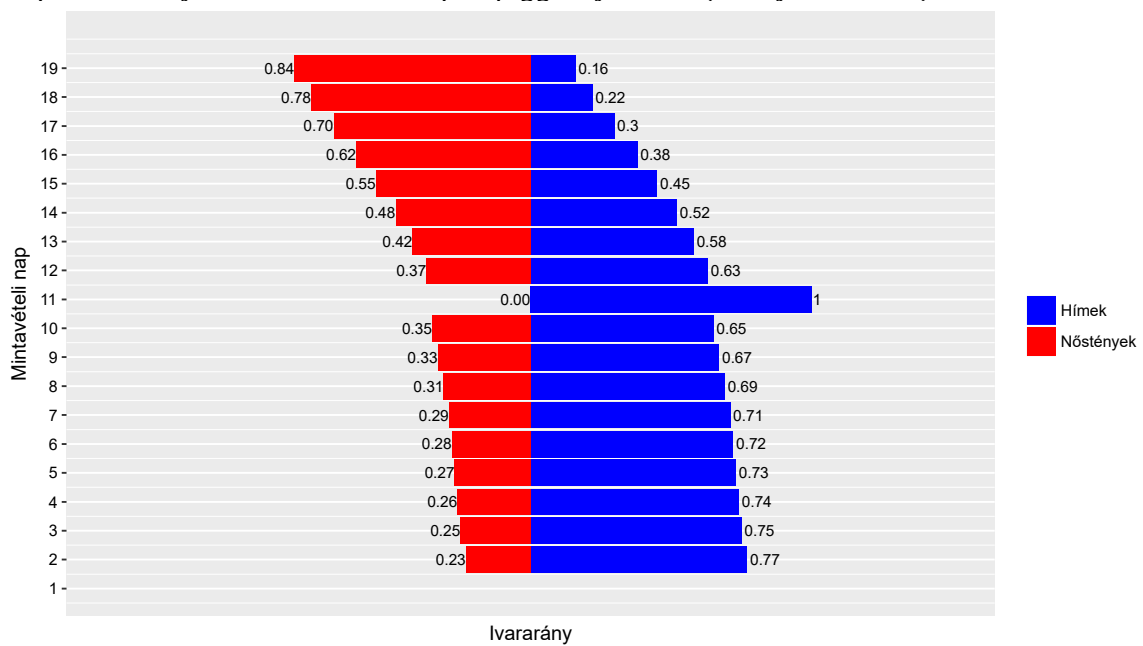
Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)



KI=Konfidencia-intervallum

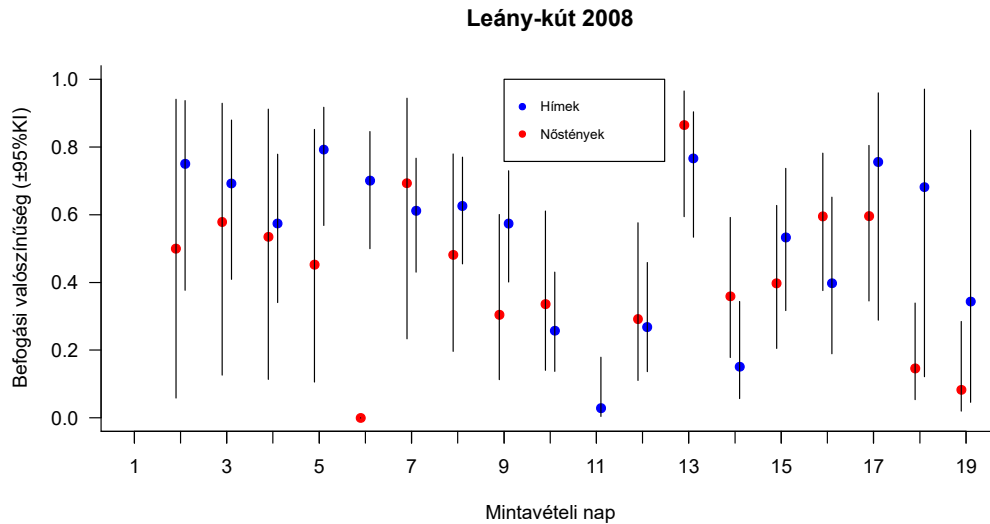
11. ábra

Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)



12. ábra

Belépési valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)



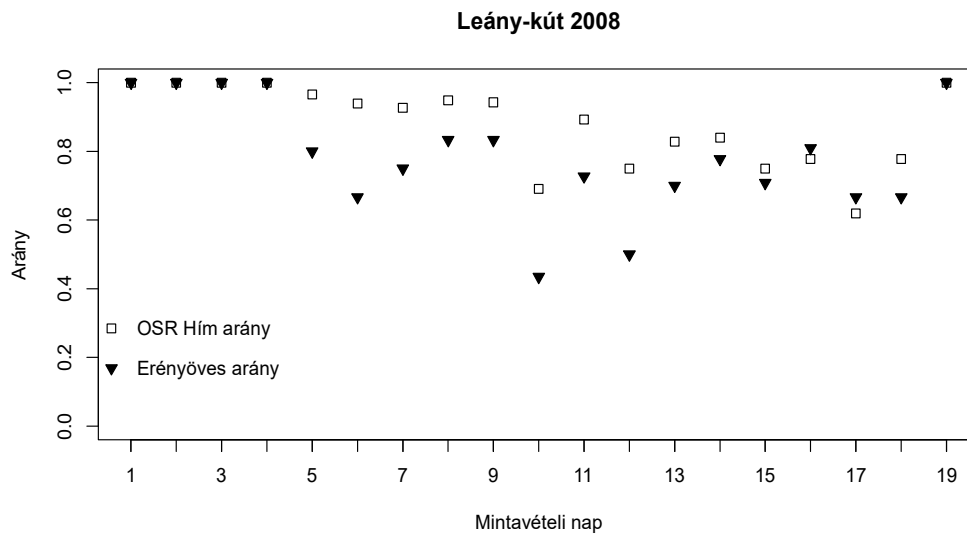
KI=Konfidencia-intervallum

A becsült belépési valószínűségek alapján (12. ábra) szépen kirajzolódik mind a nőstényeknél, mind a hímeknél a modellek által becsült monotonitás. Ez alapján is látszik, hogy a mintavételezés nem fedte le a teljes repülési időszakot ebben az évben. A nőstények belépési valószínűségének monoton növekedése, mivel a mintavételi időszak végén már nem figyeltünk meg frissen kikelt egyedeket, a környező területekről bevándorolt egyedek miatt lehetett.

A hatékony ivararányok kiszámításához 2008-ban 59 nőstény és 67 hím adatait használtuk fel. A POPAN modellek becslései alapján ebben az évben 94 nőstény és 76 hím volt a populációban, tehát a hatékony ivararány kiszámításához a nőstények 62%-ának és a hímek 88%-ának az adatait használtuk fel. Az alábbi ábra alapján (13. ábra) ugyan kirajzolódni látszik egy hasonló mintázat a két arányszám között, a két érték nem követi egymást szorosan.

13. ábra

OSR hímek és erényöves nőtények aránya a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2008)

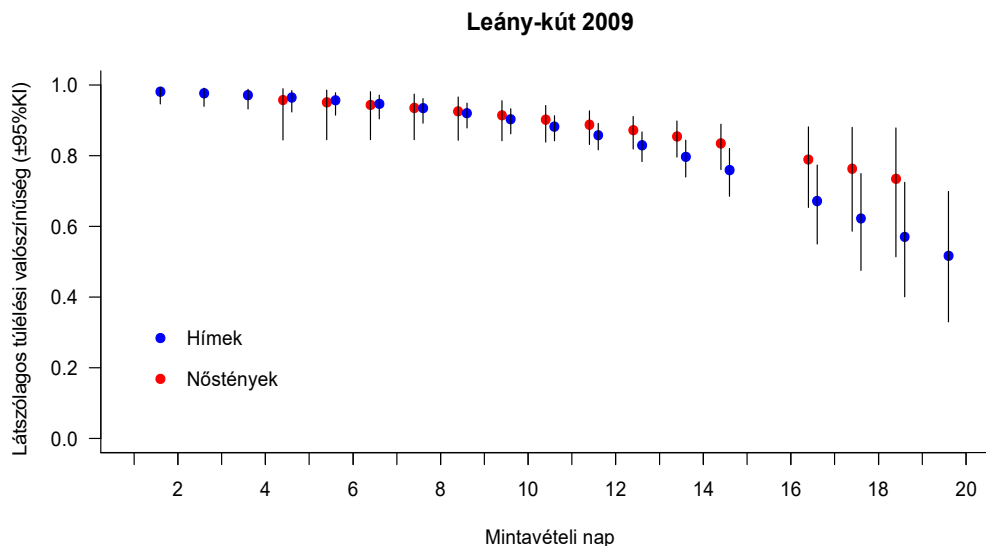


OSR=Operational Sex ratio/Hatékony ivararány

2009-ben 96 hímek és 52 nőtényt fogtunk be és jelöltünk meg a Leánykúti-réten. Ebben az évben a populációt április 30-tól május 19-ig vizsgáltuk. A 20 napos mintavételi időszak alatt 19 alkalommal történt mintavételezés. Az adott évben a populáció egy kísérletes manipulációjára került sor az erényövek eltávolításával. Az egyes modellek becsléseire és a modellszelekciókra nem tudjuk pontosan milyen hatással volt a manipuláció, így ennek az évnek az eredményei mindenképpen fenntartásokkal kezelendők és bármilyen kimutatott összefüggés lehet, hogy csak műtermék. Ebben az évben az OSR-t és az erényöves nőtények arányát természetesen a manipuláció miatt nem is vizsgálhattuk. Az első nőténnyel a negyedik mintavételi alkalommal, május 3-án találkoztunk. Ebben az évben a hímek visszalátási adatsorából készített CJS modellek modellszelekciója alapján a túlélési valószínűséget monoton időfüggőnek, míg a befogási (visszalátási) valószínűséget időfüggőnek becsülte a legjobb modell (AICc súly \approx 0,996) a 2008-as évhez hasonlóan. A nőtényeknél szintén szerepelt ez a modell is a legjobbak között (AICc súly \approx 0,452), de nem tudtunk egy egyértelműen legjobb modellt kiválasztani. A monoton időfüggő modellek becsléseinek közös ábrázolása alapján valóban mind a nőtényeknél, mind a hímeknél látszik a modellek által becsült monotonitás a túlélési valószínűségekben. A 14. nap után a hímek túlélése meredeken csökkenni kezd a nőtényekéhez képest (14. ábra).

14. ábra

A látszólagos túlélési valószínűség a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2009)

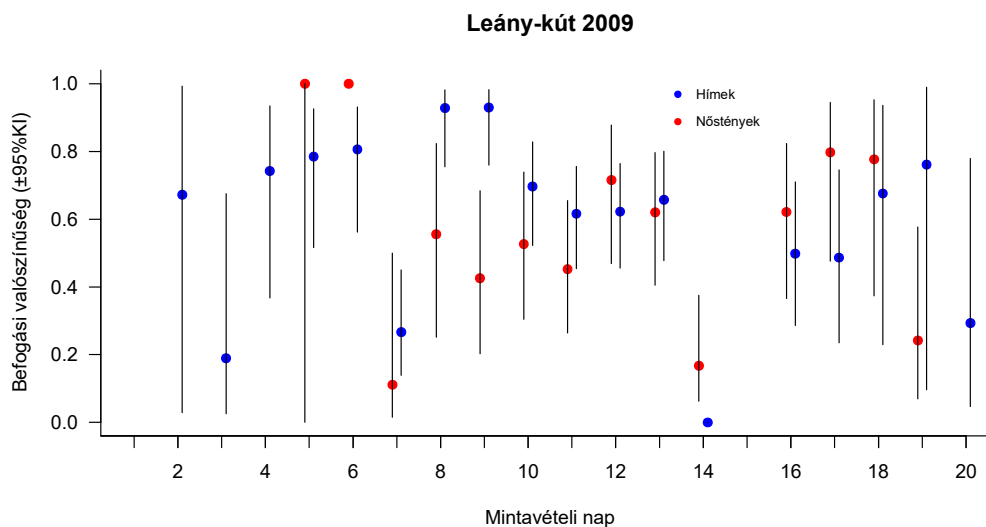


KI=Konfidencia-intervallum

A befogási (visszalátási) valószínűséget a négy legjobb nőstény modell mindegyikében időfüggőnek becsülték a modellek. A közös ábra alapján (15. ábra) látszik, hogy az egyes mintavételi alkalmak között jelentős eltérések voltak a befogási (visszalátási) valószínűségben és nem rajzolódik ki semmilyen monoton időfüggés.

15. ábra

Befogási valószínűségek a a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2009)

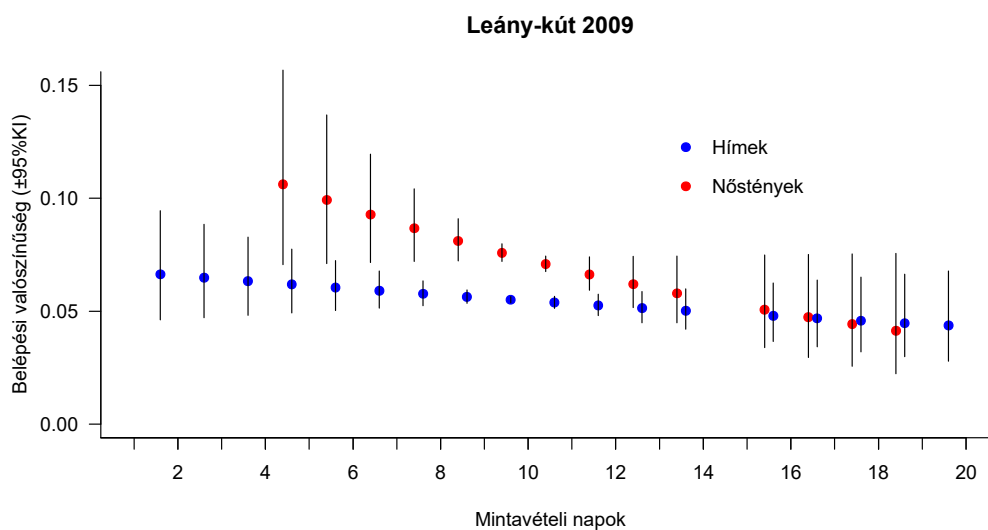


KI=Konfidencia-intervallum

Mind a nőtények, mind a hímek POPAN modelljei alapján elmondhatjuk, hogy az adott évben nem tudott a modellszelekció különbséget tenni az időfüggő és a konstans modellek között a belépési valószínűségeket tekintve. A hímek esetén konstans ($b \approx 0,05$), időfüggő ($\Delta AICc \approx 1,39$) és monoton időfüggő ($\Delta AICc \approx 2,56$) is lehetett, míg a nőtények esetében egyenlő arányban szerepel a legjobb modellek között monoton időfüggő és konstans ($b \approx 0,07$) belépési valószínűség is.

16. ábra

Belépési valószínűségek a a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2009)

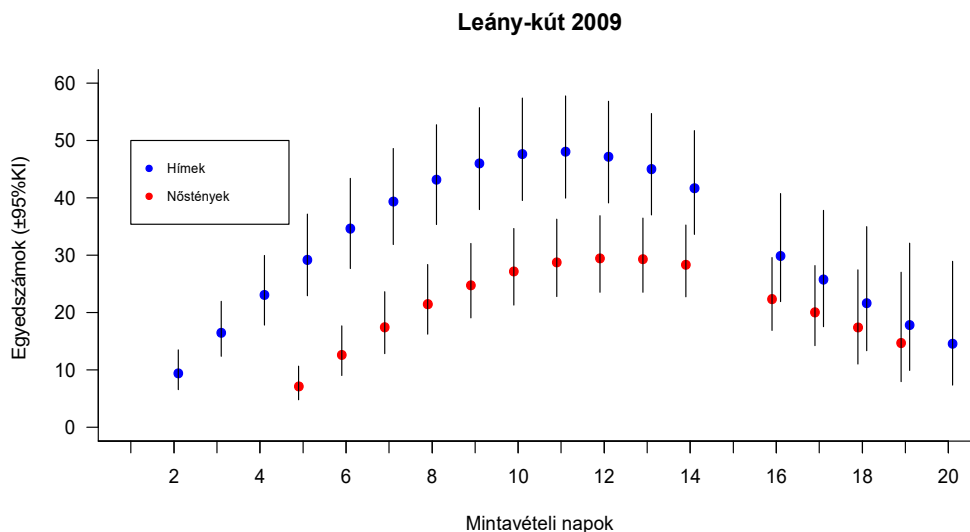


KI=Konfidencia-intervallum

Az ábra alapján (16. ábra) a nőtényeknél valóban elképzelhetőnek tűnik egy enyhe monoton időfüggés a belépési valószínűségben a hímekkel ellentétben, ahol alig észrevehető egy monoton csökkenés. A becsült napi egyedszámok alapján (17. ábra) ugyan úgy tűnhet, hogy a repülési időszak elejét ugyan megfigyeltük, de a végét már nem, ez feltehetőleg csak a modell becslési hibájából eredhet. A vizsgált időszak alatt végig a hímek voltak többségben a populációban (18. ábra), a legkevésbé hím eltolt arányú napokon is csak a populáció 45%-át tették ki a nőtények.

17. ábra

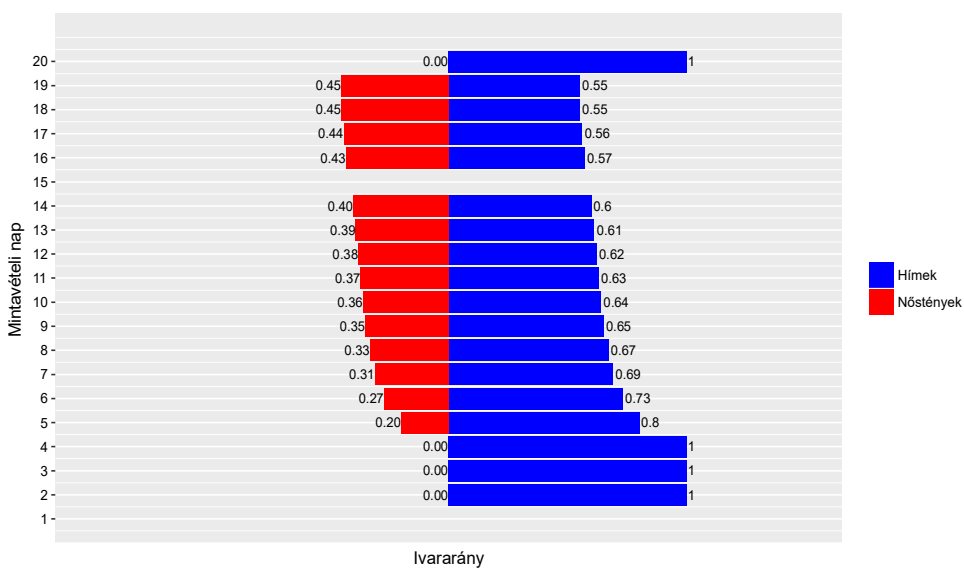
Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2009)



KI=Konfidencia-intervallum

18. ábra

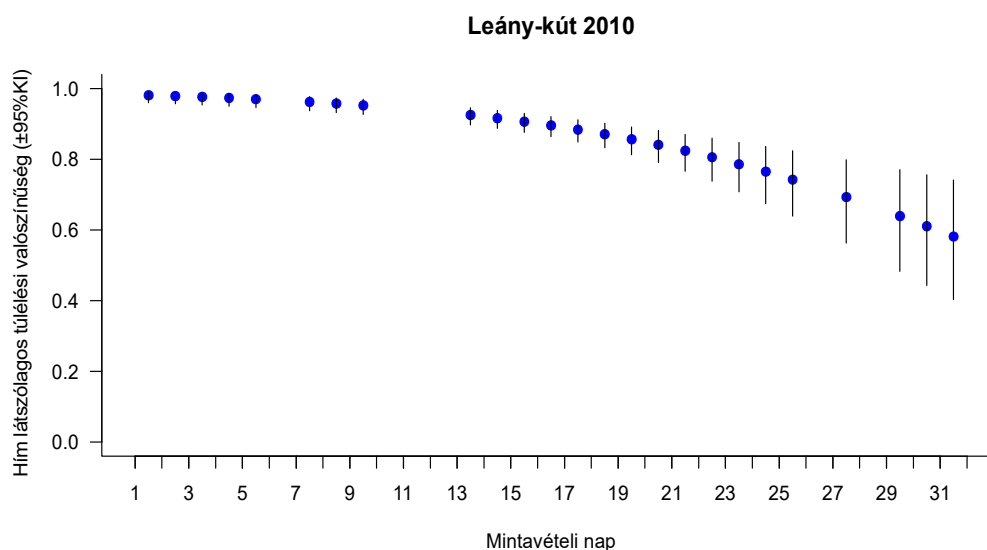
Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2009)



2010-ben 61 hímtest és 50 nőtényt fogtunk be és jelöltünk meg a Leánykúti-réten. Ebben az évben a repülési időszakot május 7-től június 7-ig vizsgáltuk. A mintavételi időszak alatt összesen 25 alkalommal történt mintavételezés. Ebben az évben is sor került az erényövek kísérletes eltávolítására, így az előző évhez hasonlóan ebben az évben is fenntartásokkal kezelendők az eredményeink. Az OSR-t és az erényöves nőtények arányát ebben az évben sem vizsgálhattuk. Minden mintavételi alkalommal találkoztunk hímekkel és nőtényekkel is. Május 15. és 19. között volt a leghosszabb az eltelt idő két mintavételi alkalom között. A hímek visszalátási adatsorából készített CJS modellek modellszelekciója alapján a túlélési valószínűségeket a korábbi két évhez hasonlóan monoton időfüggőnek, a befogási (visszalátási) valószínűséget pedig időfüggőnek becsülte a legjobb modell (AICc súly \approx 0,999). A nőtényeknél is szintén sikerült a modellszelekció alapján egy legjobb modell kiválasztani (AICc súly \approx 0,998). Ez alapján a nőtények túlélési valószínűsége kohorszfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűségük pedig korfüggő volt.

19. ábra

A hímek látszólagos túlélési valószínűsége a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2010)



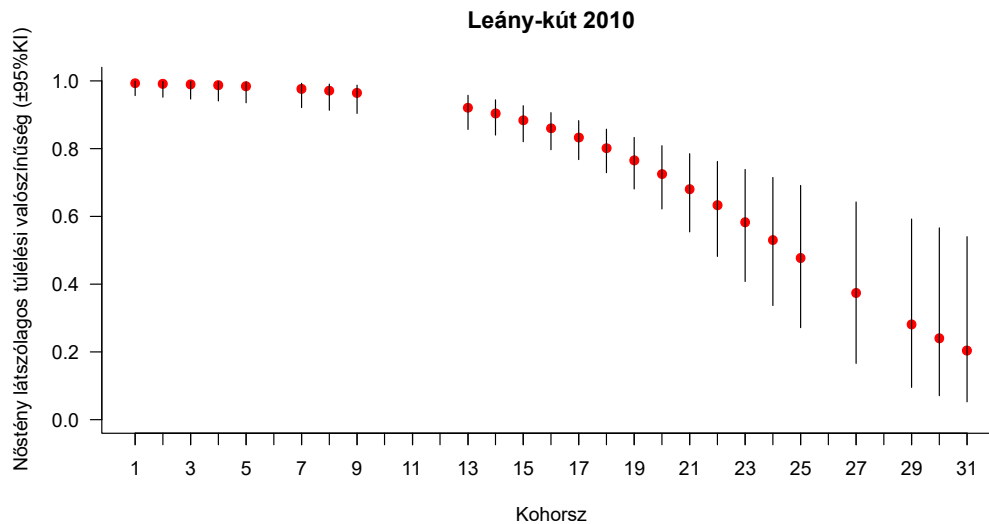
KI=Konfidencia-intervallum

Az ábra alapján látszik, hogy a hímek túlélési valószínűsége a repülési időszak alatt monoton csökkenő volt (19. ábra). A 4 napos mintavételi szünet után kezdett el meredekebben csökkenni az értéke. Ekkor érthette az egyedeket egy, a számukra káros meteorológiai hatás. Az egész időszak rendkívül csapadékos volt, e-miatt szünetelt a mintavétel. A nőtények

túlélési valószínűsége a 2010-es évben az alábbi ábrán (20. ábra) szerepel. Az ábrán 13 kohorsz túlélési valószínűségei szerepelnek annak függvényében, hogy a repülési időszak hányadik napján fogtuk be az adott kohorszba tartozó egyedeket először.

20. ábra

A nőstény látszólagos túlélési valószínűsége a kohorszok függvényében az első befogási alkalomnak megfelelően (Leány-kút, 2010)

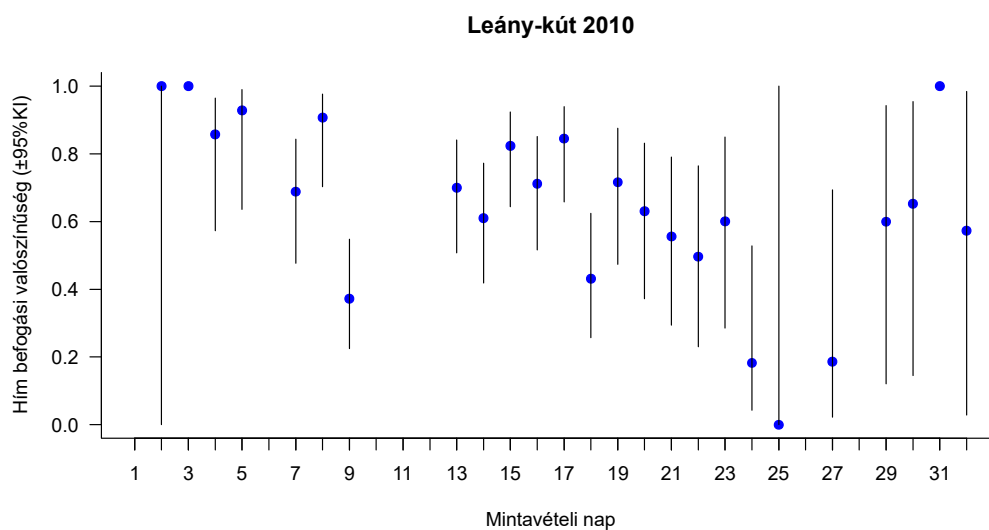


KI=Konfidencia-intervallum

A modell alapján minél később lépett be egy nőstény a populációba, annál kisebb volt a túlélési valószínűsége, habár a 20. nap után a kevés újonnan megjelölt nőstény miatt már egyre rosszabbak a modell becslései. Ezentúl észrevehető egy monoton csökkenés is kohorszok túlélési valószínűségében.

21. ábra

A hímek befogási valószínűsége a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2010)

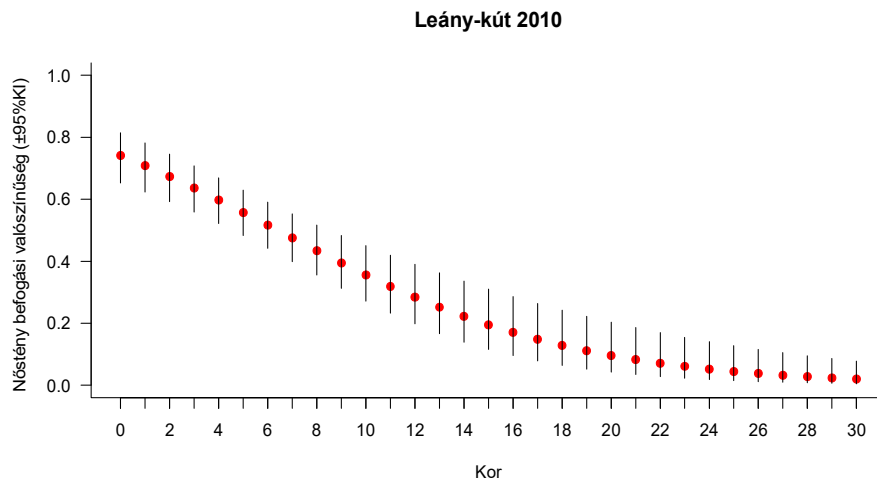


KI=Konfidencia-intervallum

A hímek befogási (visszalátási) valószínűségének időfüggését mutatja be a fenti ábra (21. ábra). A nőstények befogási (visszalátási) valószínűsége monoton csökkent a korukkal, tehát minél idősebb volt egy nőstény, annál kisebb valószínűséggel láttuk a következő mintavételi alkalommal (22. ábra). Ez azért lehetett, mert az idősebb nőstényeknek már kisebb volt az aktivitása és ezért kisebb valószínűséggel észleltük őket a következő alkalommal.

22. ábra

A nőstények befogási valószínűsége a kor függvényében (Leány-kút, 2010)

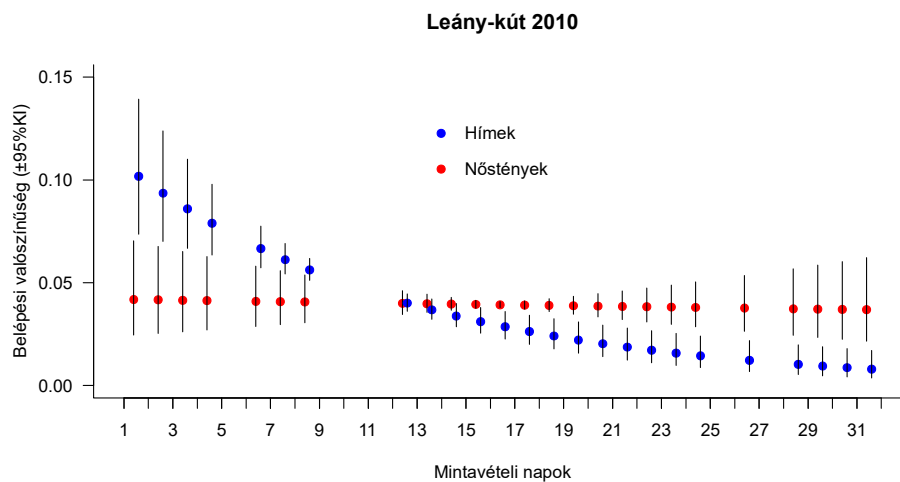


KI=Konfidencia-intervallum

A POPAN modellek alapján a hímek belépési valószínűsége monoton csökkenő (23. ábra) volt 2010-ben (AICc súly \approx 0,998), a nőstények belépési valószínűségét pedig konstansnak ($b\approx$ 0,039), vagy (enyhén) monoton időfüggőnek becsülték a legjobb modellek.

23. ábra

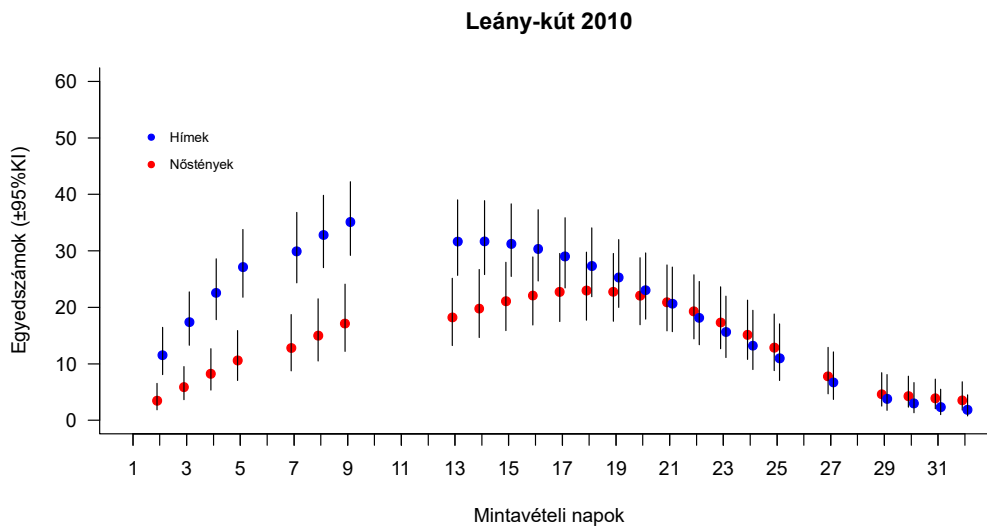
Belépési valószínűségek a mintavételi napok függvényében(Leány-kút, 2010)



KI=Konfidencia-intervallum

24. ábra

Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2010)

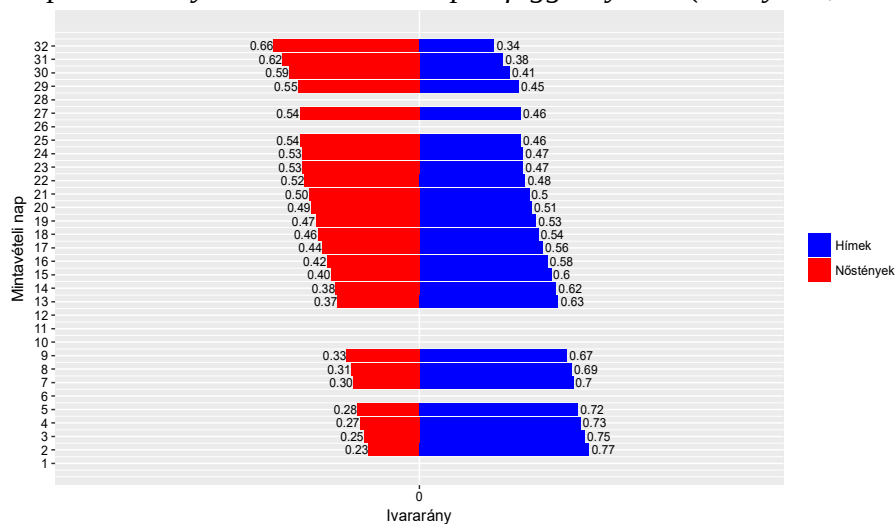


KI=Konfidencia-intervallum

A becsült egyedszámok alapján a populációban a nőstények sosem voltak nagyobb arányban jelen, mint a hímek (24-25. ábra). Az ábrák alapján elképzelhető továbbá, hogy a négy napos mintavételi szünet alatt bekövetkezett, feltehetően meteorológiai, viszontagságokat a nőstények jobban viselték, mint a hímek, ezt azonban egyértelműen nem jelenthetjük ki a rendelkezésünkre álló adatok alapján. A megfigyelt jelenség lehetett egyszerűen a két rajzási görbe véletlen egybeesésének a következménye is a négy napos időszak alatt.

25. ábra

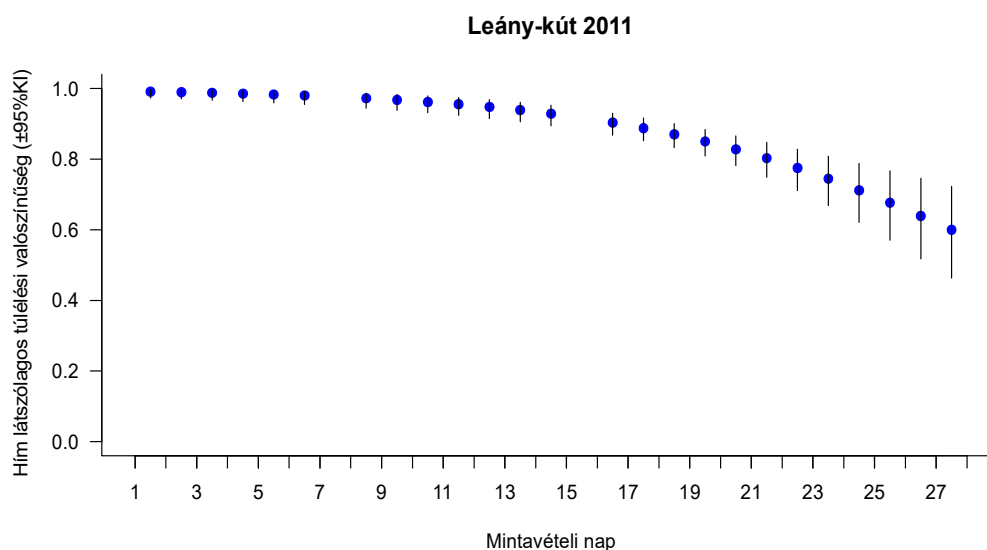
Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2010)



2011-ben 64 hímét és 36 nőtényt fogtunk be és jelöltünk meg a Leánykúti-réten. Ebben az évben a repülési időszakot május 2-től május 30-ig vizsgáltuk. A mintavételi időszak alatt összesen 27 alkalommal történt mintavételezés. Az első nősténnyel május 10-én találkoztunk az utolsó alkalommal már nem találkoztunk hímmel. A hímek visszalátási adatsorából készített CJS modellek modellszelekciója alapján a túlélési valószínűségeket a korábbi két évekhez hasonlóan monoton időfüggőnek, a befogási (visszalátási) valószínűséget pedig időfüggőnek becsülte a legjobb modell (AICc súly \approx 0,999). A nőstényeknél az előző évhez hasonlóan a legjobb modell (AICc súly \approx 0,807) alapján a túlélési valószínűség kohorszfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig korfüggő volt. A 2011-es évi eredmények hasonlóak voltak az előző évihez. A hímek túlélési valószínűségének vizsgálata során nem volt 2 naposnál hosszabb szünet két mintavételi alkalom között. (26. ábra).

26. ábra

A hímek látszólagos túlélési valószínűsége a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)

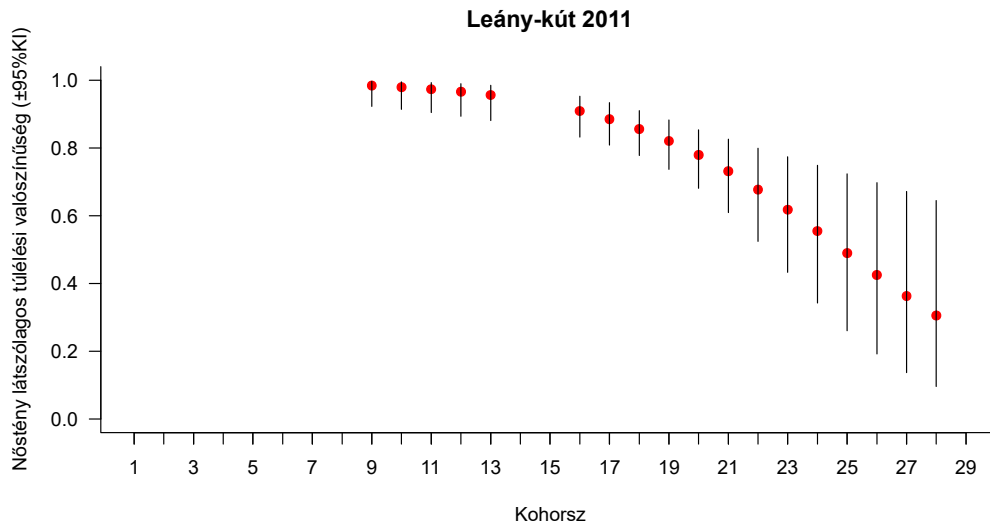


KI=Konfidencia-intervallum

Ebben az évben a 18 kohorsz túlélési valószínűsége monoton csökkenő volt a repülési időszak alatt, valamint látszik az is, hogy az utolsó mintavételi alkalommal, a 29. napon már nem jelöltünk meg új egyedeket (27. ábra). A 19. napig közel azonos hibával becsült a modell, de a 20. naptól már kevésbé megbízhatóak a becslések a konfidencia-intervallumok alapján.

27. ábra

A nőstények látszólagos túlélési valószínűsége a kohorszok függvényében az első befogási alkalomnak megfelelően (Leány-kút, 2011)

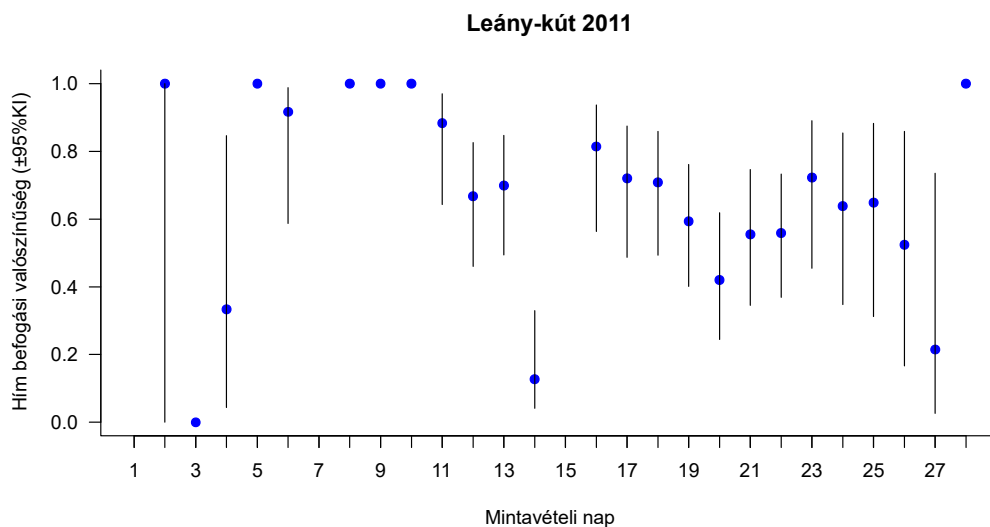


KI=Konfidencia-intervallum

A hímek befogási (visszalátási) valószínűségének időfüggésében továbbra sem fedezhető fel semmilyen monotonitás (28. ábra).

28. ábra

A hímek befogási valószínűsége a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)

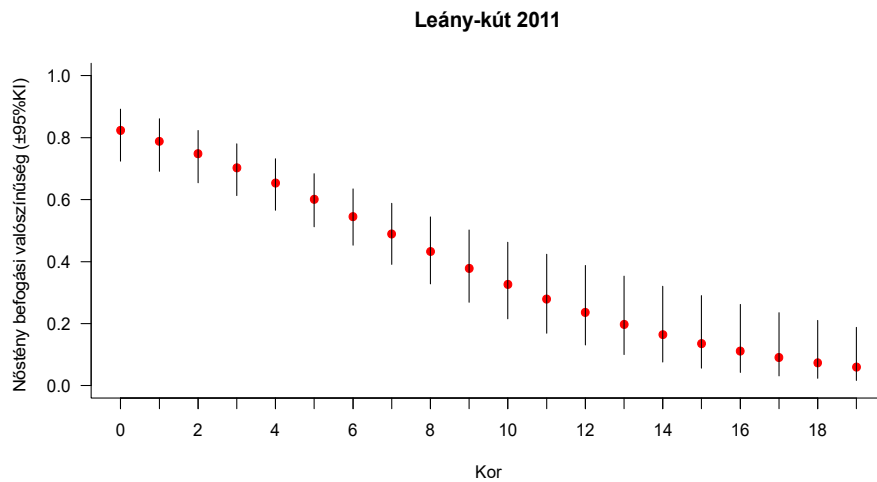


KI=Konfidencia-intervallum

A nőtények befogási (visszalátási) valószínűsége a kor függvényében monoton csökkenő volt (29. ábra).

29. ábra

A nőtények befogási valószínűsége a kor függvényében (Leány-kút, 2011)

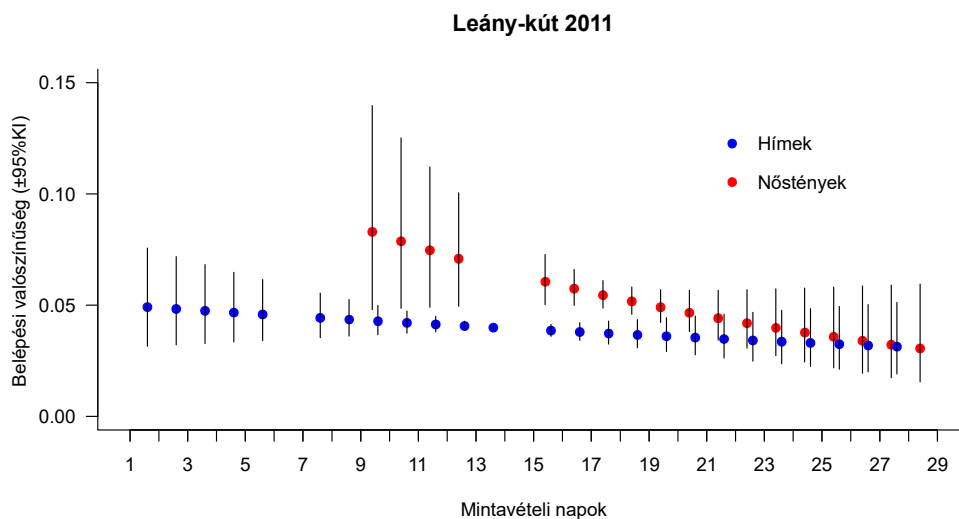


KI=Konfidencia-intervallum

A POPAN modellek alapján a hímek belépési valószínűsége konstans ($b \approx 0,039$), vagy monoton időfüggő volt 2011-ben. A nőtények belépési valószínűségét ebben az évben is konstansnak ($b \approx 0,051$), vagy monoton időfüggőnek becsülték a legjobb modellek.

30. ábra

A belépési valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)

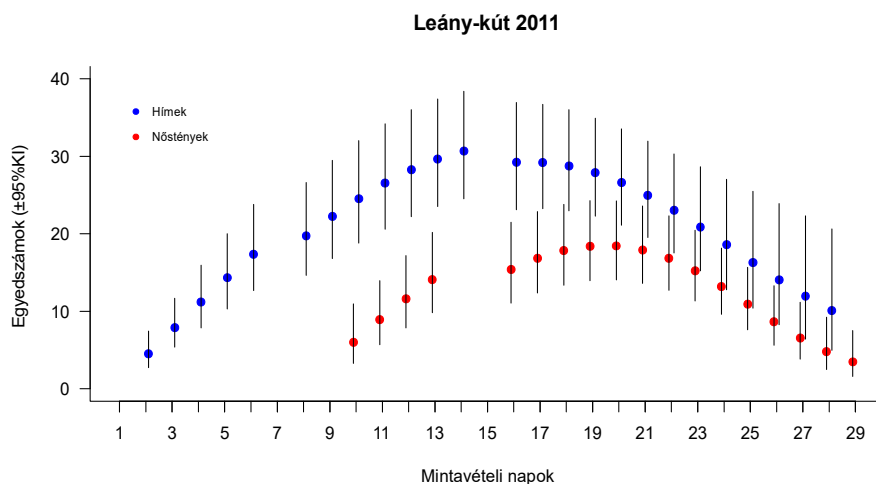


KI=Konfidencia-intervallum

A monoton időfüggő belépési valószínűségű modellek becslései alapján készített ábrán (30. ábra) a hímeknél csak igen kevésbé látszik egy monoton csökkenés, míg a nőstényeknél jobban kirajzolódik.

31. ábra

Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)

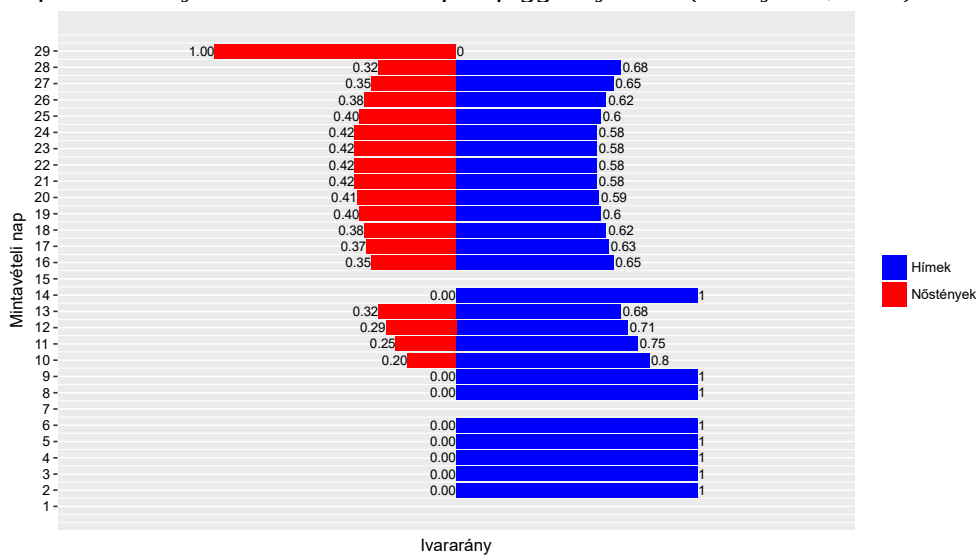


KI=Konfidencia-intervallum

A becsült egyedszámok alapján a populációban a nőstények az utolsó mintavételi alkalmat leszámítva nem voltak nagyobb arányban jelen (31. ábra), mint a hímek, és a 2010-es leány-kúti eredményekkel ellentétben itt úgy látszik, hogy az ivararány nem is közelítette meg annyira az 1:1-es ivararányt.

32. ábra

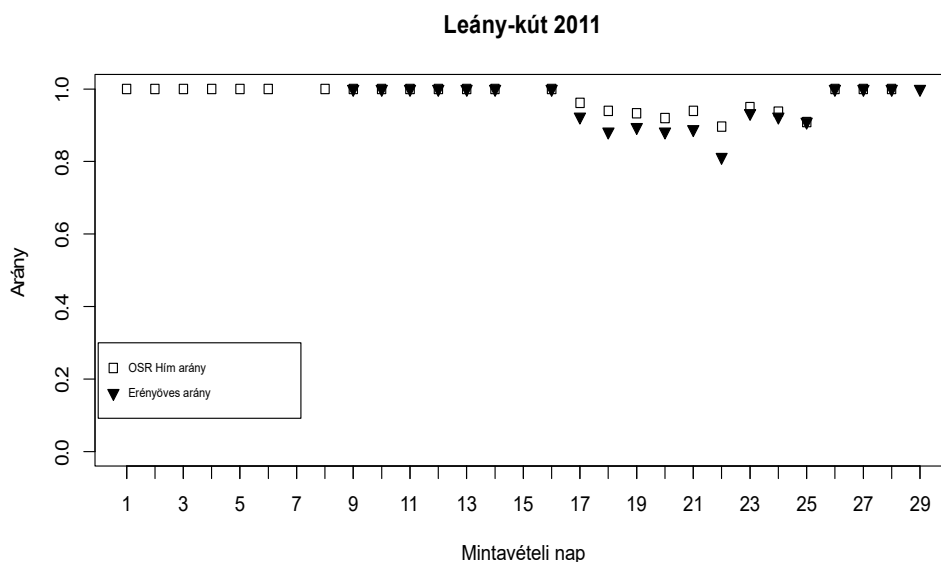
Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)



A nőtények aránya egy mintavételi alkalommal sem haladta meg a 42%-ot (32. ábra). A hatékony ivararányok kiszámításához 2011-ben 34 nőtény és 64 hím adatait használtuk fel. Ebben az évben mindössze 2 nőtény veszítette el az erényövét. A POPAN modell által becsült 40 nőtényből 36-ot jelöltünk meg, tehát szinte az összes nőtényt (90%). A modell alapján becsült 75 hím jelentős hányadát szintén megjelöltük (85,33%), így elmondhatjuk, hogy ebben az évben az OSR számításaink a populáció jelentős hányada alapján történtek.

33. ábra

OSR hímek és az erényöves nőtények aránya a mintavételi napok függvényében (Leány-kút, 2011)



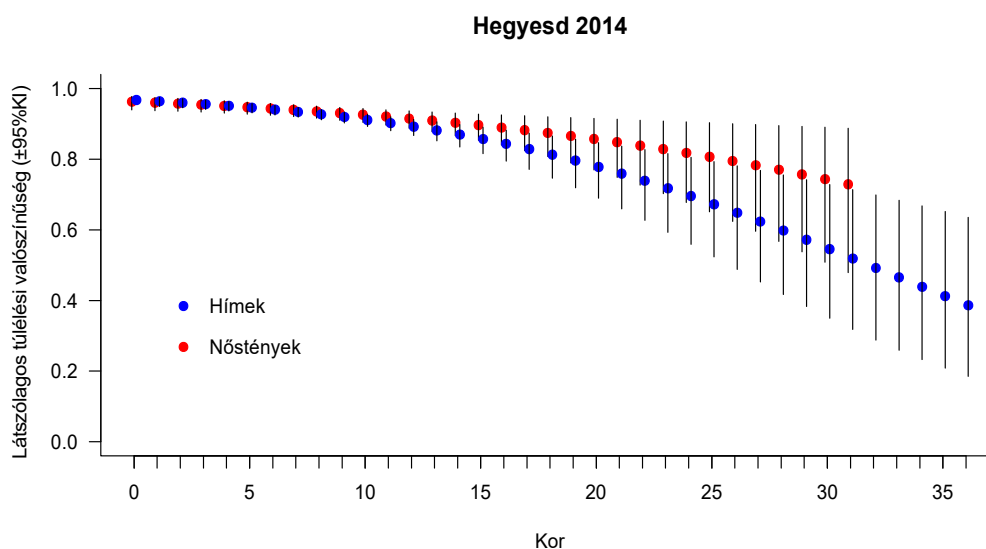
OSR=Operational Sex ratio/Hatékony ivararány

A számításaink alapján a két arányszám rendkívül szorosan követi egymást az adott évben (33. ábra). A repülési időszak alatt végig erős hím többség volt a populációban, tehát ebben az évben úgy látszik, mintha helytállna a feltételezésünk, miszerint amikor nagyobb a hímek közötti versengés, nagyobb arányban fognak erényövet kapni a nőtények a párzás után. Ez a látszólagos összefüggés viszont akár abból is fakadhatott, hogy a nőtények kis egyedszáma miatt az összes nőtény többször is párosodhatott, és ezért nagyobb valószínűséggel szerepelhettek egy idő után erényövesen a populációban.

2014-ben 128 hím és 88 nőtényt fogtunk be és jelöltünk meg Hegyesden. A vizsgált évek közül ez volt az egyik legintenzívebben mintavételezett, ez már csak a jelölt egyedek számai alapján is észrevehető. A mintavételezés a repülési időszak 40 napját fedte le április 17-től május 26-ig. A hímek jelölés-visszafogási adataiból készített modellek modellszelekciója alapján (AICc súly \approx 0,994) a túlélési valószínűség korfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig időfüggő volt. A nőstényeknél szintén szerepelt ez a modell a legjobbak között (Δ AICc \approx 0,012), a másik legjobb modellben pedig a nőstények túlélési valószínűségét monoton időfüggőnek becsülte a modell (AICc súly \approx 0,485). A két nőstény modell között a magyarázó erejükben alig volt eltérés a modellszelekció alapján (Δ AICc súly \approx 0,003).

34. ábra

Látszólagos túlélési valószínűségek a kor függvényében (Hegyesd, 2014)



KI=Konfidencia-intervallum

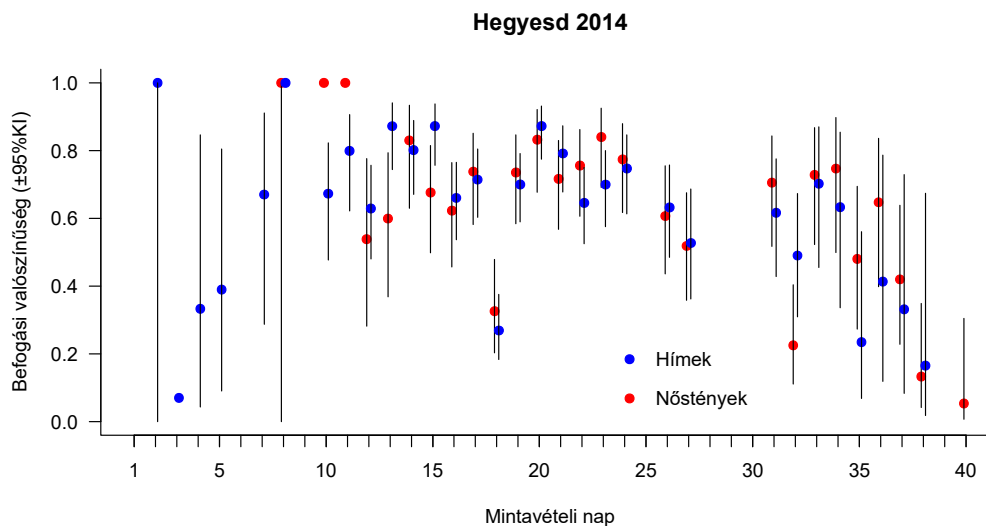
Az ábra alapján (34. ábra) látszik, hogy 2014-ben a legidősebb jelölt egyed hím volt még annak ellenére is, hogy a hímek túlélési valószínűsége 12-13 napos kortól meredekebben csökkent, mint a nőstényeké.

A befogási (visszalátási) valószínűségek a két nemre nézve közel azonosak voltak az egyes mintavételi alkalmakkor (35. ábra). A mintavételi időszak 32. napján van egy feltűnő eltérés a két érték között, úgy tűnik ezen a napon valamiért sokkal kevesebb nőstényt láttunk vissza, mint az azt megelőző és az egyvel azutáni mintavételi alkalommal. Ugyanakkor a

konfidencia-intervallumok alapján a modellek becslései nem megbízhatóak az adott napra nézve és ezért nem jelenthetünk ki ezek alapján semmi biztosat.

35. ábra

Befogási valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2014)

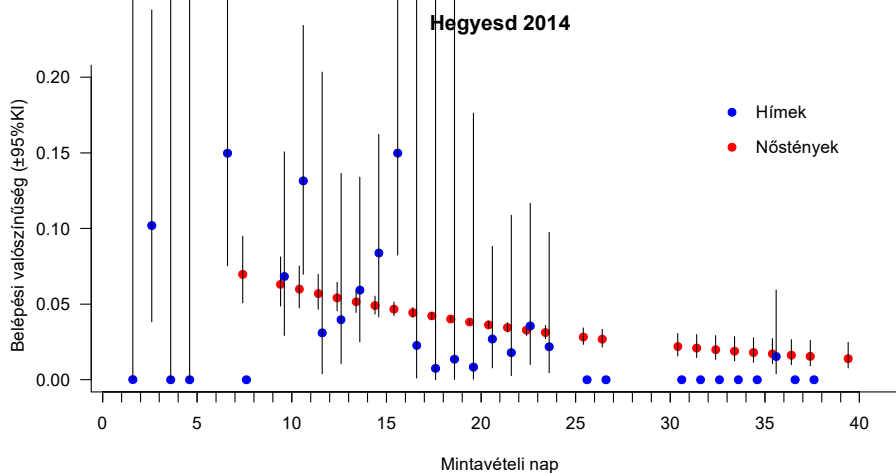


KI=Konfidencia-intervallum

A POPAN modellek szelekció alapján a hímek belépési valószínűségét időfüggőnek (AICc súly \approx 0,936), a nőstények belépési valószínűségét pedig monoton időfüggőnek (AICc súly \approx 0,961) becsülték a legjobb modellek. A modellek becsléseinek ábrázolása alapján (36. ábra) a hímek belépési valószínűségében valóban nem látható semmilyen monotonitás, míg a nőstényeké láthatóan monoton csökkenő volt.

36. ábra

Belépési valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2014)

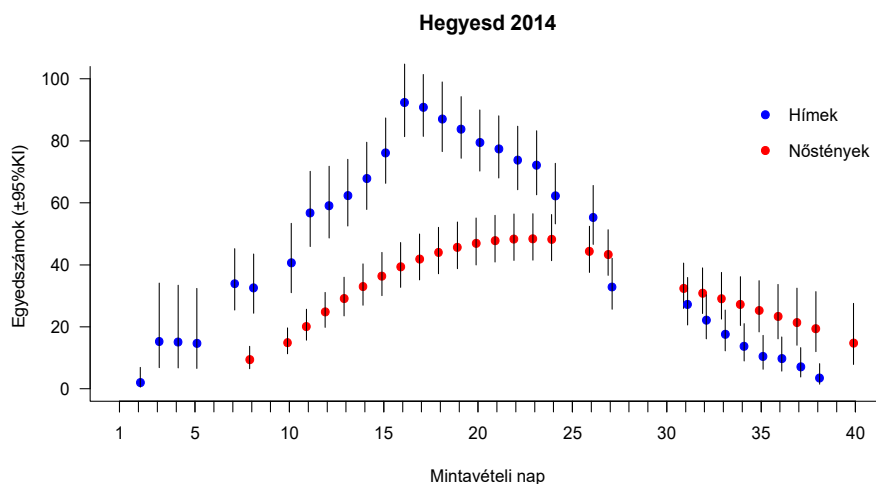


KI=Konfidencia-intervallum

A napi egyedszámok becslései alapján is szépen kirajzolódik, hogy a 2014-es hegyesdi mintavételezés valóban lefedte szinte a teljes repülési időszakot, a protandria jelensége is megfigyelhető a becslések alapján (37. ábra).

37. ábra

Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2014)

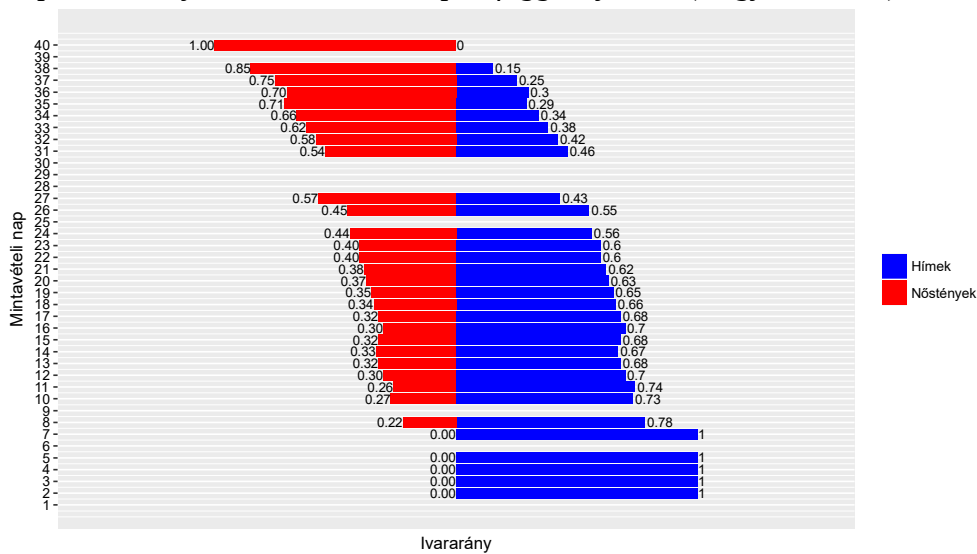


KI=Konfidencia-intervallum

A mintavételi időszak 27. napjától figyelhető meg egy váltás a populációban a nőstény többség irányába, bár a 3 napos mintavételezési szünet után egy enyhe, 3%-os, visszaesés volt megfigyelhető a nőstények arányában (38. ábra).

38. ábra

Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2014)



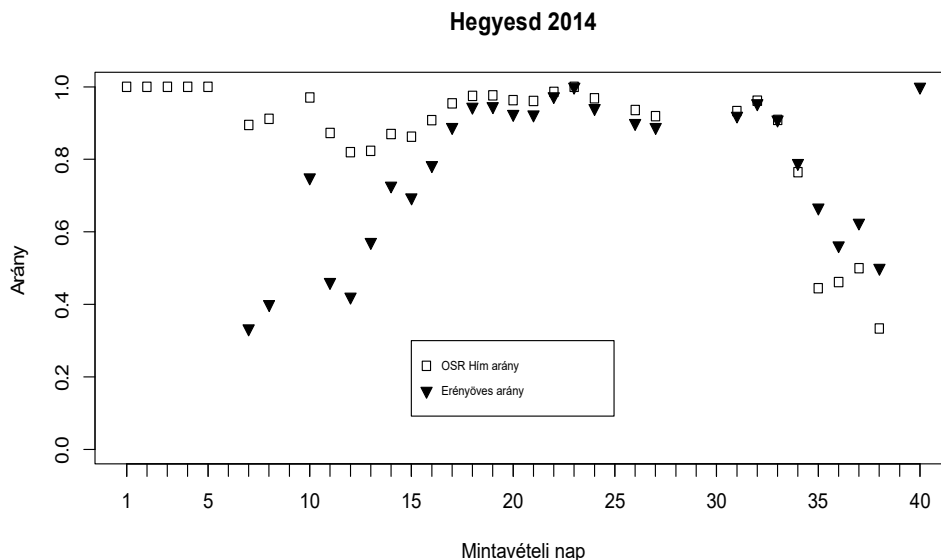
KI=Konfidencia-intervallum

Elképzelhető, hogy a nőstények rosszabbul viselték a környezeti hatást, ami kiváltotta a mintavételezés szüneteltetését.

A hatékony ivararányok kiszámításához 2014-ben 76 nőstény és 128 hím adatait használtuk fel. Ebben az évben 12 egyed vesztette el az erényövét a megfigyeléseink alapján, ami rendkívül magas aránynak tűnik, mert a 2014-es évre becsült 96 nőstény 12,5%-át jelentette. A becslés alapján ebben az évben a nőstények 91%-át jelöltük meg, és az OSR számításához az összes nőstény közel 79%-ának adatait használtuk fel, míg a modell által becsült 133 hím több mint 96%-át megjelöltük és mindegyikük adatait fel is használtuk a számításhoz.

39. ábra

A hatékony ivararány és az erényöves nőstények aránya a mintavételi napok függvényében (Hegyese, 2014)



OSR=Operational Sex ratio/Hatékony ivararány

A számítások alapján (39. ábra) a mintavételezési időszak 18. napjától a 33. napjáig figyelhető meg egy összefüggés a hatékony ivararányba tartozó hímek és az erényöves nőstények arányszáma között. Ebben az időszakban a OSR aránya 1 és 0,9 között változott és az utolsó mintavételi alkalom kiugró értékétől eltekintve ebben az időszakban volt a legmagasabb az erényöves nőstények aránya a jelölt nőstények között, tehát ez az eredmény alátámasztani látszik a hipotézisünket, miszerint hím eltoltabb ivararányú napokon nagyobb az erényöves nőstények aránya az összes nőstényhez képest a populációban.

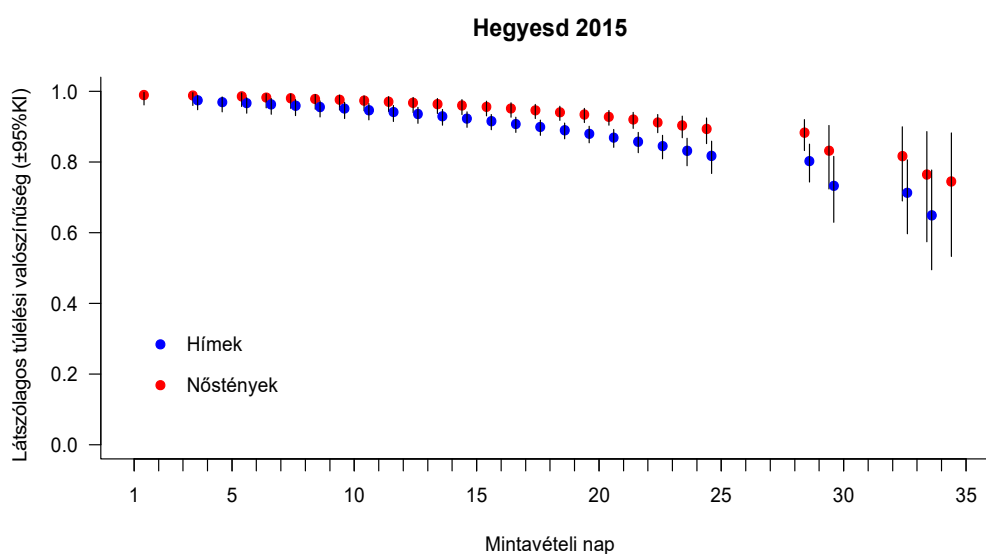
Mivel ebben az évben is volt egy CJS modell, ami mind a két nemnél szerepelt a legjobb modellek között, ebben az évben is vizsgáltuk az adott modell alapján a túlélési valószínűség

és a befogási (visszalátási) valószínűség időfüggését. Ebben a modellben a túlélési valószínűség korfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig időfüggő volt. Lefuttattuk a modell ivarfüggő és ivarfüggetlen változatait is és a modellszelekció alapján a túlélési valószínűség a 6 legjobb modellből 4-ben ivarfüggő volt, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig 6-ból 3 modellben volt ivarfüggő. Ez alapján azt mondhatjuk, hogy valószínűleg mind a két változó függött az ivartól, de biztosan ez alapján a statisztika alapján nem mondhatunk.

2015-ben 97 hím és 85 nőt fogtunk be és jelöltünk meg Hegyesden. A 35 napos mintavételi időszak alatt 29-szer történt mintavételezés, április 26-tól május 30-ig. A hímek jelölés-visszafogási adataiból készített modellek modellszelekciója alapján (AICc súly \approx 0,959) a túlélési valószínűség monoton időfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig időfüggő volt. A nőstényeknél szintén ez a modell bizonyult a legjobbnak (AICc súly \approx 0,808).

40. ábra

Látzólagos túlélési valószínűségek a mintavételi napok függvényében
(Hegyesd, 2015)

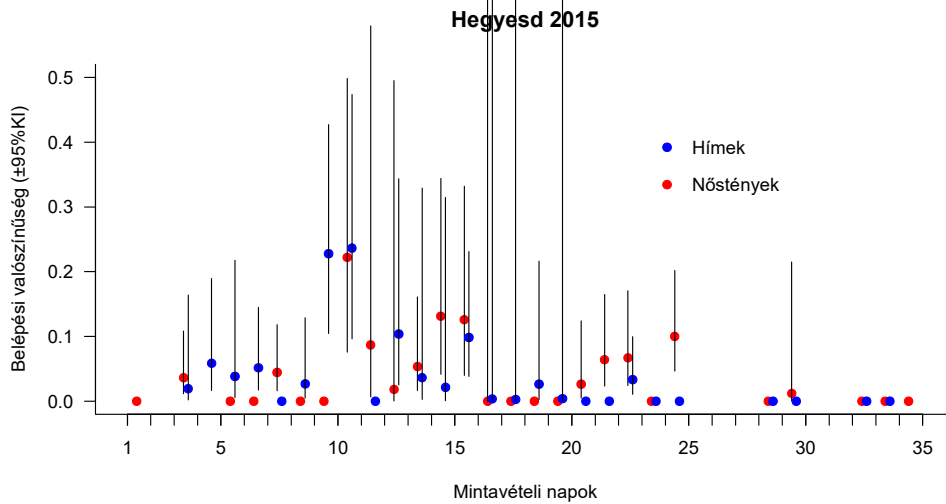


KI=Konfidencia-intervallum

A közös ábrán (40. ábra) közel hasonló a meredeksége a túlélési valószínűségek monoton csökkenésének. A 13.-tól a 25. napig a két nem befogási (visszalátási) valószínűségei közel egyezők voltak (41. ábra), ami esetleg a hasonló aktivitásuknak tudható be. A 13.nap előtt és a 25. nap után a modellek nem tudták megbízhatóan becsülni a befogási (visszalátási) valószínűségeket.

41. ábra

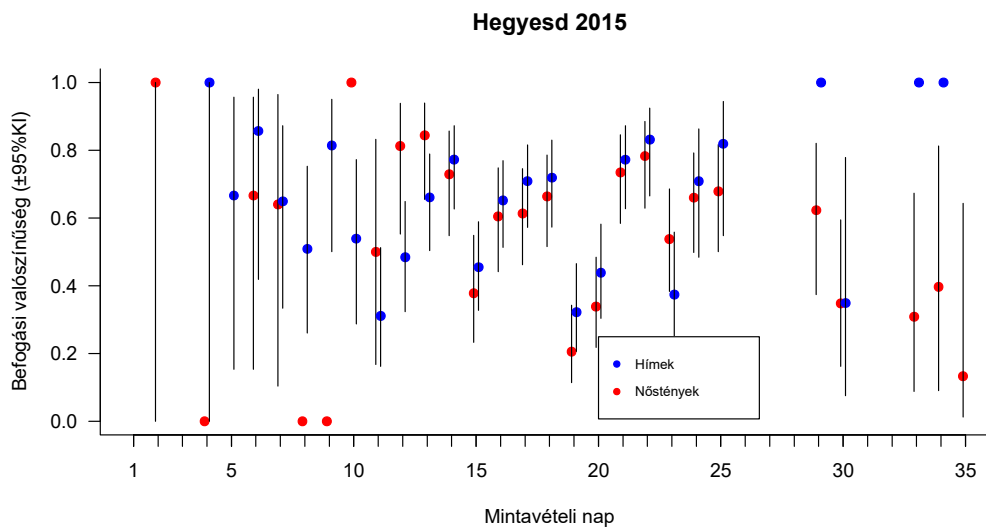
Belépési valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2015)



KI=Konfidencia-intervallum

42. ábra

Befogási valószínűségek a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2015)

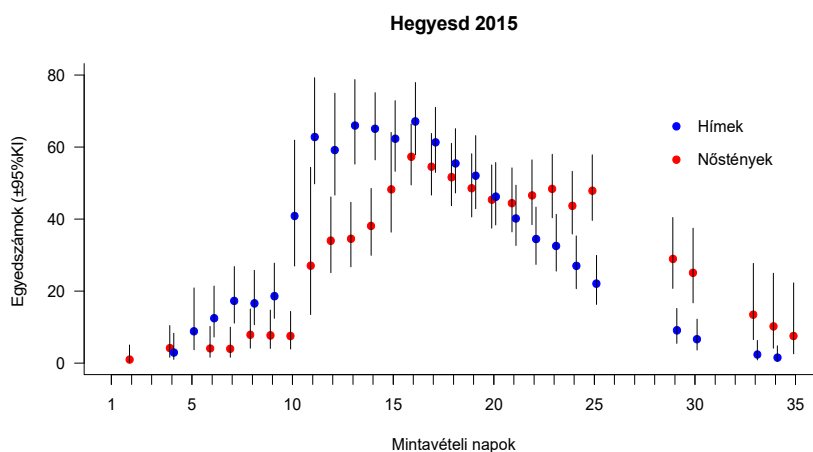


KI=Konfidencia-intervallum

A POPAN modellek szelekció alapján a hímek belépési valószínűségét időfüggőnek (AICc súly \approx 0,994), a nőtények belépési valószínűségét pedig szintén időfüggőnek (AICc súly \approx 0,377), monoton időfüggőnek (Δ AICc \approx 1,19), vagy konstansnak ($b\approx$ 0,036) becsülték a legjobb modellek. Az időfüggő belépési valószínűségű modellek becsléseinek ábrázolása alapján (42. ábra) úgy tűnik, hogy ebben az évben nem tudták a modellek megbízhatóan becsülni a belépési valószínűségeket. A napi egyedszámok becslései alapján ebben az évben is kirajzolódik, hogy a mintavételezési időszak valóban lefedte szinte a teljes repülési időszakot, a 2014-es évi eredményekhez képest azonban ebben az évben nem rajzolódik ki olyan markánsan a protandria (43. ábra).

43. ábra

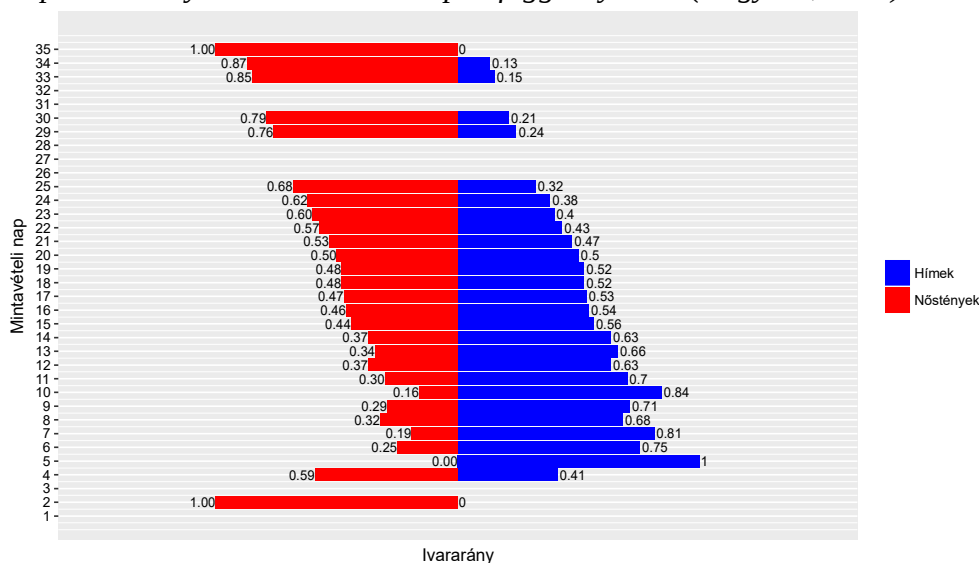
Napi egyedszámok a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2015)



KI=Konfidencia-intervallum

44. ábra

Napi ivararányok a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2015)

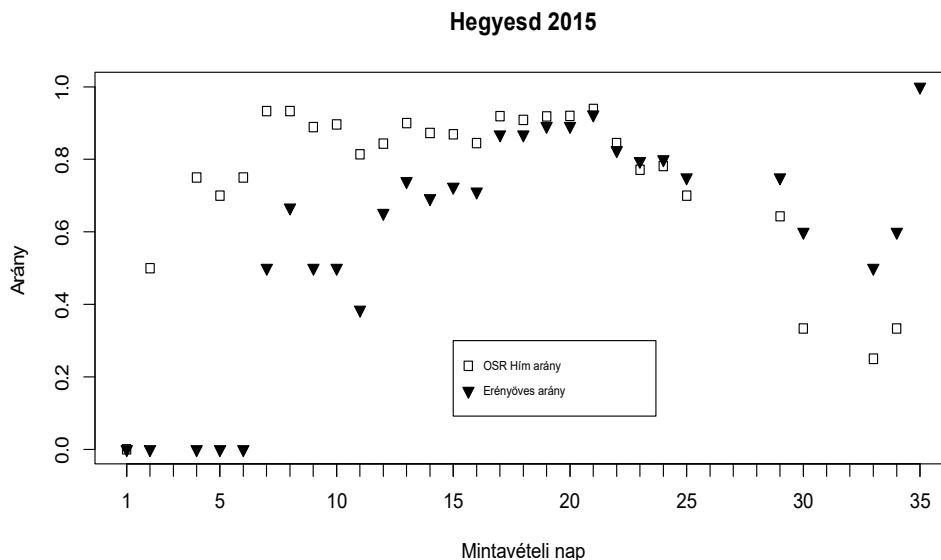


A mintavételi időszak 21. napjától figyelhető meg egy váltás a populációban a nőstény többség irányába, ami a repülési időszak végéig fenn is maradt (44. ábra).

A hatékony ivararányok kiszámításához 2015-ben 74 nőstény és 97 hím adatait használtuk fel. A 2014-es évi 12,5%-hoz képest ebben az évben a megfigyeléseink alapján a POPAN modell által becsült 91 nőstény legalább 12%-a vesztette el az erényövét (11 egyed). Az OSR kiszámításához a nőstények 81%-ának és a becslés szerinti 104 hím 93%-ának az adatait használtuk fel.

45. ábra

A hatékony ivararány és az erényöves nőstények aránya a mintavételi napok függvényében (Hegyesd, 2015)



OSR=Operational Sex ratio/Hatékony ivararány

A számítások alapján (45. ábra) a mintavételezési időszak 17. napjától a 21. napjáig volt a legnagyobb a hatékony ivararány és ebben az időszakban volt a legmagasabb az erényöves nőstények aránya is a kiugró 35. napi értéket leszámítva.

Ebben az évben is volt egy CJS modell, ami mind a két nemnél szerepelt a legjobb modellek között. A legjobb modellben a túlélési valószínűség monoton időfüggő, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig időfüggő volt. Lefuttattuk ennek a modellnek az ivarfüggő és ivarfüggetlen változatait is és a modellszelekció alapján a túlélési valószínűség a 4 legjobb

modellből 4-szer is ivarfüggő volt, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig 4-ből 2 modellben volt ivarfüggő. Ez alapján azt mondhatjuk, hogy a túlélési valószínűség egészen biztosan ivarfüggő ebben az évben, a befogási (visszalátási) valószínűség pedig lehet, hogy függött az ivartól, de biztosan nem mondhatunk

3.1 A Cormack-Jolly-Seber modellek összegzése

A hímek esetében 6 évből 5-ször is monoton időfüggőnek becsülték a modellek a túlélési valószínűséget (2. táblázat). Érdekes számunkra, hogy az intenzíven mintavételezett 2014-es és 2015-ös hegyesdi adatok alapján más-más modell volt a legjobb. 2014-ben korfüggőnek becsülte a túlélési valószínűséget a legjobb hím modell. Ennek az lehetett pl. az oka, hogy az egyedek életkora átlagosan hosszabb volt ebben az évben és ezért több egyed alapján tudott becsülni a korfüggő modell. A nőstények esetén mindössze három évben sikerült előállítanunk egy legjobb modellt (4. táblázat). A Leánykúti-réten ezek alapján a túlélési valószínűség kohorszfüggő volt 2010-11-ig, Hegyesden pedig a hímekhez hasonlóan monoton időfüggő volt a túlélési valószínűség. Érdekes, hogy a manipulált 2010-es és a nem manipulált 2011-es évben hasonló modellek voltak a legjobbak. Ez alapján lehetséges, hogy az erényöv eltávolítása nem volt hatással a nőstények túlélési és befogási (visszalátási) valószínűségeire, de ezt nem jelenthetjük ki biztosan. 2014-ben a két legjobb nőstény modell szinte teljesen megegyezett a modellszelekció alapján és ezek között szerepet a 2015-ös legjobb modell is. Így tehát, ha csak a legjobb modelleket nézzük, a nőstények túlélési valószínűsége monoton időfüggő volt Hegyesden. A befogási (visszalátási) valószínűség szinte minden évben az összes legjobb modell alapján időfüggő volt, habár a három év közül, amiben volt legjobb nőstény modell, kettőben is korfüggő volt a befogási (visszalátási) valószínűség. Összességében azt mondhatjuk a CJS modellek alapján, hogy a hímek és nőstények esetében általában különböző modellek voltak a legjobbak a vizsgálati területeknek megfelelően a vizsgált és kifejtett évek alatt. Amelyik években készítettünk olyan modelleket is, amikben mind a két ivar szerepelt, ott egyik évben sem tudtuk kizárni sem a túlélési valószínűség, sem a befogási (visszalátási) valószínűség ivarfüggését (6. táblázat).

3.2 A POPAN modellek összegzése

A hat vizsgált és kifejtett évben a hím POPAN modellek közül négy évben sikerült kiválasztani egy-egy legjobbat (3. táblázat). Ez alapján a Leánykúti-réten a hímek belépési valószínűsége monoton időfüggő volt 2008-ban és 2010-ben, Hegyesden pedig időfüggő volt, monotonitás nélkül, 2014-ben és 2015-ben. A nőstények adatai alapján egyedül a hegyesdi 2014-es adatok alapján sikerült egy kizárólagosan legjobb modellt készíteni (5. táblázat), ez alapján a belépési valószínűség monoton időfüggő volt. Továbbá az összes többi évben, a hegyesdi 2015-ös mintavételezést leszámítva, a legjobb POPAN modellekben a belépési valószínűség mindig vagy konstans, vagy monoton időfüggő volt. Ezek alapján az eredmények alapján, mivel a nőstények esetén csak egyetlen évben sikerült egy legjobb POPAN modellt készíteni, nem mondhatjuk ki, hogy a hímek és a nőstények belépési valószínűsége egyértelműen eltér, azt azonban a hímek alapján kijelenthetjük, hogy a két vizsgálati terület között észlelhető egy eltérés a belépési valószínűségben. A két terület egyedszám becslései alapján is megfigyelhető terepi tapasztalatunk, miszerint az évek előrehaladtával a Leány-kúti rét kis-Apolló populációjából úgymond „kifogytak” a nőstények, ami a teljes populáció megfogyatkozásához vezetett (1. táblázat).

3.3 A hatékony ivararányok és az erényöves nőstények aránya

A vizsgált hat év alapján a Leánykúti-réten 2011-ben, Hegyesden pedig 2014-ben és 2015-ben volt megfigyelhető az általunk feltételezett összefüggés a hímek hatékony ivararánya és az erényöves nőstények aránya között, miszerint a leginkább hím eltolt hatékony ivararányú napokon lesz a legnagyobb az erényöves nőstények aránya a populációban. Mind a három évben legalább 29 napig tartott a mintavételezés és legalább 27 mintavételi alkalom volt. Ebben a három évben volt a legintenzívebb a mintavételezés. Az eredményeink alapján úgy tűnik, hogy valóban fenn állhat az általunk feltételezett összefüggés, de további vizsgálatokat igényel, hogy ezt biztosan állíthassuk.

4. Értékelés

A hímeke nézve 2009-től 2011-ig a Leánykúti-réten körülbelül minimum 0,81 és maximum 1,99 hím jutott átlagosan egy nőstényre. Az „Eredmények” fejezetben feltüntetett értékekkel ellentétben ebben a fejezetben azért nem egy 0 és 1 közötti arányszámot használok az ivararányok bemutatására, mert az irodalmi adatokkal a jelen számok alapján vethetőek össze az eredményeim a legpontosabban. Az eredményeimben az egy nőstényre eső hímek számának az értéke a Leánykúti-réten a legalacsonyabb 2008-ban, a legmagasabb pedig 2009-ben volt. Hegyesden ugyanez az érték 1,38 és 1,49 volt a két vizsgált évben. Ez, a fajjal végzett észak-kelet magyarországi (1,6; 1,5) és csehországi (1,6) vizsgálatok alapján kevésbé hím túlsúlyú populációkat jelentett Hegyesden (Meglécz et al., 1999, Vlasanek et al., 2009), mint ami egyébként a két kutatás által vizsgált populációkban megfigyelhető volt. A legmagasabb leány-kúti értékek közel megegyeznek egy rokon fajjal (*Parnassius apollo*) végzett kutatások eredményeivel, ami alapján a hímek aránya a nőstényekhez képest 1,8 és 2,0 volt a vizsgált években (Adamski, 2004). A 2008-as Leánykúti-rét mintavételezése alapján számolt 0,81 egy kiugró érték ezekhez képest, bár a Benjamini és Hochberg korrekciós binomiális teszt alapján nem tért el szignifikánsan ($p \approx 0,221$) a hímek aránya a 0,5-től a teljes becsült populációhoz képest. Úgy tűnik továbbá, hogy 2014 és 2015 között Hegyesden a nőstények aránya a második évre nőtt a teljes repülési időszakot tekintve. Az ivararányok változásának egy-egy repülési időszak alatti dinamikája alapján, a 2014-es és 2015-ös hegyesdi eredményeink feleltek meg az irodalmi adatoknak, miszerint a repülési időszakban körülbelül annak első két harmadában volt hím túlsúly a populációban és onnantól a nőstények voltak jelen nagyobb arányban a repülési időszak végéig (Vlasanek, 2009). Mivel előfordult, hogy manipulált és manipulálatlan években a modellszelekciók alapján hasonló modellek voltak a legjobbak, elképzelhető, hogy a manipuláció nem volt hatással a modellek becsléseire, de ezt a rendelkezésre álló adatok és eredmények alapján nem jelenthetjük ki.

A napi egyedszámok becslései alapján 2010-ben a Leánykúti-réten, valamint 2014-ben és 2015-ben Hegyesden történt mintavételezés a repülési időszak elejétől kezdve. Ezen évek eredményei alapján 2010-ben és 2014-ben volt észlelhető a protandria jelensége a populációban, 2015-ben úgy tűnik, hogy kis létszámban bár, de már a repülési időszak elején is voltak nőstények a populációban. 2009-ben is észlelhető volt a protandria a napi egyedszám becslések alapján.

2014-ben Hegyesden az összes nőstény legalább 12,5%-a elvesztette az erényövét, ami az irodalmi adatokhoz képest, amikben ennek értéke csupán 3.3% volt (Vlasanek &

Konvička, 2009) rendkívül magas arány. Az erényövek elvesztésének ilyen magas aránya azért lehet érdekes számunkra, mert számos kutatás alapját képezi az a feltételezés, hogy a repülési időszak alatt azokat a nőstényeket tekintik szűznek, akik nem rendelkeznek erényövvel, egyáltalán nem foglalkoznak az erényöv esetleges elvesztésének lehetőségével (Auckland, 2004). Érdeemes továbbá vizsgálnunk, hogy az erényöv elvesztésének valószínűsége összefüggésben lehetett-e az erényöv méretével. Ennek az összefüggésnek a vizsgálatához rendelkezésünkre állnak a terepi méréseink, mivel az erényöv jelölésekor le is mértük azt minden esetben.

Az eredményeink pontosabb értelmezése érdekében mindenképpen fontos feladatunknak tűnik a jövőben, hogy az egyes évek túlélési valószínűségeinek, befogási (visszalátási) valószínűségeinek, és az erényöv elvesztésének az arányát összevegyjük a 2010-től rendelkezésünkre álló meteorológiai adatokkal. A Lepidoptera rend fajaival végzett kutatások, valamint saját empirikus tapasztalataink alapján is, a széljárás, a felhőzet (és az ebből eredő fényintenzitás), valamint a hőmérséklet a legnagyobb befolyásolói az egyedek aktivitásának (Cormont, 2011).

A hatékony ivararány kiszámításához 2008-tól 2015-ig az összes jelölt hím adatait felhasználtuk. A nőstényeknél azokat az egyedeket nem számítottuk bele a hatékony ivararányba, amelyek erényövvel rendelkeztek és ezért nem tudtak szaporodni, leválogatva azon nőstényeknek az adatait, akik a mintavételi időszak alatt elvesztették az erényövéket. Ez alapján ugyan sikerült egy torzított becslést kapnunk minden évben a hatékony ivararányok változására és ennek függvényében vizsgálhattuk az erényöves nőstények arányát a populációban, ezek a becsléseink még nem bizonyító erejűek, tekintve, hogy a számításaink tautológiára épülnek, mert a az egyik arányszámot a másik arányszám felhasználásával kaptuk meg. Sajnálatos módon a rendelkezésre álló adatok és a vizsgálat terepi mivolta miatt nem állt módunkban ennél pontosabb becslést adni, tisztában vagyunk vele, hogy az eredményeinknek nincs bizonyító ereje. A hímek hatékony ivararányba tartozását egyáltalán nem tudtuk becsülni. Elméletileg lehetséges, hogy egy párzás után a hím egy darabig még nem fog újra párosodni, tekintve, hogy számára a nőstények felkutatása és a párzás is rendkívül költséges lehet, főleg ha erényövet is helyez fel a nőstényre. Amennyiben esetleg van egy „pihenési” időszak a hím párzási hajlandóságában annak hosszát egyelőre nem tudjuk becsülni. Becsléseink alapján három évben volt (2011,2014,2015) megfigyelhető az általunk feltételezett összefüggés. Amennyiben sikerül a jövőben a hatékony ivararányokat megfelelően becsülnünk, úgy ezt a három évet mindenképpen érdemes lesz majd alaposabban vizsgálnunk.

Az OSR számításának pontosítása elméletileg többféleképpen is lehetséges, egyelőre úgy tűnik, hogy gyakorlati nehézségekbe ütközünk. Tekintve, hogy hipotézisünk alapján egy döntéshozás történik az erényöv készítéséről a párzás után, feltehetőleg nem minden esetben éri meg a hímnek felhelyezni azt a nőstényre. Amennyiben a hím saját relatív kondíciójához képest túlságosan nagy befektetést igényel az erényöv készítése, úgy feltehetőleg nem fog erényövet készíteni még akkor sem, ha a hatékony ivararány erősen hím eltolt. Ugyan rendelkezésükre állnak torsiélesség és szárnyhossz adatok, amik alapján becsülhetnénk a hímek kondícióját, azt sajnos nem tudjuk, hogy ez a kondíció az egyes napokon hogyan változott, mert nem minden nap mértük le az egyedeket. Ebből következik, hogy a számított kondíciót nem tudjuk összevetni a pillanatnyi döntéshozással az erényöv készítéséről. Továbbá nem tudjuk becsülni az egyes egyedek fitneszt, ami szükséges lenne, hogy eldönthessük, hogy milyen döntés jár egy hímnek a legnagyobb fitnesznövekedéssel. A fitnesz vizsgálatára esetleges megoldást jelentene, ha tudnánk nem invazív módon DNS mintát venni az egyedekből és vizsgálhatnánk ez alapján az egyes egyedek utódjainak számát a következő generációban. A nem invazív mintavételezés esetlegesen a befogáskor az egyedek által kibocsátott riasztó folyadékából lehetne megoldható, vagy egyes, a Lepidoptera rend fajaival végzett módszertani kutatások alapján (Hamm, 2010) potenciálisan a hátsó szárny egy kis darabját is el lehet távolítani és ez alapján a DNS-t izolálni és amennyiben ez nem túl nagy, úgy nem lesz hatása az egyed fitneszére. Mivel más fajokkal végezték a kutatást, először laboratóriumi körülmények között kéne meghatározni, hogy mekkora az a darab, amiből már tudunk DNS-t izolálni, de még nincs hatással a fitneszre.

Az erényöv felhelyezéséből történő feltételezett fitnesznövekedés vizsgálatához azt is érdemes tudnunk kell, hogy melyik erényövet melyik hím készítette. Ezt esetleg az erényövből történő DNS kinyerésével lehetne megvalósítani (pl. kaparéék gyűjtésével), ám ennek a gyakorlati megvalósítása egyelőre nem tűnik lehetségesnek az erényöv roncsolása nélkül. Azzal tudnánk a DNS minta vételét esetleg kiváltani, ha az összes párosodást meg tudnánk figyelni a terepen, de jelenleg erre sincsen lehetőségünk.

Vizsgálataink során észleltük, hogy habár nem minden alkalommal készült erényöv, előfordulhatott, hogy a hím egy párzási dugót hagyott a nőstény ivarnyílásában a párzás után. Ez feltehetőleg egy alternatív képlet a nőstény újbóli párosodásának korlátozására, felhelyezése során csak az erényöv pajzsa nem készül el vagy azért, mert a hím nem képes azt elkészíteni, vagy azért mert nem akar többet a párzásba investálni. Ennek vizsgálata még további kutatásokat igényel. Vizsgálhatjuk esetleg annak az esélyét, hogy az egyik státusból

(dugós/erényöves) a másikba mekkora valószínűséggel lép egy nőstény a repülési időszak alatt.

Jelen eredményeink és a rendelkezésünkre álló adatok alapján úgy tűnik, hogy még számos vizsgálatot végezhetünk el a jövőben és a terepi megfigyeléseink alapján mindenképpen érdemes is ezeket elvégeznünk a kis Apolló-lepke szaporodási rendszerének részletes megismeréséhez.

Összefoglalás

Az ivari konfliktus egy széles körben és intenzíven kutatott téma a viselkedésökológia és az evolúcióbiológia területén. A legjobb pár kiválasztása és a szexuális szelekció a rovarvilágban is fontos szerephez jut, és sokféle formában jelenik meg. A rovarokra jellemző spermakompetíció jelensége miatt az egyes hímeknek kifizetődő lehet, akár súlyosabb befektetés árán is, biztosítani saját apaságukat.

Vizsgált fajunk, a Berni Egyezmény által védett *Parnassius mnemosyne* kis Apolló-lepke, egyedei a *Papilionidae* család számos egyéb fajához hasonlóan erényövet helyezhetnek fel a nőtényre a párzás után, meggátolva ezzel a nőtényt a további párzásban. Terepi megfigyeléseink alapján nem minden párzás után készült erényöv, előfordulhatott, hogy csak egy kisebb méretű párzási dugó készült. Feltételezésünk szerint a hím saját relatív minősége és a hatékony ivararány alapján hoz döntést az erényöv készítéséről.

Hipotézisünk szerint a hímek populációbeli arányának növekedésével növekszik közöttük a nőtényekért folytatott versengés, így az erényövkészítésből fakadó potenciális nyereség is nő, tehát a hím túlsúlyú populációkban nagyobb valószínűséggel kap egy nőtény erényövet a párzás után. 2008-tól 2015-ig gyűjtöttünk jelölés-visszalátás adatokat a Visegrádi-hegység két, egymáshoz közel eső területén a Leány-kúti réten és Hegyesden. Az egyedek szín-és számkóddal történő jelölése mellett az erényöveket is jelöltük így észlelhettük annak az elvesztését. A jelölés-visszalátás adatok alapján Cormack-Jolly-Seber és Jolly-Seber (POPAN) modelleket készítettünk és vizsgáltuk a túlélési valószínűség, befogási (visszalátási) valószínűség és a belépési valószínűség változását a diszkrét repülési időszakok alatt, valamint a napi egyedszám becslések alapján vizsgáltuk az ivararány változását évről-évre és az egyes repülési időszakok alatt. A hatékony ivararány számítását a jelölt egyedek alapján végeztük el minden évben és ezt vetettük össze az erényöves nőtények arányával a populációban.

Összességében azt mondhatjuk a CJS modellek alapján, hogy a hímek és a nőtények esetében általában különböző modellek voltak a legjobbak a vizsgálati területeknek megfelelően a vizsgált és kifejtett évek alatt. Amelyik években készítettünk olyan modelleket is, amikben mind a két ivar szerepelt, ott egyik évben sem tudtuk kizárni sem a túlélési valószínűség, sem a befogási (visszalátási) valószínűség ivarfüggését. A hímek túlélési valószínűsége többnyire monoton időfüggő volt. A POPAN modellek eredményei alapján nem mondhattuk ki, hogy a hímek és a nőtények belépési valószínűsége egyértelműen eltért volna, azt azonban a hímek alapján kijelenthettük, hogy a két vizsgálati terület között

észlelhető egy eltérés a belépési valószínűségben. A becslések alapján egyedül 2008-ban a Leánykúti-réten volt összességében több nőstény jelen a populációban a teljes mintavételezési időszak alatt, a Benjamini és Hochberg korrekciós binomiális tesztek alapján Leány-kúton 2009-ben és 2011-ben, Hegyesden pedig 2014-ben volt szignifikáns az ivararány eltérése az 1:1-től, mind a három évben a hímek voltak többségben. A vizsgált hat év alapján a Leánykúti-réten 2011-ben, Hegyesden pedig 2014-ben és 2015-ben volt megfigyelhető az általunk feltételezett összefüggés a hímek hatékony ivararánya és az erényöves nőstények aránya között.

Az eredményeink alapján úgy tűnik, hogy valóban fenn állhat az általunk feltételezett összefüggés, de további vizsgálatokat igényel, hogy ezt biztosan állíthassuk, tekintve, hogy jelenleg nem tudunk statisztikailag elfogadható becslést adni az OSR értékeire. Ennek érdekében a rendelkezésünkre álló morfológiai adatok alapján érdemes a hímek relatív minőségét vizsgálni, és az erényövből fakadó fitnessnövekedés vizsgálatához érdemes lenne a jövőben a populáció egyedeiből nem invazív módon DNS-t kinyerni és az egyes egyedek utódjainak számát megállapítani a következő generációban. Egyes években a jelölt nőstények jelentős hányada elveszítette az erényövét, érdemes lenne ezt, valamint a befogási (visszalátási) valószínűségek változását is meteorológiai adatokkal összevetni, továbbá vizsgálni, hogy az erényöv elvesztésének valószínűsége függött-e az erényöv méretétől.

Summary

Sexual conflict is a widely and intensely researched topic of behavioral ecological and evolutionary studies. The selection of the best possible mate and sexual selection has an important role among insects as well and may take many different forms. Because of the characteristic phenomena of sperm competition among insects the assurance of parenthood, even with significantly higher investment can be rewarding for the males.

Individuals of the investigated species of *Parnassius mnemosyne*, protected under the Bern Convention, as other species of the *Papilionidae* family as well, may place a sphragis on the females after copulation to stop them from mating with other males. According to our observations in the field the males do not make a sphragis after every copulation, it was also possible that only a smaller mating plug was made. Our theory is that males make a decision

regarding the making of the sphragis, based on their relative quality and the operational sex ratio in the population.

We hypothesize that when the ratio of the males in the population becomes more male biased the competition among males for the females becomes stronger and because of this in more male biased populations a higher ratio of the females will get a sphragis after mating.

We have collected mark-recapture data from two meadowes, Leány-kúti rét and Hegyesd, closely located to each other, in the Visegrádi-Mountains from 2008 to 2015. After marking the individuals with individual color and number codes we also marked the sphragis so that we may know when a sphragis has been lost or replaced. We have built Cormack-Jolly-Seber and Jolly-Seber (POPAN) models from our mark-recapture data, and have investigated the changes in probabilities of survival, catchability and entry into the population in the discreet flight periods, and we have also studied the dynamic change of sex ratio in each year. Operational sex ratio was estimated from the data of the marked individuals and we investigated its relationship with the ratio of females with sphragis in the population.

We can summarize that according to the CJS models the best models among males and females were different according to the site of the study in the investigated years. In the years when we have built combined models of the two sexes we could not rule out the effect of sex on the probability of survival or on catchability. In most years the males probability of survival had a linear trend over time. Based on the estimates of the POPAN models we can not say it with certainty that the probability of entry was different for the two sexes but we can assume that, based on the males the probability of entry was different on the two sites. According to our estimates the only female biased year was 2008 if we looked at the whole flight period, although the results of the binomial tests corrected for multiple comparisons according to Benjamini and Hochberg, the populations were significantly different from a 1:1 ratio only in 2009 and 2011 at Leány-kút and in 2014 at Hegyesd. In all three years the populations were male biased. During the six investigated years the relationship hypothesized by us between the operational sex ratio and the ratio of females with sphragis could only be seen in 2011 at Leány-kút and in 2014 and 2015 at Hegyesd.

Based on our results the hypothesized relation between the two values may indeed exist, although we can not say it without doubt until further investigation as we do not yet have a statistically acceptable way for estimating the values of the OSR. For further investigations in the future we may use the morphological data we have collected to estimate the relative quality of the males. To investigate the changes in the fitness gained by males from the utilization of a sphragis we could find non-invasive ways to isolate DNA from the

individuals, to estimate the number of off-springs in the later generations. There were years in which a significant ratio of the marked females have lost their sphragis. Further investigation of this and its possible relation to meteorological data together with catchability should be done in the future.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet nyilvánítani elsősorban témavezetőimnek, dr. Kis Jánosnak és dr. Kőrösi Ádámnak a szakdolgozati témám vezetéséért és szakmai segítségükért. A kutatócsoport további tagjai, Szigeti Viktor, Vajna Flóra és Sáfrán Nikolett rengeteg adatot gyűjtöttek, amiben rajtuk kívül még Kövér Szilvia, Vili Nóra, Kovács Szilvia, Kemencei Zita és számos zoológus és biológus diák is részt vett. Köszönöm az Állatorvostudományi Egyetem Biológiai Intézetének is, hogy lehetővé tette számomra a szakdolgozást az Ökológiai Tanszéken. Továbbá köszönettel tartozom Danka Csillának is akinek az adatok egy részének számítógépre viteléért. Köszönöm ezentúl szeretteimnek is a támogatásukat. Egyes ingyenesen használható szoftverek, az R, Rstudio, LibreOffice és a RMark használatáért is köszönettel tartozom azok készítőinek.

Irodalomjegyzék

- Adamski, P. (2004). Sex ratio of apollo butterfly *Parnassius apollo* (Lepidoptera: Papilionidae)-facts and artifacts.*European Journal of Entomology*,101, 341-344.
- Auckland, J. N., Debinski, D. M., & Clark, W. R. (2004). Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*.*Ecological Entomology*,29(2), 139-149.
- Barta, Z., Houston, A. I., McNamara, J. M., & Székely, T. (2002). Sexual conflict about parental care: the role of reserves.*The American Naturalist*,159(6), 687-705.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological)*, 289-300.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003).*Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict.*Trends in Ecology & Evolution*,18(1), 41-47.
- Cormont, A., Malinowska, A. H., Kostenko, O., Radchuk, V., Hemerik, L., WallisDeVries, M. F., & Verboom, J. (2011). Effect of local weather on butterfly flight behaviour, movement, and colonization: significance for dispersal under climate change.*Biodiversity and Conservation*, 20(3), 483-503.
- Gratton, P., Konopiński, M. K., & Sbordoni, V. (2008). Pleistocene evolutionary history of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): genetic signatures of climate cycles and a 'time-dependent' mitochondrial substitution rate.*Molecular Ecology*,17(19), 4248-4262.
- Hamm, C. A., Aggarwal, D., & Landis, D. A. (2010). Evaluating the impact of non-lethal DNA sampling on two butterflies, *Vanessa cardui* and *Satyrodes eurydice*.*Journal of Insect Conservation*,14(1), 11-18.
- Konvička, M., Vlasanek, P., & Hauck, D. (2006). Absence of forest mantles creates ecological traps for *Parnassius mnemosyne* (Papilionidae).*Nota lepidopterologica*,29(3/4), 145.
- Kvarnemo, Charlotta, and Ingrid Ahnesjo. "The dynamics of operational sex ratios and competition for mates."*Trends in Ecology & Evolution*11.10 (1996): 404-408.
- Laake, J.L. (2013). RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01, 25p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., 7600 Sand Point Way NE, Seattle WA 98115.
- Liivamägi, A., Kuusemets, V., Luig, J., & Kask, K. (2013). Changes in the distribution of Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in Estonia. *Distribution and habitat preferences of the clouded apollo butterfly (Parnassius mnemosyne (L.)) in Estonia*,24(3), 48.
- Lukacs, P., Cooch, E., & White, G. (2009). Program MARK: a gentle introduction.
- Meglécz, E., Nève, G., Pecsénye, K., & Varga, Z. (1999). Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (L.)(Lepidoptera) populations in north-east Hungary: implications for conservation.*Biological Conservation*,89(3), 251-259.
- Orr, A. G. (1995). The evolution of the sphragis in the Papilionidae and other butterflies.*Swallowtail Butterflies: Their ecology and evolutionary biology*, 155-164.

- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0
- Ronkay, L., 1997. Nemzeti biodiverzitás monitorizáló rendszer VII. Lepkék, Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum, 21-21.
- Rowe, L., Arnqvist, G., Sih, A., & Krupa, J. J. (1994). Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8), 289-293.
- Schwarz, C. J., & Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 860-873.
- Vlasanek, P., Hauck, D., & Konvička, M. (2009). Adult sex ratio in the Parnassius mnemosyne butterfly: effects of survival, migration, and weather. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 55(3), 233-252.
- Vlasanek, P., & Konvička, M. (2009). Sphragis in Parnassius mnemosyne (Lepidoptera: Papilionidae): male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight. *Biologia*, 64(6), 1206-1211pp.
- Watanabe, M. (2016). Sperm Competition in Butterflies. *Ecological research*.
- Weiss, J.C., 1999. The mnemosyne Group. In *The Parnassiinae of the World* Canterbury, U.K.: Hillside Books, 177.
- Wiklund C (2003) Sexual selection and the evolution of butterfly mating systems. In: Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR (eds) *Butterflies – Ecology and Evolution taking flight*. University of Chicago Press
- Zahavi, A., & Zahavi, A. (1999). *The handicap principle: A missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.

Függelék

Év és helyszín	Jelölt hím	Jelölt nőstény	Becsült hím	Becsült Nőstény	Mintavételi időszak	Mintavételi alkalmak száma
Leány-kút, 2008	67	63	76,69	94,23	05.10-05.28	19
Leány-kút, 2009	96	52	123,27	61,98	04.30-05.19	19
Leány-kút, 2010	61	50	68,14	66,04	05.07-06.07	25
Leány-kút, 2011	64	36	75,92	40,69	05.02-05.30	27
Leány-kút, 2012	57	30	69,83	37,81	04.30-05.21	19
Leány-kút, 2013	33	26	35,02	30,27	05.07-06.09	29
Leány-kút, 2014	21	18	22,14	24,98	04.24-05.24	17
Leány-kút, 2015	27	6	NA	NA	05.12-05.29	6
Hegyesd, 2013	58	50	127,08	67,25	05.10-06.01	15
Hegyesd, 2014	128	88	133,21	96,6	04.17-05.26	33
Hegyesd, 2015	97	85	104,85	91,05	04.26-05.30	29

1. Táblázat: A mintavételezés mértéke az egyes mintavételi években és helyszíneken; sárgával kiemelve a dolgozatban kifejtett évek

Hím CJS modellek modellszelekciói

Év és helyszín	model	npar	AICc	DeltaAICc	weight
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~time)	20	674.6183	0.000000	9.445112e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Age)p(~time)	20	680.7272	6.108830	4.453398e-02
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)	20	685.4801	0.000000	9.962056e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Cohort)p(~time)	20	697.8913	12.41122	2.010420e-03
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~time)	27	713.8967	0.000000	9.993277e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~Time)	4	729.7252	15.82856	3.652411e-04
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~time)	27	672.9317	0.000000	9.993872e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Cohort)p(~time)	27	688.0923	15.16055	5.101081e-04
Hegyesd, 2014	Phi(~Age)p(~time)	33	1897.787	0.000000	9.935175e-01
Hegyesd, 2014	Phi(~Time)p(~time)	33	1907.855	10.06750	6.472107e-03
Hegyesd, 2015	Phi(~Time)p(~time)	28	1289.122	0.000000	9.590139e-01
Hegyesd, 2015	Phi(~Age)p(~time)	28	1295.833	6.71140	3.345515e-02

2. Táblázat; Time=monoton időfüggő, time=időfüggő, Age=korfüggő, Cohort=kohorszfüggő, 1=konstans, Phi=túlélési valószínűség, p=befogási valószínűség

Hím POPAN modellek modellszelekciói

Év és helyszín	model	npar	AICc	DeltaAICc	weight
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	24	745.7035	0.000000	9.807250e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	23	754.0952	8.391706	1.476765e-02
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	23	791.3516	0.000000	5.617006e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	24	792.7480	1.396373	2.794386e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)pent(~time)N(~1)	40	793.9149	2.563299	1.559163e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~1)p(~time)pent(~1)N(~1)	22	802.4690	11.117418	2.164653e-03
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	31	806.5796	0.000000	9.986211e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~Time)pent(~Time)N(~1)	7	819.9419	13.36229	1.252613e-03
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	30	791.6940	0.000000	6.786927e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	31	793.2354	1.541393	3.140249e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~time)pent(~time)N(~1)	54	801.2078	9.513779	5.831528e-03
Hegyesd, 2014	Phi(~Time)p(~time)pent(~time)N(~1)	66	2057.133	0.000000	9.360012e-01
Hegyesd, 2014	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	37	2062.542	5.409603	6.260314e-02
Hegyesd, 2015	Phi(~Time)p(~time)pent(~time)N(~1)	56	1416.871	0.000000	9.947526e-01
Hegyesd, 2015	Phi(~1)p(~time)pent(~time)N(~1)	55	1427.777	10.90581	4.261363e-03

3. Táblázat; Time=monoton időfüggő, time=időfüggő, 1=konstans, Phi=túlélési valószínűség, p=befogási valószínűség, pent=belépési valószínűség

Nőstény CJS modellek modellszelekciói

Év és helyszín	model	npar	AICc	DeltaAICc	weight
Leány-kút, 2008	Phi(~1)p(~time)	18	384.4237	0.000000	5.016710e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Age)p(~time)	19	385.7487	1.324998	2.586422e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Cohort)p(~time)	19	385.9510	1.527348	2.337543e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Age)p(~1)	3	397.1665	12.742796	8.577406e-04
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)	16	389.9503	0.000000	4.523304e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~1)p(~time)	15	390.9606	1.010252	2.729495e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Age)p(~time)	16	391.9251	1.974790	1.685138e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Cohort)p(~time)	16	393.0452	3.094860	9.625326e-02
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~1)	3	400.2851	10.334736	2.578080e-03
Leány-kút, 2010	Phi(~Cohort)p(~Age)	4	488.6052	0.000000	9.988162e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Cohort)p(~1)	3	503.8691	15.26391	4.841388e-04
Leány-kút, 2011	Phi(~Cohort)p(~Age)	4	335.1462	0.000000	8.073633e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Cohort)p(~Cohort)	4	339.9999	4.853770	7.129946e-02
Hegyese, 2014	Phi(~Time)p(~time)	29	1246.116	0.000000	4.850341e-01
Hegyese, 2014	Phi(~Age)p(~time)	29	1246.128	0.012000	4.821327e-01
Hegyese, 2014	Phi(~1)p(~time)	28	1252.080	5.964034	2.458661e-02
Hegyese, 2015	Phi(~Time)p(~time)	29	1087.279	0.000000	8.084974e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Age)p(~time)	29	1091.633	4.354100	9.166379e-02

4. Táblázat; Time=monoton időfüggő, time=időfüggő, Age=korfüggő, Cohort=kohorszfüggő, 1=konstans, Phi=túlélési valószínűség, p=befogási valószínűség

Nőstény POPAN modellek modellszelekciói

Év és helyszín	model	npar	AICc	DeltaAICc	weight
Leány-kút, 2008	Phi(~1)p(~time)pent(~Time)N(~1)	22	468.8792	0.000000	4.515576e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~1)p(~time)pent(~1)N(~1)	21	469.4586	0.5794698	3.379737e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	23	471.5369	2.6577138	1.195633e-01
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	22	472.0915	3.2123600	9.060623e-02
Leány-kút, 2008	Phi(~Time)p(~1)pent(~Time)N(~1)	6	486.5457	17.6664858	6.583920e-05
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	20	454.4225	0.000000	4.367214e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	19	455.2791	0.8565509	2.845816e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~1)p(~time)pent(~Time)N(~1)	19	456.3700	1.9474609	1.649372e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~1)p(~time)pent(~1)N(~1)	18	457.1203	2.6977814	1.133414e-01
Leány-kút, 2009	Phi(~Time)p(~1)pent(~Time)N(~1)	6	470.9028	16.4802745	1.152281e-04
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~1)pent(~1)N(~1)	5	589.1413	0.000000	4.920970e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~Time)pent(~1)N(~1)	6	590.6456	1.504291	2.319520e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~1)pent(~Time)N(~1)	6	591.0253	1.884011	1.918417e-01
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~Time)pent(~Time)N(~1)	7	592.7403	3.598954	8.138565e-02
Leány-kút, 2010	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	30	601.2964	12.155025	1.128810e-03
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~1)pent(~Time)N(~1)	6	396.7072	0.000000	3.766878e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~1)pent(~1)N(~1)	5	396.9865	0.2792808	3.275944e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~Time)pent(~Time)N(~1)	7	398.3497	1.6424413	1.657028e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~Time)p(~Time)pent(~1)N(~1)	6	398.8498	2.1425500	1.290425e-01
Leány-kút, 2011	Phi(~time)p(~1)pent(~Time)N(~1)	22	410.8972	14.1899729	3.123691e-04
Hegyese, 2014	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	33	1367.865	0.000000	9.616575e-01
Hegyese, 2014	Phi(~1)p(~time)pent(~Time)N(~1)	32	1374.514	6.648204	3.462432e-02
Hegyese, 2015	Phi(~Time)p(~time)pent(~time)N(~1)	58	1226.261	0.000000	3.775885e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Time)p(~time)pent(~1)N(~1)	32	1226.880	0.6192465	2.770455e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Time)p(~time)pent(~Time)N(~1)	33	1227.460	1.1987000	2.073597e-01
Hegyese, 2015	Phi(~1)p(~time)pent(~1)N(~1)	31	1229.646	3.3850700	6.949606e-02
Hegyese, 2015	Phi(~1)p(~time)pent(~Time)N(~1)	32	1230.601	4.3396465	4.311978e-02

5. Táblázat; Time=monoton időfüggő, time=időfüggő, 1=konstans, Phi=túlélési valószínűség, p=befogási valószínűség, pent=belépési valószínűség

Közös CJS modellek modellszelekciói

Év és helyszín	model	npar	AICc	DeltaAICc	weight
Hegyese, 2014	Phi(~Sex + Age)p(~time)	35	3120.975	0.0000000	2.917138e-01
Hegyese, 2014	Phi(~Age)p(~time)	34	3121.254	0.2789502	2.537370e-01
Hegyese, 2014	Phi(~Sex * Age)p(~time)	36	3121.829	0.8534797	1.903822e-01
Hegyese, 2014	Phi(~Sex + Age)p(~Sex + time)	36	3123.007	2.0312797	1.056502e-01
Hegyese, 2014	Phi(~Age)p(~Sex + time)	35	3123.334	2.3588000	8.969126e-02
Hegyese, 2014	Phi(~Sex * Age)p(~Sex + time)	37	3123.864	2.8883951	6.882560e-02
Hegyese, 2014	Phi(~Age)p(~Sex * time)	66	3159.743	38.7672020	1.113694e-09
Hegyese, 2015	Phi(~Sex + Time)p(~time)	31	2361.066	0.0000000	4.214141e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Sex + Time)p(~Sex + time)	32	2361.916	0.8499128	2.755198e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Sex * Time)p(~time)	32	2362.865	1.7988128	1.714359e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Sex * Time)p(~Sex + time)	33	2363.730	2.6633595	1.112674e-01
Hegyese, 2015	Phi(~Time)p(~time)	30	2367.903	6.8370073	1.380612e-02

6. Táblázat; *Time*=monoton időfüggő, *time*=időfüggő, *Age*=korfüggő, *Phi*=túlélési valószínűség, *p*=befogási valószínűség