

**Állatorvostudományi Egyetem**  
**Állatorvostudományi Doktori Iskola**

**Nektárnövény kínálat és használat kis Apolló-lepkéknél**  
**(*Parnassius mnemosyne*)**

PhD értekezés

Szigeti Viktor

2018

Témavezetők és témabizottsági tagok:

.....

Dr. Kis János  
Állatorvostudományi Egyetem,  
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék  
témavezető

.....

Dr. Harnos Andrea  
Állatorvostudományi Egyetem,  
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék  
társ-témavezető

Dr. Kőrösi Ádám  
MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport  
témabizottsági tag

Dr. Nagy János  
Szent István Egyetem,  
Növénytani és Ökofiziológiai Intézet  
témabizottsági tag

Készült 8 példányban. Ez a(z) ..... számú példány.

.....

Szigeti Viktor

## Tartalomjegyzék

Összefoglalás.....	5
1 Általános bevezetés.....	7
2 A dolgozat célkitűzései és szerkezete.....	11
3 Beporzó-táplálékforrás mintavétel.....	13
3.1 Bevezetés.....	13
3.2 Gyakran használt mintavételi eljárások áttekintése és kritikája.....	15
3.2.1 Módszerek.....	15
3.2.2 Eredmények.....	17
3.2.3 Diskusszió.....	22
3.3 Két virágkínálat mintavételi módszer összehasonlítása.....	26
3.3.1 Módszerek.....	26
3.3.1.1 Helyszín és időszak.....	26
3.3.1.2 Virágkínálat mintavétel.....	26
3.3.1.3 Növényfajok száma.....	27
3.3.1.4 Virággyakoriság.....	28
3.3.1.5 Időbeli virágkínálat változás.....	29
3.3.2 Eredmények.....	30
3.3.2.1 Növényfajok száma.....	30
3.3.2.2 Virággyakoriság.....	30
3.3.2.3 Időbeli virágkínálat változás.....	31
3.3.3 Diskusszió.....	32
3.3.3.1 Növényfajok száma.....	32
3.3.3.2 Virággyakoriság.....	32
3.3.3.3 Időbeli virágkínálat változás.....	34
3.4 Következtetés és ajánlások.....	35
4 Kis Apolló-lepkék nektárnövény használata.....	39
4.1 Bevezetés.....	39
4.1.1 Lepkék táplálkozása és virágok nektár termelése.....	39
4.1.2 Egyedszintű táplálkozási mintázatok.....	42
4.1.3 Lepkéket veszélyeztető tényezők.....	44
4.2 Módszerek.....	47
4.2.1 A modell faj: kis Apolló-lepke.....	47
4.2.2 Helyszín és időszak.....	50
4.2.3 Kis Apolló-lepke mintavétel.....	50
4.2.4 Virággyakoriság mintavétel.....	51
4.2.5 Nektárnövény tulajdonságok.....	52
4.2.5.1 Keresés adatbázisokban.....	52
4.2.5.2 Nektármennyiség és összetétel.....	52

4.2.6	Források térbeli előfordulása.....	53
4.3	Nektárnövény választás.....	54
4.3.1	Adatelemzés.....	54
4.3.2	Eredmények.....	55
4.3.3	Diszkusszió.....	58
4.4	A viráglátogatás időbeli változásai populációs szinten.....	61
4.4.1	Adatelemzés.....	61
4.4.1.1	Évek-közti korrelációk a virággyakoriságokban és a viráglátogatásokban.....	61
4.4.1.2	Időbeli változás a virágkínálatban és a viráglátogatásban.....	62
4.4.1.3	Összefüggés a viráglátogatás és a virággyakoriság között.....	62
4.4.2	Eredmények.....	63
4.4.2.1	Évek közti korrelációk a virággyakoriságokban és viráglátogatásokban.....	63
4.4.2.2	Időbeli változás a virágkínálatban és a viráglátogatásban.....	63
4.4.2.3	Összefüggés a viráglátogatás és a virággyakoriság között.....	65
4.4.3	Diszkusszió.....	66
4.5	Élettartam alatti táplálékforrás-váltás és egyedek közti különbségek a viráglátogatásban.....	69
4.5.1	Adatelemzés.....	69
4.5.1.1	Egyedszintű viráglátogatási mintázatok.....	69
4.5.1.2	Egyedszintű specializációs indexek.....	70
4.5.2	Eredmények.....	72
4.5.3	Diszkusszió.....	76
4.5.3.1	Időbeliség az egyedszintű viráglátogatásokban.....	76
4.5.3.2	Egyedek közti különbségek a viráglátogatási mintázatokban.....	77
4.6	Élőhelyhasználat a források térbeli előfordulásának függvényében.....	81
4.6.1	Adatelemzés.....	81
4.6.2	Eredmények.....	82
4.6.3	Diszkusszió.....	83
4.7	Konklúzió.....	89
5	Általános következtetések és kitekintés.....	93
6	Új tudományos eredmények.....	98
7	Irodalom.....	99
8	A doktori kutatás eredményeinek közlései.....	118
9	Mellékletek.....	120
10	Saját munka.....	152
11	Summary.....	153
12	Köszönetnyilvánítás.....	155

## Összefoglalás

A növény-beporzó rendszerek fontos szerepet játszanak a legtöbb szárazföldi ökoszisztéma fenntartásában. A beporzók és a hozzájuk kötődő növények közti ökológiai, koevolúciós összefüggések a komplexitásuk miatt sokféle nézőpontból vizsgálhatóak, és rendkívül izgalmas kérdéseket tartogatnak. A természetes beporzó közösségeket meghatározó rengeteg eltérő növényi, állati tulajdonság (például: a virágok mérete és színe, vagy a beporzók szájszerv típusa), és környezeti tényező miatt az itt zajló folyamatok megértéséhez a rendszer különböző szintjeit párhuzamosan, minél jobb módszerekkel szükséges mintavételezni.

A beporzó rovarok a virágokban található forrásokkal táplálkoznak, és ennek során megtermékenyítik a növényeket. A virágokban található nektár mennyisége és minősége időben és térben rendkívül gyorsan változó forrás. Egyes lepkék élettartama és szaporodási sikere nagyban függ az optimális táplálkozási viselkedéstől, így az imágókori nektár fogyasztástól is. A források használatának vizsgálata érdekes és fontos, védett fajok esetén akár természetvédelmi szempontból is, ennek ellenére a lepkék növényfajok közti válogatásáról, a viráglátogatás tér- és időbeli változásairól egyelőre nem sokat tudunk. Ritkák a beporzó rovarok táplálkozási viselkedését több szinten, több szemszögből tárgyaló tanulmányok.

Az értekezés első felében a beporzó-táplálékforrások mintavételezési módszereinek hiányosságaira világítunk rá. Áttekintettük a mérsékelt égövi természetes területeken végzett, rovarbeporzókat vizsgáló publikációkban használt, virágok által termelt táplálékok nagy léptékű becslését célzó módszereket. Kigyűjtöttük a módszereket jellemző változókat. Rávilágítottunk a korábban használt módszerek hiányosságaira. Csereviszonyokat mutattunk ki a mintavételek tér- és időbeliségét jellemző változóiban. Továbbá egy esettanulmány keretében összehasonlítottunk két általunk használt virágkínálatot becsülő módszert egy kis réten végzett terepi mintavétel esetében. Kimutattuk, hogy a növényfajok megtalálása, a virággyakoriság és a virágzás időbeliségének becslése terén a két különböző módszer, valamint két személy egymáshoz képest nagy eltérésekkel becsli az időben és térben heterogén virágkínálatot. A módszertani irodalmi áttekintés és az esettanulmány tanulságai alapján ajánlásokat tettünk a beporzó-táplálékforrások mintavételi módszereivel kapcsolatban a jövőbeli megfelelőbb adatgyűjtés érdekében.

Az értekezés második felében egy imágóként is sokat táplálkozó lepkefaj, a kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Papilionidae)) imágókori forrás használatának tér- és időbeli változásait vizsgáltuk populációs, valamint egyedszinten. A dolgozat célja elsősorban a mintázatok feltárása, az eredményeink terepi megfigyelésekre támaszkodnak, az így gyűjtött adataink, azok jellege miatt, elsősorban leíró

elemzéseket tettek lehetővé. A növényfajok különböző mennyiségű nektárt termelnek, különböző ingerekkel próbálják felhívni magukra a figyelmet, és eltérő a gyakoriságuk a vizsgált területeken. A kis Apolló-lepkék ezek alapján válogatnak a nektárnövények között, néhány fajt látogatnak nagy arányban, sokat „mintavételeznek” és számos továbbit elkerülnek. A növényfajok közti választást a virággyakoriság, a virág színe és típusa magyarázza a vizsgált változók közül, bár az egyes növénytulajdonságok valószínűleg nem függetlenek egymástól, és a válogatást több tényező is befolyásolja egyszerre. A növényfajonkénti viráglátogatások száma nő a virággyakorisággal a leggyakrabban látogatott fajok esetében. A virágzás és ennek következtében a viráglátogatás gyorsan változik a repülési időszak alatt, a fenológiák évek között és növényfajonként is eltérőek kisebb-nagyobb mértékben. Egyedszintű specializációt találtunk az imágókori táplálkozásban. Ennek egy részét az egyedek időbeli megjelenése közti különbségek és a növényfajok virágzásának fenológiájában található eltérések magyarázzák. Az egyedek képesek az élettartamuk alatt váltani a növényfajok között. A kis Apolló-lepkék élőhelyen belüli térhasználatát a virágok és a nyílt-zárt foltok térbelisége magyarázza. A virággyakoriság repülési időszak alatti térbeli változása befolyásolja a lepke élőhelyen belüli előfordulásának időbeli változását. Összességében a kis Apolló-lepkék a nagyarányú szelektivitás mellett, egyedszinten és populációs szinten, a repülési időszak alatt és szezononként is rugalmasan váltottak a nektárnövény-fajok között, valamint követték a vizsgált nektárnövény térbeli változásait. Úgy gondoljuk, hogy a kis Apolló-lepkék szekvenciális specialisták, azaz az egyedek kis időablakban szemlélve egy-egy faj virágaira specializálódnak, míg a teljes életük során, illetve populációs és faj szinten plasztikusan váltanak a forrásaik között, így tágabb tér- és idő-intervallumon generalisták. A táplálkozási stratégiák ilyen szelektivitása és plaszticitása fontos alkalmazkodási képesség olyan környezetben, ahol a források időben és térben gyorsan változnak.

# 1 Általános bevezetés

A növény-beporzó rendszerek fontos szerepet játszanak a legtöbb szárazföldi ökoszisztéma fenntartásában. A beporzó állatok és a virágos növények egy része között szoros koevolúciós kapcsolatok ismertek, közösségeik szerteágazó és bonyolult hálózatokat alkotnak (Ebeling et al. 2008; Wallis De Vries et al. 2012; Burkle et al. 2013). Annak ellenére, hogy az utóbbi időben jelentős mértékben nőtt a pollinációs kérdésekkel foglalkozó tanulmányok száma (Hegland & Totland 2005; Henry et al. 2012), a növények és beporzók közt található összefüggéseket, és a közösségek, fajok, egyedek szintjén zajló folyamatokat még kevésbé ismerjük (Kearns et al. 1998; Goulson 1999; Dicks et al. 2013). Ugyanakkor egyre sürgetőbb e kapcsolatok feltárásával foglalkozni, mivel a természetes élőhelyek feldarabolódása, egymástól való izolációja és pusztulása veszélyezteti az érzékeny közösségeket, köztük az ott élő beporzókat is (Kearns et al. 1998; Debinski & Holt 2000; Van Dyke 2008). A növény-beporzó rendszerekben található fajok közötti erős függőségi viszonyok miatt már kis behatások is egész közösségekben okozhatnak jelentős változásokat. Egyre általánosabban elfogadott az a nézet, hogy a beporzó rovarok fajszáma és egyedszáma világszerte csökken, pollinációs krízist eredményezve, ami a beporzókhöz kötődő növények populációméret és fajgazdagság csökkenéséhez vezet. A jövőben pedig jelentős termés kieséssel járhat a mezőgazdaságban, a Föld lakosságának élelmiszerellátását veszélyeztetve (Potts et al. 2010; de egyes szerzők szerint e folyamat megléte nem bizonyítható annak hosszú távú hatásainak predikciójához még nincs elég ismeretünk Ghazoul 2005).

A növény-beporzó közösségek rendkívüli komplexitásuk miatt sokféle nézőpontból vizsgálhatóak. Sokan foglalkoznak a viráglátogatási viselkedés, a virágok közti válogatás megértésével (pl. Goulson & Darvill 2004); a források elérhetősége és a beporzók diverzitása közti összefüggésekkel (pl. Potts et al. 2004); a táplálékforrás tér-időbeli változásainak a pollinációs-hálózatok szerkezetére gyakorolt hatásával (pl. Bosch et al. 2009). Számos vizsgálatban foglalkoznak az emberi hatásokkal (pl. a klímaváltozás okozta változásokkal; Benadi et al. 2014; Petanidou et al. 2014). További tanulmányok vizsgálják a virágok és beporzóik közti koevolúciós folyamatokat, azt, hogy hogyan evolválódnak az egyik csoport tulajdonságai a másik tulajdonságainak függvényében (Alexandersson & Johnson 2002; Bauder et al. 2011), valamint azt, hogy az emberi léptékkel vizsgálható középtávú kompozíciós változások milyen evolúciós hatásokkal járnak (pl. Miller-Struttmann et al. 2015). Találunk virágkínálatot, vagy épp beporzó viselkedést mintavételező, elemző módszereket fejlesztő vizsgálatokat is (pl. Frankl et al. 2005; Dupont et al. 2010; King et al. 2013). A növény-beporzó rendszerekkel foglalkozó vizsgálatok intenzív terepi és laboratóriumi, megfigyeléses és kísérletes, valamint elméleti munkát is igényelnek (Goulson

& Darvill 2004; Blackiston et al. 2011).

A beporzók a virágok által termelt nektárral, pollennel és olajokkal táplálkoznak, egyúttal megtermékenyítik a növényeket (Goulson 1999; Alexandersson & Johnson 2002; Filella et al. 2013). A virágok nyújtotta táplálékforrások tér- és időbeli eloszlása nagymértékben aggregált, és gyorsan változik (pl. virágzási csúcsok, virágfoltok; Elzinga et al. 2007; Hatfield & Lebuhn 2007; Kubo et al. 2008; Fründ et al. 2011; Bagella et al. 2013). A különböző növényfajok virágai által termelt táplálék mennyisége, minősége, előállítás sebessége igen változatos, és erősen függ a virág korától, a napszaktól, az időjárástól, és a viráglátogatók fogyasztási arányától is (Baker & Baker 1983; Nicolson et al. 2007; Farkas et al. 2012). A beporzók egyedszáma, diverzitása és viráglátogatási frekvenciája függ a növényfajok számától, a virágok mennyiségétől és sűrűségétől, a virágokban található táplálék mennyiségétől és minőségétől (Kunin 1997; Goulson 1999; Kitahara et al. 2008; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Potts et al. (2004) és Dennis (2010) szerint a növények által nyújtott táplálék lehet az egyik legerősebb hatás a beporzó rovar közösségek tér- és időbeli struktúrájára. A rovarporozta növényfajoknál a virágzás hossza, a magprodukción és a populációdinamikai folyamatok (pl. egyedszám változás évek között) nagy mértékben függenek attól, hogy történik-e megporzás (Kunin 1997; Mahoro 2002; Elzinga et al. 2007; Nicolson et al. 2007). A növények számos tulajdonságukkal (pl. szín, illat, morfológia) hirdetik a kínált táplálékot (Goulson 1999; Ômura & Honda 2005; Filella et al. 2013). A termelt nektár mennyisége nagyon változatos lehet, a beporzó rovar becsapó, nektárt nem termelő növényektől (Gilbert et al. 1991) akár a néhány millilitert termelő, denevérek által látogatott növényekig (Nicolson et al. 2007; Willmer 2011; Hicks et al. 2016). A különböző növénytulajdonságok között összefüggéseket találhatunk, például a mélyebb pártájú és/vagy piros virágok több nektárt termelnek, mint az egyéb virágtípusú és színű fajok (Galletto & Bernardello 2004; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2004; Neumayer & Spaethe 2007).

Mivel a táplálkozás jelentős hatással van a túlélésre és a szaporodási sikerre, kulcsszerepet játszik az állatok életében (Stephens et al. 2007). Az állatok, köztük a beporzó rovarok is válogatnak a kínálatból táplálékszükségleteik optimális kielégítésének érdekében (Goulson 1999; Stephens et al. 2007; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Válogatni csak akkor lehet, ha többféle forrás is rendelkezésre áll. A beporzó rovaroknak a növény-beporzó közösségekben található jelentős faj- és funkcionális diverzitás (valamint a jelentős versengés) miatt számos növényi tulajdonsághoz kell igazítaniuk táplálkozási viselkedésüket (Goulson 1999; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Dennis 2010; Filella et al. 2013). Sok viráglátogató előnyben részesít egyes forrásokat másokhoz képest, és bizonyos virágokból származó jelzéseket jobban érzékeli (Ômura & Honda 2005; Pohl et al. 2011; Filella et al. 2013). A táplálkozási szokások különbözhetnek fajok, populációk, generációk, ivarok és



egyedek között, valamint változhatnak életkorral és fejlődési stádiummal (Goulson 1999; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Muller et al. 2010; Thomas & Schultz 2016). A források elérhetőségének tér- és időbeli fluktuációja megszabhatja, hogy aktuálisan miből lehet válogatni (Kubo et al. 2008; Basille et al. 2013; Nilsson et al. 2013; Fodrie et al. 2015). A jelentős mértékű fluktuáció veszélyeztetheti egyes fajok hosszútávú fennmaradását, mert a gyakori táplálékhiányos időszakok lokális kihalásokhoz vezethetnek, pl. az Allee-hatás miatt (Stephens & Sutherland 1999; Basille et al. 2013). A források időbeli változásának még az egymástól függő fajok szinkronizálódása, valamint a fogyasztók válogatási képességének ellenére is jelentős lehet a hatása.

A növények és beporzók közti komplex kapcsolatok megértéséhez egyszerre a lehető legtöbb tényezőt figyelembe kellene venni, mind a növény, mind a beporzó szempontjából (Goulson 1999; Blüthgen & Klein 2011). Ennek ellenére a pollinációs vizsgálatok gyakran csak néhány tényezőt vesznek figyelembe. A legtöbb esetben a növény irányából közelítenek, ritkábban a viráglátogató szemszögéből (Wardhaugh 2015). A viráglátogatók táplálkozását vizsgáló tanulmányok sokszor nem megfelelő minőségű terepi adatokra támaszkodnak, például sok esetben nem mintavételezik a virágkínálatot, vagy túl ritkán mintavételezik a táplálkozást a források elérhetőségének tér- és időbeli változásaihoz képest (Goulson 1999; Baz 2002; Bąkowski & Boroń 2005; Ezzeddine & Matter 2008; Kubo et al. 2008; Pratt & Wiesenborn 2009; Bąkowski et al. 2010; Hantson & Baz 2011; Olesen et al. 2011; Bagella et al. 2013; Dicks et al. 2013; Szigeti et al. 2016b; lásd: 3.2. fejezet), noha van néhány példa jól átgondolt részletes vizsgálatra is (Carreck & Williams 2002; Raine & Chittka 2007; Dalmazzo & Vossler 2015).

A viráglátogatók táplálkozása különböző tér- és időbeli skálákon, valamint szerveződési szinteken vizsgálható. Ezek megválasztása szerint változhat, hogy mely szinteken található összefüggésekre és milyen kérdésre kaphatunk választ. A térbeli felbontás változhat a néhány centiméteres kiterjedéstől (egyedi virágok és abból kiszívható nektár mennyisége és ennek megszerzésébe fektetett energia), az adott viráglátogató maximális mozgáskörzetén át (élőhely), a tájléptékig (közösségek térbeli előfordulása). Az időbeli skálák terjedhetnek az egyes táplálkozási alkalmak mintavételétől a populáció teljes repülési időszakán át a sok éves hosszú távú vizsgálatokig, melyekbe akár az evolúciós változások tanulmányozása is beleértendő. A szerveződési szint a génektől az egyedeken át a populációkon és a populációk által kialakított közösségeken keresztül a teljes bioszféráig tart. Számos megfigyeléses terepi vizsgálat nagy léptékben, alacsony felbontással vizsgálja a pollinációs hálózatokat (pl. nagy mozgáskörzettel rendelkező fajokat vizsgál és a forrásokat légi-felvételek alapján becsli; Hines & Hendrix 2005; Cusser & Goodell 2013, de lásd pl. Tur et al. 2014). Míg van, ahol nagy felbontással, de kis léptéken, többségében kísérletesen

vizsgálják a növény-beporzó kapcsolatokat (Heinrich 1979; Chittka et al. 1997; Goulson & Wright 1998; Makino & Sakai 2004; Grüter et al. 2011). Noha számos hipotézis létezik, ami jól magyarázza a táplálkozás és források közti összefüggéseket (Pyke et al. 1977; Wilson 1998; Goulson 1999; Stephens et al. 2007), ritkák a hosszútávú, részletes megfigyeléses adatsorok, amelyek természetes körülmények között követnék a beporzók teljes élettartam alatti viselkedését (pl. Heinrich 1979; Dukas 2008), és/vagy vizsgálnák az egyedek forráshasználatára közti különbségeket meghatározó környezeti tényezőket (pl. Tremmel & Müller 2013; Kralj-Fišer & Schuett 2014). A növény-beporzó rendszerekben zajló folyamatok megértéséhez megbízható mintavételi módszerekkel gyűjtött, jó minőségű, részletes, terepi adatokra van szükség (Burkle et al. 2013), mert csak a megfelelő precizitással gyűjtött adatok elemzésével érthetőek meg az itt zajló alapvető ökológiai folyamatok, de ezek az ismeretek szükségesek a kísérletes vizsgálatok és a konzervációs tervek megalapozásához is (Goulson 1999; Blüthgen & Klein 2011; Devoto et al. 2013; Dicks et al. 2013).

A rovarok (Insecta) osztályában találjuk a legtöbb beporzó fajt (Wardhaugh 2015). A beporzó rovarok evolúciójuk során különleges anatómiai, élettani és viselkedéssel kapcsolatos változásokkal alkalmazkodtak a virágokból történő táplálkozáshoz, melyek jelentős részének funkcióját alig ismerjük (Goulson 1999; Krenn et al. 2005; Willmer 2011). Ugyancsak kevés ismerettel rendelkezünk a legtöbb beporzó rovar táplálkozási stratégiájáról, valamint ökológiai igényéről (Goulson 1999; Tudor et al. 2004; Ezzeddine & Matter 2008; Pohl et al. 2011; New 2012).

Talán a legfontosabb és legtöbbet vizsgált beporzók a méhek, elsősorban mezőgazdasági szerepük miatt, így viszonylag sok ismerettel rendelkezünk a táplálkozási viselkedésükről (Abrol 2011; Dicks et al. 2013; Wardhaugh 2015). A méheknél jóval kevesebb figyelmet fordítanak más csoportok, például a legyek (Diptera), bogarak (Coleoptera) és lepkék (Lepidoptera) táplálkozási viselkedésére, annak ellenére, hogy mind fontos részei a növény-beporzó közösségeknek (Wardhaugh 2015). Egyes lepkefajok talán a legkönnyebben megfigyelhető beporzók. Esetükben a hernyók herbivór táplálkozásának és az imágók nektár fogyasztásának eltérő forrásai biztosítják a megfelelő mennyiségű és minőségű táplálékot. Mindkét állapot egyaránt hatással lehet az élethosszra és a szaporodási sikerükre (May 1992; O'Brien et al. 2004; Boggs & Freeman 2005; Mevi-Schütz & Erhardt 2005; Cahenzli & Erhardt 2013; Lebeau et al. 2016). Jó minőségű adatok gyűjthetők róluk, mivel egyedileg jelölhetőek és pödörnyelvük működése az egyes virágokon megfigyelhető, így jó modell-állatok lehetnek (Lewis 1989; Blackiston et al. 2011; Wardhaugh 2015; Thomas & Schultz 2016).

## 2 A dolgozat célkitűzései és szerkezete

Jelen értekezésben arra a kérdésre keresem a választ, hogy a viráglátogató rovarok hogyan hasznosítják táplálékforrásaikat. Ehhez a dolgozat első részében (3. fejezet) áttekintem, hogy korábbi vizsgálatokban milyen módszereket használtak a beporzó rovarok táplálékforrásainak becslésére és bemutatok egy saját mintavételezési esettanulmányt. A dolgozat második részében (4. fejezet) a kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne*, Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Papilionidae) nektárnövényeken való táplálkozásának tér- és időbeli változásával kapcsolatos vizsgálatainkat mutatom be. A fejezeteket azok alapjául szolgáló kéziratokat követve egyedileg tagoltam a jobb érthetőség és átláthatóság kedvéért. Az alfejezetekben a célkitűzéseket tovább részletezem, alább csak a főbb kérdéseket vázoló fel.

A rendkívül komplex növény-beporzó rendszerek megismeréséhez pontos terepi adatokkal alátámasztott eredményekre, a résztvevő organizmusok (növények és állatok) mintavételezéséhez minél precízebb módszerekre van szükség. Ennek ellenére az alkalmazott mintavételi módszerek és kivitelezésük gyakran nem elég korrektek. Többek között nincs a beporzó rovarok táplálékforrásainak becslésére általánosan elfogadott, kiforrott módszer. Ezért az értekezés első részében (3. *Beporzó-táplálékforrás mintavétel*) a kérdésem az, hogy milyen módszerekkel lehet jól becsülni a táplálékkínálatot. A 3. fejezetben két vizsgálatot mutatok be. A 3.2. alfejezetben a gyakran használt mintavételi eljárásokat tekintem át, amelyben a korábbi pollinációs vizsgálatok mintavételeinek tér- és időbeliségét jellemző változókat gyűjtöttem ki, valamint a köztük található csereviszonyokat („trade-off”) elemeztem. A 3. fejezet 3.3. alfejezetében két beporzó-táplálékforrást (virágkínálatot) mintavételező módszert hasonlítok össze, azért, hogy bemutassam a virágkínálat mintavételezése során felmerülő nehézségeket.

A 3. *Beporzó-táplálékforrás mintavétel* c. fejezet tagolása a könnyebb érthetőség kedvéért a következő: a 3.1. *Bevezetés*, valamint a 3.4. *Következtetés és ajánlások* rész közös, míg a módszereket (3.2.1. és 3.3.1.), az eredményeket (3.2.2. és 3.3.2.), valamint a diszkussziót (3.2.3. és 3.3.3.) a két vizsgálatnál külön-külön, egymás után tárgyalom.

A disszertáció második részében (4. fejezet) a rovarporozta növények és viráglátogatóik közti interakciókra és azok tér- és időbeli változásaira fókuszálok. Célom a virággyakoróság viráglátogatásra gyakorolt hatásának vizsgálata. A modellfaj a kis Apolló-lepke, mely imágóinak táplálkozási viselkedése jól mintavételezhető terepi körülmények között, így a viráglátogató rovarok táplálkozási mintázatainak feltárásában megfelelő modell. E lepkék jelentős időt töltenek viráglátogatással, könnyű őket megfigyelni táplálkozás közben, jól lehet monitorozni jelölés-visszalátás módszerrel, és kis területű zárt élőhelyein részletes egyedszintű táplálkozási viselkedésadat gyűjthető róluk. Ennek ellenére kevés

korábbi vizsgálat érhető el a nektárnövény használatukról. A 4. *Kis Apolló-lepkék nektárnövény használata* c. fejezetben a kis Apolló-lepke viráglátogatási mintázatairól szóló vizsgálatainkat mutatom be. A fő kérdésem, hogy a kis-Apolló-lepkék viráglátogatását milyen tényezők befolyásolják, és ezek hogyan változnak időben és térben, valamint populációs és egyedi szinten. Célom volt felmérni, hogy a kis Apolló-lepkék vizsgált élőhelyén milyen rovarporozta növényfajok érhetőek el, a lepke mely fajokat látogatja, és mely növénytulajdonságok meghatározóak a nektárnövény választásban (4.3. *Nektárnövény választás*). Vizsgáltam, hogy (i) évről-évre mennyire hasonló a virágkínálat és mennyire hasonló a nektárnövény látogatás; (ii) a repülési időszakon belül és az évek között hogyan változnak a virágzás-fenológiák és a viráglátogatási dinamikák; (iii) a viráglátogatások hogyan függenek a virággyakoriságtól, és ezek az összefüggések változnak-e évek között és különbözőek-e növényfajok között (4.4. *A viráglátogatás időbeli változásai populációs szinten*). Kérdésem továbbá, hogy időben hogyan változik az egyedek viráglátogatási mintázata, és az egyedek viráglátogatási mintázatai különböznek-e egymástól (4.5. *Élettartam alatti táplálékforrás-váltás és egyedek közti különbségek a viráglátogatásban*). Célom volt megismerni, hogy a kis Apolló-lepke imágók élőhelyen belüli térbeli előfordulását hogyan befolyásolja forrásainak térbeli elhelyezkedése (a vizsgált források: nyílt területek aránya, mint napozó helyek; nektárnövény gyakoriság, mint imágókori táplálék; lárvális tápnövény, mint a nőstények tojásrakó helyei; mindezek lepke gyakoriságokra való pozitív hatását vártam; 4.6. *Élőhelyhasználat a források térbeli előfordulásának függvényében*).

A kis Apolló-lepkékkel folytatott vizsgálatok bemutatását a jobb érthetőség kedvéért szintén egyedileg szakaszoltam. Egy a lepkék imágókori táplálkozásáról szóló 4.1. *Bevezetéssel* kezdem, majd az összes bemutatott vizsgálathoz tartozó 4.2. *Módszerek* részt (4.2.1. *A modell faj: kis Apolló-lepke*; és a különböző terepi mintavételeket bemutató részeket: 4.2.2.–4.2.6.) egybefüggően tárgyalom. Mivel a vizsgálati kérdések és az elemzések a négy alfejezetben bemutatott vizsgálatban eltérnek, ezért a módszerek adatalemzési részeit (4.3.1., 4.4.1., 4.5.1., 4.6.1.), valamint az eredményeket (4.3.2., 4.4.2., 4.5.2., 4.6.2.), és az ehhez szorosan kapcsolódó következtetéseket (4.3.3., 4.4.3., 4.5.3., 4.6.3.) külön-külön tárgyalom. A kis Apolló-lepke nektárnövény használatának eredményeit és következtetéseit egybefüggően a 4.7. *Konklúzió* részben foglalom össze. A teljes értekezést végül egy a két kérdéskört összefűző és értékelő 5. *Általános következtetések és kitekintés* fejezet zárja.

### 3 Beporzó-táplálékforrás mintavétel

#### 3.1 Bevezetés

Annak ellenére, hogy napjainkban, jelentősen nő a pollinációs kérdésekkel foglalkozó tanulmányok száma (Hegland & Totland 2005; Henry et al. 2012), nem értünk még minden folyamatot mely a növény-beporzó rendszereket alakítja. Ezek megismeréséhez pontos, jól ismételtető és összevethető terepi módszerekre van szükség. Dennis (2010) és Dicks et al. (2013) szerint ennek egyik kulcsa lenne a táplálékforrások megfelelő mintavételezése, de ehhez még nincsenek általánosan elfogadott módszerek, az alkalmazott technikákban pedig számos probléma és hiányosság található (Tepedino & Stanton 1981; Tepedino & Stanton 1982; Zimmerman & Pleasants 1982; Frankl et al. 2005).

A botanikusok és a zoológusok más szempontból vizsgálják a beporzókat és a virágzó növényeket, valamint sokféle és nagyon különböző módszert használnak a virágok által kínált táplálék mintavételezésére (Goulson 1999; Bosch et al. 2009). A virágok és az azokban található táplálék becslésére a botanikai mintavételi eljárások nem alkalmazhatóak változtatások nélkül, mivel a célunk nem a növényfajok, hanem azok beporzók számára értékes termékeinek (pollen és nektár) mennyiségi, gyakorisági, és összetételbeli becslése. Ezért új módszereket kell kitalálni, és/vagy átalakítani a botanikai mintavételezések során használtakat. Számos tanulmány foglalkozik a vegetáció-mintavételezés protokolljának kidolgozásával (például különböző módszereket vetnek össze: Walker 1970; Everson & Clarke 1987; Vittoz & Guisan 2007; Symstad et al. 2008), de csak kevés vizsgálat foglalkozik azzal, hogy ajánlásokat tegyen a beporzók táplálékkinálatának becslésére (Frankl et al. 2005; Hegland et al. 2010; Hicks et al. 2016), pedig e módszertani hiányosságokra már az 1980-as évek elején felhívták a figyelmet (Tepedino & Stanton 1981; Zimmerman & Pleasants 1982; Tepedino & Stanton 1982).

Egyes pollinációs vizsgálatokban teljesen mellőzik a táplálékforrások mintavételét, és annak hiányában vannak le következtetéseket (Tudor et al. 2004; Bąkowski & Boroń 2005). Máshol csak felületesen mintavételezik a forrásokat, például csak a növényfajszámot használva (Kitahara et al. 2008), vagy közvetett változókat használnak, mint például a pollen mennyisége a mézben, vagy a viráglátogatókon (Hinners & Hjelmroos-Koski 2009; Aronne et al. 2012). Találunk számos jó minőségű vizsgálatot is, melyek a feltett kérdéseknek megfelelő részletességgel becslik a viráglátogatók táplálékforrásainak mennyiségét (Potts et al. 2004; Goulson & Darvill 2004). A legtöbb esetben a beporzók számára fellelhető táplálékkinálat felmérése során nem alkalmazzák az általános vegetáció-mintavételezési protokollokat (lásd pl. Elzinga et al. 1998; Gibson 2002; Bonham 2013).

Úgy gondoljuk, hogy három fontos szempontot kell figyelembe venni a beporzók táplálékforrásainak felmérésekor. Elsősorban a *központi kérdést* kell kiválasztani: például (a)

egy növényfajt és annak összes beporzóját (Thompson 2001), vagy (b) egy beporzó faj összes virágforrását (Rusterholz & Erhardt 2000), vagy pedig (c) egy teljes pollinációs hálózatot vizsgálunk-e (Junker et al. 2013). Másodsorban, a *tér- és időbeli léptéket* a vizsgálati kérdéshez és vizsgált objektumokhoz kell igazítani, például a vizsgált beporzók táplálkozás során bejárt területéhez (mozgáskörzetéhez) kell igazítani a térbeli pontosságot, életciklusához pedig a módszer időbeli pontosságát és felbontását (Osborne et al. 2008; Dennis 2010). Mivel a források tér-időbeli előfordulása jelentős éven belüli és évek közti változatosságot mutat (Alarcón et al. 2008; Kubo et al. 2008; Dennis 2010), így a változások sebességének megfelelő gyakorisággal érdemes mintavételezni, lehetőleg hosszútávú vizsgálatok során, úgy, hogy közben a térbeli léptéket is jól válasszuk meg az egyedi virágok vizsgálatától, a virágfoltokon keresztül a táji léptékig (Hatfield & Lebuhn 2007; Westphal et al. 2008). Harmadsorban, megfelelően kell definiálni és mintavételezni a *leszámlált változót* (azt a mérni kívánt egységet, ami jól becsli a virágokból elérhető táplálékmenyiségét). Ennek meghatározása során figyelembe kellene venni a viráglátogatók érzékelését és a növények testfelépítését (Kearns & Inouye 1993; Menzel 2001). A növények igen különböző felépítéssel, virágzat- és virágszerkezettel rendelkeznek, és a beporzóknak is változatos a morfológiájuk, ami meghatározza táplálkozási stratégiájukat és a beporzás valószínűségét. A különböző növényfajok virágai sokféle jelet bocsátanak ki, így máshogy érzékelhetőek a különféle taxonokba tartozó beporzók számára, mivel azok érzékszervei eltérőek (Dauber et al. 2010; Dennis 2010; Clarke et al. 2013). A *leszámlált változó* lehet a nektár-, vagy pollenmenyiség, virágok, virágzatok, virágzó tövek száma, vagy akár az adott növényfajok foltjainak száma vagy borítási aránya. Ennek megválasztása mindenképp függ attól, hogy milyen beporzót és nektárforrásokat vizsgálunk, és milyen élőhelyen dolgozunk.

A fentiek rávilágítanak arra, hogy nem lehet minden kérdés és vizsgálati rendszer esetén egyetlen általános módszert alkalmazni. Ilyen komplex rendszerek vizsgálatához különböző módszerekre lehet szükség (akár egyszerre többre is). A botanikai és zoológiai szempontokat és módszereket érdemes összevetni, és egymás felé közelíteni. A beporzó-táplálékkínálat terepi mintavételi módszereket pedig tovább kell finomítani, optimalizálni, hogy hatékony eszközeink legyenek a növény–beporzó kapcsolatok megértéséhez.

## 3.2 Gyakran használt mintavételi eljárások áttekintése és kritikája

Szigeti et al. (2016b) alapján

Jelen alfejezetben áttekintjük a korábbi pollinációs vizsgálatokban a rovar-beporzók táplálékforrásainak felmérésére használt virágkínálat-mintavételi módszereket, valamint azt, hogy ezekben a vizsgálatokban mennyire volt térben és időben reprezentatív a vegetáció mintavételezése. Olyan tanulmányokat vizsgáltunk, melyek a virágkínálat (virágok által termelt táplálék mennyisége) és a beporzók gyakorisága vagy diverzitása, és/vagy a virágkínálat és a virágpreferencia, vagy a táplálkozási viselkedés között kerestek kapcsolatokat. Kigyűjtöttük az áttekintett publikációkból a módszertant legjobban jellemző változókat és bemutatjuk ezek leíró statisztikáit. Vizsgáltuk, hogy javult-e az idők során a mintavételezés részletessége, valamint a mintavételt jellemző változók között vannak-e csereviszonyok.

### 3.2.1 Módszerek

A vizsgálati kérdéseinknek megfelelő publikációkat az alábbi kulcsszavakkal kerestük: (i) „bee” (méh), „bee fly” (pöszörlégy), „bumblebee” (poszméh), „butterfly” (nappali lepke), „hoverfly” (zengőlégy), „moth” (éjjeli lepke), „pollinator” (beporzó), „visitor” (látogató), „wasp” (darázs); (ii) „diversity” (diverzitás), „foraging” (táplálékkeresés), „feeding” (táplálkozás), „network” (hálózat), „preference” (preferencia); (iii) „floral” (virágos), „flower” (virág), „nectar” (nektár), „pollen” (pollen) és (iv) „availability” (elérhetőség), „resources” (forrás). A csoportok között „and” (és), a kulcsszavak között, a csoportokon belül „or” (vagy) logikai operátort használtunk. A kulcsszavaknál nem használtunk helyettesítő karaktereket. Ezzel a kereséssel azokat a publikációkat gyűjtöttük ki, melyek mind a négy csoportból legalább egy kulcsszót tartalmaztak a címben és az absztraktban. Az *ISI Web of Science* ([www.webofknowledge.com](http://www.webofknowledge.com)) és a *Scopus* ([www.scopus.com](http://www.scopus.com)) adatbázisokat használtuk, 2015-11-08 állapotig elérve; *ISI Web of Science* 1975-től, *Scopus* 1960-tól. A több mint 1500 tanulmányból azokat a terepi vizsgálatokat válogattuk ki, melyekben a beporzók táplálékának gyakoriságát mintavételezték. Rovar-beporzókra fókuszáltunk, és csak a mérsékelt égövi területeken folytatott tanulmányokat használtuk. Kizártuk azokat a vizsgálatokat, ahol csak egy vagy kevés növényfajra fókuszáltak, vagy többségében bokrok, fák mintavételezése folyt, mert ezek mintavételezése más módszereket igényelhet (a vizsgált tanulmányok hivatkozás listáját lásd a Mellékletek: 129. oldalától).

Az áttekintéshez kiválogatott tanulmányokból kigyűjtöttük (i) a vizsgálatok céljait, (ii) a mintavételi egység típusát, (iii) a *leszámlált változó* típusát, valamint azt, hogy (iv) becsülték-e a nektár és/vagy pollen mennyiségét. A mintavételi egységek közül a kvadrátra, tág értelemben, mint egy többé-kevésbé szabályos alakú mintavételi területre Gibson

(2002) szerint hivatkoztunk. A későbbiekben tágabb értelemben kvadrátként hivatkozunk a mintavételi egységre, ha a szerzők „square” (négyzet), „circle” (kör), „plot” (parcella) vagy „quadrat” (kvadrát) elnevezést használtak, így „kvadrát” alatt nem csak a négyzetet értjük, lehetett kör, vagy téglalap is, pl. a „plot” kifejezés használata esetén nem minden esetben egyértelmű annak pontos alakja. Transzektként definiáltuk a hosszú mintavételi egységeket, amennyiben „transect” elnevezést használták a szerzők, ez lehetett sáv-, vagy vonal-transzekt. A *leszámlált változót* (i) becsülhették durva skálán, továbbiakban: *kategóriás becslés* (ilyenek soroltuk be, ha kategóriás rang-skálát használtak, vagy zöld növény-, vagy virág-borítást becsültek, minden esetben, amikor a virágzó töveket, vagy virágzatokat nem számolták meg, hanem ennél durvább skálán becsülték); vagy (ii) végezhettek *direkt számlálást*. A tanulmányokból kigyűjtöttük még a következő számszerűsíthető adatokat: a vizsgált területek száma, mérete [ $m^2$ ]; a mintavételi egységek átlagos száma területenként és mintavételi alkalmanként; a mintavételi egységek területe [ $m^2$ ], hosszúsága [ $m$ ], szélessége [ $m$ ], illetve sugara [ $m$ ]; a mintavételi időköz napokban; a vizsgálat hossza években; és a vizsgált beporzók száma (a publikációnkénti adatokat lásd: Mellékletek: 1. táblázat). Átlagokat számoltunk akkor, ha egynél több adatot találtunk egy vizsgálatban (pl. több vizsgálati terület különböző méretekkel). Kiszámítottuk a hosszúság–szélesség arányokat a téglalap alakú mintavételi egységeknél. Kiszámítottuk a teljes mintavételezett terület méretét, és a vizsgált terület mintavételi egységgel lefedett százalékos arányát, amennyiben az ehhez szükséges adatok elérhetőek voltak (Mellékletek: 1. táblázat).

Megadjuk a fenti változók következő leíró statisztikáit: medián, minimum, maximum, továbbá dobozábrákon az egyedi adatpontok feltüntetésével mutatjuk be az adatok eloszlását.

Kurylo (2016) felvetése alapján lineáris regresszióval vizsgáltuk, hogy a mintavételezések részletessége változott-e a publikálás évének függvényében. A válaszváltozó a *százalékos mintavételi fedettség* 10-es alapú logaritmus-transzformáltja volt az első modellben, valamint a *mintavételi időköz* 10-es alapú logaritmus-transzformáltja volt a második modellben, míg a magyarázó változó a *publikálás éve* volt mindkét esetben.

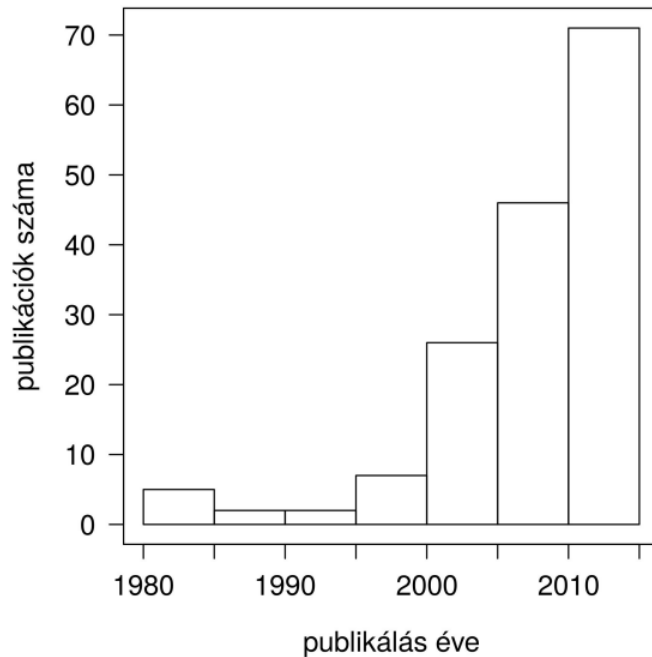
Csereviszonyokat kerestünk a mintavételt jellemző változók tér- és időbeli felbontásában. A csereviszony megléte alátámasztja, hogy a kutatóknak a mintavétel során korlátozott idő és munkaerő áll rendelkezésére. Ezt meg kell osztaniuk a mintavétel eltérő komponensei között. Például nem lehet egyszerre sok területet gyakran mintavételezni, újabb munkaerő bevetése nélkül, utóbbira pedig ritkán van lehetőség. Ilyen csereviszonyra számítottunk a vizsgált területek mérete és a vizsgált területek száma; a százalékos mintavételi fedettség és a vizsgált területek száma; a mintavételi egységek száma és a vizsgált területek mérete között (elemeztük az összes vizsgálatot együtt, valamint a kvadrátot



és transzektet használó vizsgálatokat külön-külön is); a mintavételi egység területe és száma; a százalékos mintavételi fedettség és a vizsgált területek mérete; a mintavételi időköz és a vizsgált területek száma, mérete, és a százalékos mintavételi fedettség között. A mintavételt jellemző különböző változók közti összefüggések elemzéséhez Kendall-féle korrelációs együtthatókat (*tau*) számítottunk. A *P*-értékeket többszörös összehasonlításra korrigáltuk Benjamini & Hochberg (1995) szerint. Feltételeztük, hogy a leszámolt egységek *kategóriás becslése* kevesebb mintavételi befektetést igényel, mint a direkt leszámolás, ezért vizsgáltuk, hogy a *kategóriás becsléssel* mintavételezők nagyobb területet tudtak-e mintavételezni (*teljes mintavételezett terület mérete*). Ezt Mood-féle medián teszttel ellenőriztük. Az elemzéseket és ábrák készítését R statisztikai környezetben végeztük el (R Core Team 2015).

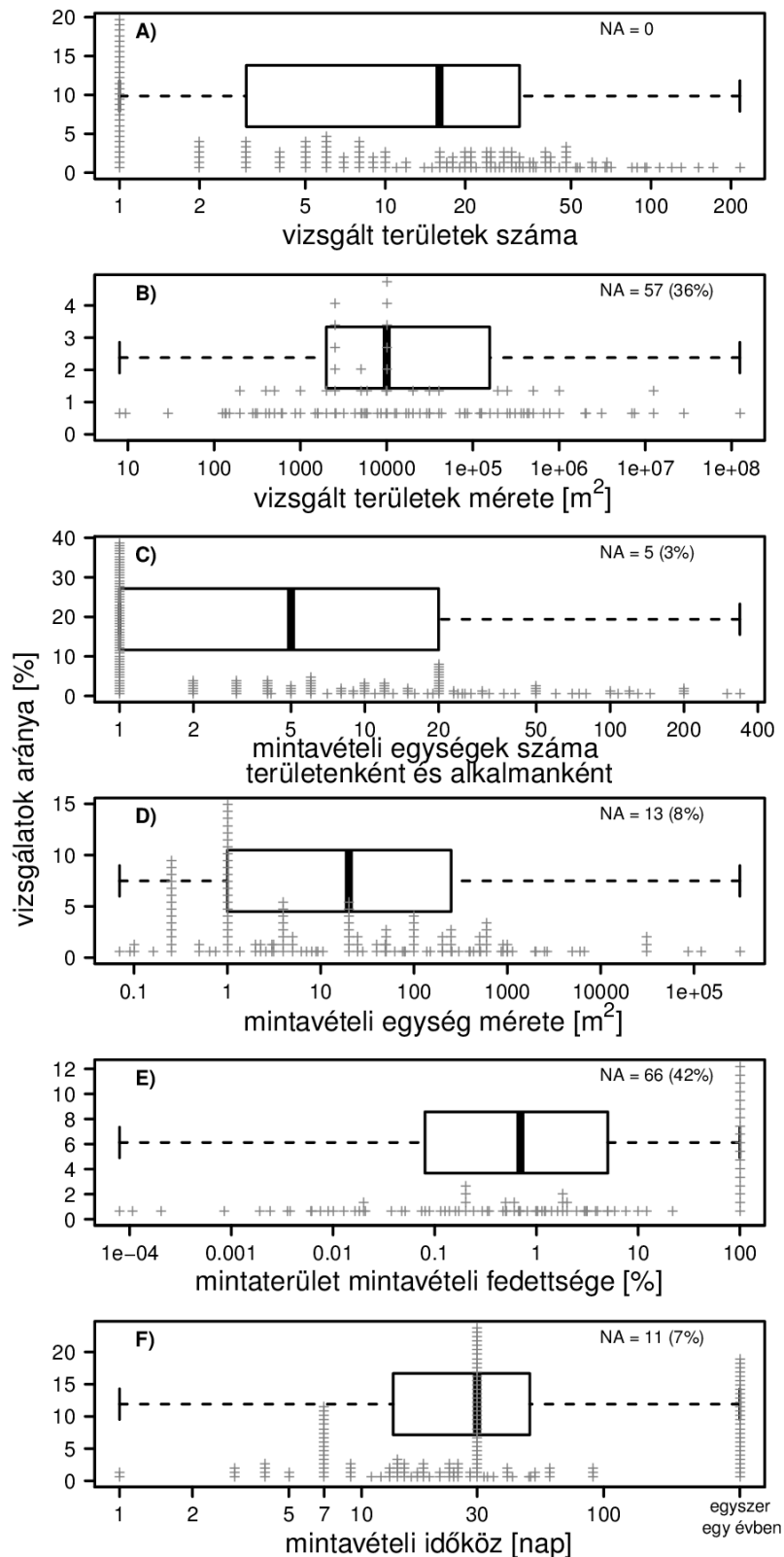
### 3.2.2 Eredmények

158 darab a kritériumainknak megfelelő vizsgálatot találtunk, ezeket 1981 és 2015 között publikálták. Az általunk áttekintett tanulmányok alapján az elmúlt években nőtt a pollinációs kérdésekkel foglalkozó tanulmányok száma (1. ábra). A vizsgálatok célja 104 esetben (66,0%) összefüggés keresése volt a virágok által nyújtott táplálékkínálat és a beporzó populációméret vagy diverzitás között; 42 esetben (26,6%) pedig a virágok által nyújtott táplálékkínálat és a virágpreferencia között kerestek kapcsolatot; 8 esetben (5,1%) mindkét kérdést vizsgálták; 4 vizsgálatnak (2,5%) egyéb célja volt (Mellékletek: 1. táblázat; leíró statisztikák: 2. ábra). Egy vizsgálat (Miller-Struttman et al. 2015) két különböző korábbi adatbázisra épült, melyekben eltérő módszereket használtak, ezeket úgy kezeltük, mintha két különböző vizsgálatból származtak volna, így 159 különböző mintavételt elemeztünk. Az áttekintett vizsgálatokban 1–665 (medián: 20) beporzó fajt vizsgáltak. 1–216 darab (medián: 16, 2.A. ábra), 8–125 000 000 m<sup>2</sup> méretű (medián: 10000 m<sup>2</sup>, 2.B. ábra) mintavételi területen dolgoztak. Számos különböző mintavételi módszert találtunk az áttekintett publikációkban. Változatos volt a mintavételi egység és a leszámolt változó típusa. Az alkalmazott mintavételi metodika nem minden esetben volt világosan leírva (lásd: 2. ábra, ahol „NA”-val (Nincs Adat) jelöltük ezek számát és arányát). Például 57 (35,8%) vizsgálatban nem közölték a mintavételi területek méretét, és 66 (41,5%) vizsgálatban hiányoztak a mintavételi terület mintavétel általi fedettség százalékos arányának kiszámításához szükséges adatok. A legtöbb publikációban nem fogalmazták meg, hogy miért az adott módon tervezték meg a mintavételt.



1. ábra: Az áttekintett tanulmányok száma a megjelenés éve szerint.

A mintavételi egység lehetett kvadrát (60,4%), transzekt (34,0%), más esetekben a teljes területet monitorozták (5,0%), és egy vizsgálat pont mintavételezést („point intercept”) használt. A mintavételi egység alakja kvadrát esetén lehetett négyzet (41,7%), téglalap (10,4%) és kör (10,4%) (1. táblázat). Transzekt mintavételi egység esetén sáv-transzektet (téglalap alak) használtak a legtöbb (87,0%) és vonal-transzektet néhány esetben (3,7%), míg a többi esetben nem derült ki a transzekt típusa (1. táblázat). A mintavételezéshez kevés mintavételi egységet használtak területenként és mintavételi alkalmanként (medián: 5, 2.C. ábra). A mintavételi egység medián területe 20 m<sup>2</sup> volt (kvadrát: 2 m<sup>2</sup>, transzekt: 250 m<sup>2</sup>, 2.D. ábra, 1. táblázat). A mintavétel általi fedettség mediánja 0,69% volt (2.E. ábra). A leszámított változó lehetett virágegység („látható virágegység”; „visual display”) (28,8%), virág (24,4%), virágzó tő (13,5%), virág borítás (12,8%), virágzat (10,3%), zöld növény borítás (7,7%), és a virágzó tövek gyakorisága (1,9%). A leszámított változó mintavétele *kategóriás becslés* volt 36,5%-ban és *direkt számlálás* 61,6%-ban. A nektár vagy pollen mennyiségét a tanulmányok 8,8%-ban becsülték valamilyen módszerrel, egy esetben (0,64%) a nektármennyiség volt a leszámított változó. A vizsgálatok egy (63,9%), két (20,9%), három (8,2%) vagy négy évig (4,4%) tartottak, csak egy esetben öt, két esetben hat és még egy esetben kilenc évig mintavételeztek. A legtöbb esetben alacsony volt az időbeli mintavételi sűrűség (a medián mintavételi időköz 30 nap volt). Sok esetben naptári periódusokat használtak, például hetente, havonta vagy évente mintavételeztek (2.F. ábra).



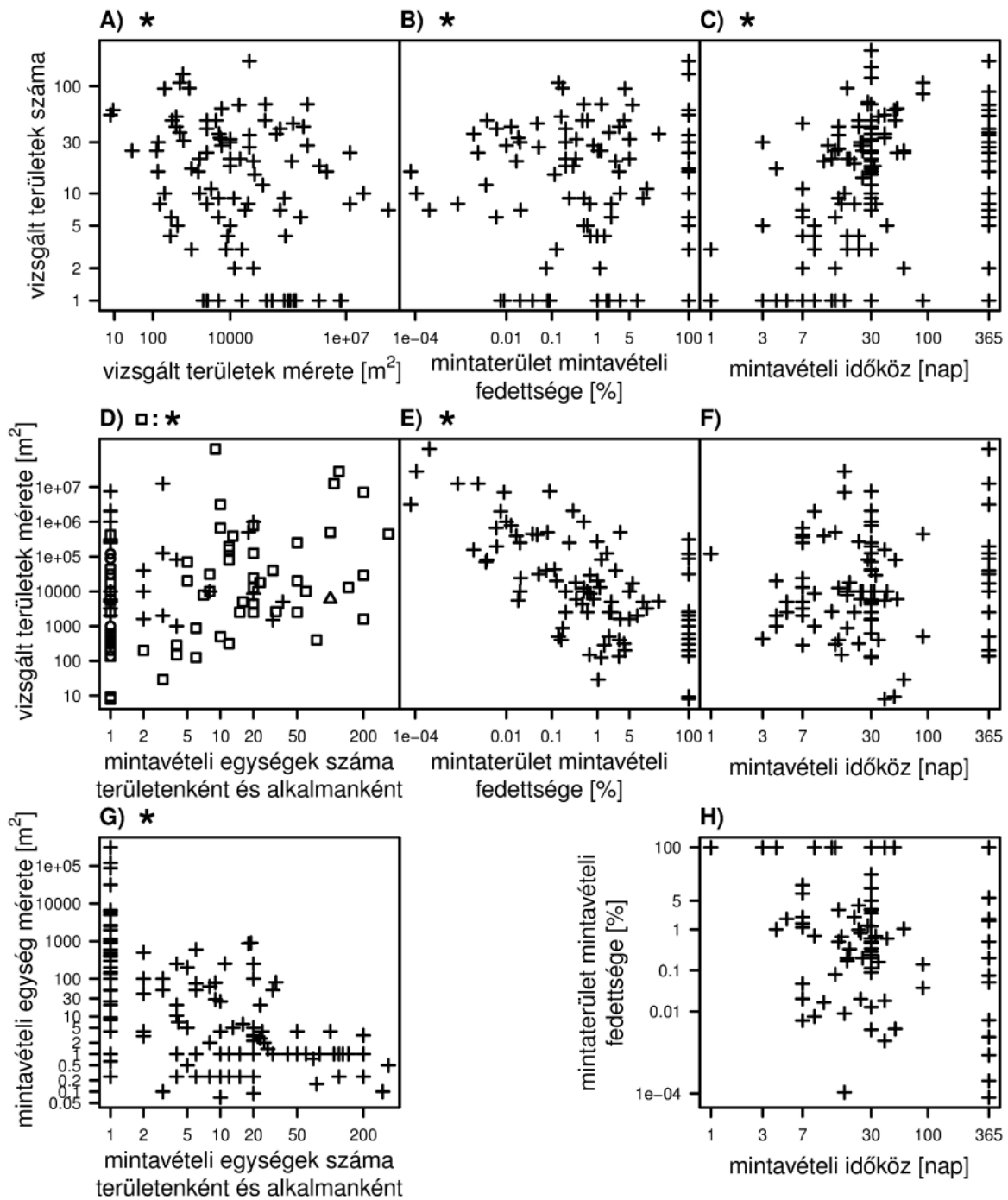
2. ábra: Az áttekintet vizsgálatok mintavételi módszereit jellemző változók eloszlása. A vastag vonalak a mediánt, a dobozok balra eső oldalai az alsó-, a jobbra esők a felső kvartiliseket, a bajszok a teljes terjedelmet mutatják. Minden szürke + jel egy-egy tanulmányt jelent, melyek összességében mutatják az y-tengelyen, hogy hány százalékban találtunk adott értéket egy-egy változón belül. Az x-tengelyek 10-es alapú logaritmus skálázottak. Az „NA” mutatja, hogy hány tanulmányban nincs adat egy-egy változó esetén.

1. táblázat: A leggyakrabban használt mintavételi egységek alakja és mérete. Százalékos és medián (minimum–maximum) értékek. NA: nincs adat.

Típus	Alak	hossz [m]	szélesség [m]	hossz:szélesség arány	sugár [m]	terület [m <sup>2</sup> ]
kvadrát 60,60%	négyzet 41,7%	1,0 (0,3–50)		1	–	1,0 (0,09–2500)
	téglalap 10,4%	15,0 (1–100)	0,7 (0,1–50)	9,0 (1,5–125)	–	7,1 (0,1–5000)
	kör 10,4%	–	–	–	2,3 (0,15–100)	17,7 (0,07–31400)
	NA 37,5%	–	–	–	–	–
transzekt 33,80%	sáv (téglalap) 87,0%	100,0 (10–3100)	2,0 (0,25–100)	34,8 (3,925–1500)	–	250,0 (3–310000)
	vonal 3,7%	27,2 (10–44,3)	–	–	–	–
	NA 9,3%	–	–	–	–	–

Az áttekintett tanulmányok nagy része (74%) 2005 után jelent meg (90% 2000 után). A publikálás évével a százalékos mintavételi fedettség nem változott (meredekség becslés: 0,02;  $P = 0,44$ ), a mintavételi időköz pedig szignifikánsan nőtt (meredekség becslés: 0,02;  $P < 0,005$ ; a mintavételezés minőségének javulásához ennek csökkennie kellett volna).

A vizsgálati terület mérete csökkent a vizsgált területek számának növekedésével ( $\tau = -0,20$ ;  $P = 0,007$ ;  $n = 102$ ; 3.A. ábra), a mintavétel általi fedettség nem korrelált a vizsgált területek számával ( $\tau = -0,02$ ;  $P = 0,794$ ;  $n = 93$ ; 3.B. ábra). Nem találtunk kapcsolatot a mintavételi egységek száma és a vizsgálati terület mérete között az összes mintavételi egység típust figyelembe véve ( $\tau = 0,13$ ;  $P = 0,099$ ;  $n = 99$ ; 3.D. ábra). Mintavételi egység típusonként elemezve a transzekt használata esetén nem találtunk összefüggést ( $\tau = -0,14$ ;  $P = 0,388$ ;  $n = 27$ ), viszont azt találtuk, hogy több kvadrátot használtak, nagyobb vizsgálati terület esetén ( $\tau = 0,29$ ;  $P = 0,003$ ;  $n = 60$ ). Amennyiben a mintavételi egység mérete kisebb volt, úgy többet helyeztek ki belőle vizsgálati területenként ( $\tau = -0,47$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 99$ ; 3.G. ábra). Ennek ellenére a mintavételi fedettség csökkent a vizsgálati terület nagyobb méretével ( $\tau = -0,45$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 93$ ; 3.E. ábra). Több terület vizsgálata esetén nőtt a mintavételi időköz ( $\tau = 0,32$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 148$ ; 3.C. ábra), de sem a vizsgált terület méretével ( $\tau = 0,06$ ;  $P = 0,478$ ;  $n = 95$ ; 3.F. ábra), sem a mintavételi fedettséggel ( $\tau = -0,10$ ;  $P = 0,267$ ;  $n = 86$ ; 3.H. ábra) nem korrelált a mintavételi időköz. Azok a kutatók, akik *kategóriás becslést* használtak, szignifikánsan nagyobb területet mintavételeztek egy mintavétel alkalmával (medián = 4500 m<sup>2</sup>,  $n = 49$ ), mint akik *direkt számlálást* használtak (medián = 446 m<sup>2</sup>,  $n = 90$ ; Mood féle medián teszt:  $P < 0,001$ ).



3. ábra: A mintavételt jellemző változók kapcsolata. A + jelek egy-egy adott tanulmányt reprezentálnak, kivéve a D) ábrát, ahol a + jelek a tranzsektek, a □ a kvadrátokat, a △ a pont mintavételt és a ○ azokat a tanulmányokat mutatja, ahol a teljes mintavételi terület volt a mintavételi egység. Az összes tengely 10-es alapú logaritmus skálázott. A \* a bal felső sarokban a kereteken kívül szignifikáns Kendall-féle korrelációt jelöl.

### 3.2.3 Diszkusszió

Az áttekintett tanulmányokban számos különböző beporzó-táplálékkínálatot mintavételező módszert találtunk, és a mintavételt jellemző változók igen nagy szórást mutattak (2. ábra). Nem találtunk általános módszertant, és a legtöbb tanulmányban nem alkalmazták, vagy nem hivatkozták, hogy használtak volna létező vegetáció mintavételi protokollokat (lásd például: Elzinga et al. 1998; Gibson 2002; Bonham 2013). Számos esetben nem írtak le néhány fontos módszertani részletet (pl. mintavételi egység mérete), és nagyon ritkán indokolták, hogy miért az adott módszert használták. Az ehhez hasonló módszertanközlési hiányosságokra már Mortelliti et al. (2010) is felhívták a figyelmet, akik élőhelyminőséget vizsgáló ökológiai tanulmányokat tekintettek át. Véleményük szerint az ilyen ismeretek hiánya akadályozza, hogy jó metaelemzéseket lehessen végezni, valamint lehetetlenné teszi azt, hogy a vizsgálatokat megismételjék (Mortelliti et al. 2010). Térben túlságosan kis arányban és időben túl ritkán mintavételeztek (a vizsgálni kívánt rendszerek tér-időbeli változásaihoz képest) a legtöbb általunk áttekintett tanulmányban, akárcsak számos más terep-ökológiai vizsgálatban (Mortelliti et al. 2010). Véleményünk szerint a feltett kérdések komplexitásához képest a legtöbb esetben – a beporzó rovarok szemszögéből – nem megfelelően mintavételezték a források elérhetőségét.

A beporzó rovarok mozgáskörzet méretének ismeretében (Osborne et al. 2008; Dennis 2010) az áttekintett tanulmányok nagy részének táplálékkínálat mintavételezése nem elég reprezentatív. Például jóval kisebb egyes vizsgálatok területe, mint a rovarok táplálkozó területe, valamint alacsony (0,69%) a mintaterület mintavételi fedettsége. A beporzók mozgáskörzeteinek méretét, életciklusát és a virágzási dinamikákat is figyelembe kellene venni, amikor a vizsgálati terület méretét meghatározzák, és ezek függvényében (azonos skálán) kellene tervezni a használni kívánt kínálat-, valamint beporzó mintavételi módszereket.

Nagy változatosságot találtunk a mintavételi egységek méretében és alakjában is (1. táblázat), de a cikkekben nem találtunk magyarázatot arra, hogy miért adott típusú mintavételi egységet, alakot, méretet használtak, annak ellenére, hogy ezek fontos szempontok lehetnek. Például 2 méteres vagy annál keskenyebb sáv-transzektek használata azt sugallja, hogy számos kutató alkalmazta Kearns & Inouye (1993) ajánlását, vagy önmagától látta be, hogy ennél szélesebb, nagyobb mintavételi egységet nem lehet átlátni. Ennek ellenére több tanulmányban is használtak ennél szélesebb transzekteket is (1. táblázat), amelyek esetén már kérdéses, hogy mennyire lehet jól észrevenni például a kisebb virágú növényfajokat.

A leszámított – forrás mennyiségét számszerűsítő – változónak a beporzó szempontjából kellene a „táplálék-egységet” becsülnie (például víz, cukor és aminosav

mennyiség; Zimmerman & Pleasants 1982; Kearns & Inouye 1993), és figyelembe kellene vennie, hogy a beporzó hogyan találja meg a táplálékforrást (Goulson 1999; Dauber et al. 2010). A leszámított változó különböző lehet a különböző növény- és beporzó fajok szemszögéből, valamint a számszerűsítése függhet a vizsgálat céljától. Figyelembe véve azt, hogy a táplálékmennyiség és minőség függ a növényfajtól, élőhelytől, növényegyedttől, időjárástól, mikroklímától vagy épp a versenytársak fogyasztásától (Tepedino & Stanton 1982; Nicolson et al. 2007) a pontos mérés nehezen megvalósítható. Például természetes körülmények között megfelelő pontossággal nektárt gyűjteni egyszerre az összes virágzó növényfajból bonyolult és rendkívül munkaigényes feladat (Tepedino & Stanton 1982; Marrant et al. 2009; saját terepi tapasztalat). A vizsgált tanulmányokban leggyakrabban valamilyen egyszerűen becsülhető leszámított változót használtak, például virágok száma, vagy virág borítási arány, és csak egy vizsgálatban mérték direkt a táplálékmennyiséget (itt a nektármennyiség volt a leszámított változó; Potts et al. 2004). Hegland & Totland (2005) amellet érvelt, hogy nem elsődleges a nektármennyiséget mérni, használhatunk helyettesítő értékeket, mivel korábban számos vizsgálatban találták azt, hogy a nektár mennyisége szignifikánsan nő a virágok számával, és méretével. Ezt az összefüggést elsősorban fajokon vagy családon belül mutatták ki (Stanton & Preston 1988; Galetto & Bernardello 2004), néhány esetben közösség szinten is (Potts et al. 2004; Torné-Noguera et al. 2014), de találunk olyan vizsgálatot is, amely nem talált ilyen összefüggéseket (Wäckers 2004). Kérdés tehát, hogy mennyire precíz becslése a táplálékmennyiségnek, ha a forrást csak egy egyszerű becsléssel próbáljuk számszerűsíteni (pl. a virágok számának becslésével; Benadi et al. 2014).

Amennyiben tájleptékű skálán vizsgáljuk a kérdésünket, akkor akár a virágfolt is lehet a leszámított változó (Henry et al. 2012). Egyes beporzó rovarok a sűrű foltokat részesítik előnyben, a táplálékkeresési költség minimalizálása érdekében (Hegland & Totland 2005), és sok faj a táplálékkeresés során a nagy virágfoltokat jobban észreveszi, mint egy-egy különálló virágot vagy virágzatot (Goulson 1999; Dauber et al. 2010). Kisebb léptéken a virágegység (egy jól látható és elkülöníthető képlet) is megfelelő leszámított változó lehet, bár ennek definiálása nem minden esetben teljesen világos. Például Tepedino & Stanton (1981) számolta a virágokat és a virágzatokat, virágtípustól és/vagy fajtól függően, de nem definiálta a „virágegység”-et. Rotenberry (1990) adott egy definíciót a látható (elkülöníthető) virágegységre: „virágok, virágzatfejek vagy tövek, mint olyan egységek, melyeket a viráglátogatók közelről egybefüggő képletnek látnak”. Más szerzők hasonló, de kissé eltérő definíciót használnak ugyanerre, például Woodcock et al. (2014) szerint az a virágegység, amin táplálkozás közben a beporzó mászva mozog, nem pedig repülve. Ez utóbbi sem elég világos, mivel ez beporzó-fajonként változhat, míg a szenderek minden virág között repülnek,

addig a szárny nélküli viráglátogatók (pl. hangyák; Willmer 2011; Wardhaugh 2015) mindegyik virág között mászva teszik meg útjukat. További szerzőknél – Rotenberry (1990) megfogalmazásához hasonlóan – az számít egy virág-egységnek ami adott távolságról *emberi* szemmel egy egységnek látszik (Cowgill et al. 1993; Hegland & Totland 2005). Ezek a leírások ugyan hasonló kategóriákat hoznak létre, de sok különböző faj esetén a növények testfelépítése, virágszerkezete miatt már nem biztos, hogy egyszerű alkalmazni a kitalált szabályokat, mivel a definíciók inkább példákon alapulnak, mint a kategóriák nagyon egyértelmű leírásán, ami félreértésekhez vezethet.

Néhány vizsgálatban egy egyszerű leszámított változó (pl. tövek száma) használata mellett, fajoként néhány egyedén mértek virág tulajdonságokat, például, hogy hány virág van egy tövön, mekkorák a virágok, vagy virágonként mennyi nektárt tartalmaznak. Ebből pedig következtetni lehet a teljes vizsgálati területre (Hegland & Totland 2005; Hicks et al. 2016; pl. a kvadrátokban becsült tövek száma felszorozható a tövenkénti átlagos virágszámmal és a virágonkénti átlagos nektármennyiséggel, ezáltal a vizsgált terület nektártermeléséről kapunk egy becslést, ha nagy hibával is). Egy ilyen kiegészítő módszer jobb becslést adhat a táplálékkínálatról, mint egy egyszerű leszámított változó önmagában.

A medián mintavételi időköz 30 nap volt az áttekintett vizsgálatokban. Ez kevés ahhoz képest, hogy a virágzás egy gyors folyamat, akár szezonon, akár napon belül is nagy a változás a források elérhetőségében, és ez az időbeli változás hatással van a virágokon táplálkozó rovarokra is (Nicolson et al. 2007; Kubo et al. 2008; Fründ et al. 2011; Bagella et al. 2013). A mintavételi időköz a vizsgálati területek számával növekedett, amiből arra lehet következtetni, hogy a virágkínálat becslésének gyakorisága függ attól, hogy a munkaerő-befektetést hogyan osztják el. Véleményünk szerint ez egy tipikus mintavételi csereviszony, ahol a használt módszer tér- és időbeli változói egymás ellen hatnak, amit vagy több idő és energia befektetéssel lehet javítani, vagy különböző módszerek kombinálásával (lásd: 3.3. fejezet felvetéseit).

A vizsgálatok 64 százaléka egyetlen évet vizsgált, ami véleményünk szerint nem elég reprezentatív az ilyen évek között igen változékony rendszerek esetén, mint a növény-beporzó közösségek. Csak négy vizsgálat volt hosszabb, mint négy év (Stefanescu 1997; Alanen et al. 2011; Petanidou et al. 2014; Miller-Struttman et al. 2015).

A beporzók táplálékforrásának mintavételezése esetén sem a mintavételi fedettségben, sem a mintavételi időközben nem tapasztaltunk pozitív változást a vizsgálatok publikálásának időpontjával (év) kapcsolatban, ami nem támogatja J. Kurylo hipotézisét (személyes közlés lásd: Kurylo 2016) arra vonatkozóan, hogy újabban nagyobb a munkaráfordítás, több a vizsgálatokba fektetett idő. Mindenesetre a vizsgálatok és publikációk száma rohamosan nő (1. ábra; Hegland & Totland 2005; Henry et al. 2012), és



idővel remélhetőleg javulni fognak a mintavételi módszerek is.

Számos csereviszonyt találtunk a mintavétel tér- és időbeli felbontásában. Ez lehet annak a következménye, hogy a beporzó szempontú vizsgálatok esetén a botanikai mintavételre használható munkaráfördítást nem növelik sokszor akkor sem, ha a feltett kérdés ezt indokolná is. Például annak ellenére, hogy a vizsgálati terület növekedésével nőtt a mintavételi egységek száma, nem nőtt a mintaterület mintavételi fedettsége a vizsgált terület méretével arányosan. A leszámolt változó direkt leszámolásával, az egyszerűbb kategóriás becsléshez képest kisebb területet tudtak mintavételezni, ami azt jelenti, hogy a kutatóknak dönteniük kell, hogy inkább nagyobb pontossággal dolgoznak, vagy jobb térbeli lefedettséggel. Azonban nem találtunk minden esetben statisztikailag szignifikáns kapcsolatot a mintavétel változói között (3. ábra). Ez lehet annak a következménye, hogy a kutatók sokszor elsiklanak egyes fontos mintavételi szempontok mellett. Sokszor elképzelhető, hogy nem tervezik meg elég gondosan a mintavételt, majd amennyiben szeretnének valamilyen közben felmerült hibát orvosolni (pl. csak kevesebb kvadrátot tudnak mintázni egy nap alatt, mint tervezték), akkor az első mintavételi alkalmak után az alkalmazott mintavétel egyes részein még tudnak változtatni, míg más részeken már nem, vagy egyszerűen nem jut eszükbe, hogy a mintavétel mely részein lehetne úgy egyszerűsíteni, hogy az időhatékonyan elvégezhető legyen. Meglátásunk szerint a mintavétel sarkalatos pontjait sokszor nem látják át, a mintavételek nem elég korrektek, így az eredmények is sokszor kétségesek lehetnek. A megfelelően jó becslés munkaigényes és költséges módszerrel valósítható meg, míg a befektethető idő, pénz és a munkaerő mindig limitált (Hegland et al. 2010). Ezért a virágkínálat mintavétel minden fontos tényezőjéhez meg kellene tudni határozni minimum kritériumokat, és általánosabban használható, standardizált módszereket kellene kidolgozni.

### 3.3 Két virágkínálat mintavételi módszer összehasonlítása

Szigeti et al. (2016a) alapján

A következő fejezetben két ismert virágkínálat-mintavételező módszert mutatunk be, és hasonlítunk össze. A két alkalmazott módszer közül az egyik a teljes rét *bejárása* során látott virágzó fajok összeírásából és azok gyakoriságának kategóriás becsléséből állt. A másik módszer a virágzó tövek leszámllálása volt *kvadrátokban*. A két módszert a következő szempontok szerint vetettük össze: (i) megtalált *növényfajok száma*, mivel a növényfajgazdagság egy gyakran használt mérőszám a virágkínálat becslésre, (ii) *virággyakoriság*, ami becsli, hogy egy-egy faj mennyire lehet adott időben potenciálisan elérhető, gyakori forrás, és (iii) *időbeli virágkínálat változás*, amit az első- és csúcsvirágzás, valamint a napi százalékos virágkínálat változással becsültünk.

#### 3.3.1 Módszerek

##### 3.3.1.1 Helyszín és időszak

A vizsgálatok a Visegrádi-hegységben a Leány-kúti réten (47°44'23"É, 19°03'33"K; Mellékletek: 5. ábra) egy kb. 0,6 hektár gyepterülettel rendelkező, összesen kb. 1 hektár területű, 300 méter magasan fekvő változatos nektárnövény borítású franciaperjés kaszálóréten (*Arrhenatheretalia*; Borhidi 2003), 2011 és 2013 között, április végétől június elejéig folytak. A területről WGS 84 vetületben térképet készítettünk google-earth légi-felvétel és helyi bejárások alapján, (Mellékletek: 5. ábra). A vizsgálatokat a kis Apolló-lepkék repülési időszakához igazítottuk, mivel elsősorban e lepkefaj táplálkozásának mintavételezése volt a célunk (lásd: 4. fejezet). A mintavételi időszak limitált, ezért csak ezt az időszakot fedi le, habár a virágkínálat mintavétel szempontjából a teljes vegetációs periódus érdekes lenne. A vizsgálati területünk gazdag és heterogén volt rovarporozta virágos növényfajokban. Korábban évente kaszálták a területet, de a kaszálást legalább 20 éve felhagyták, így a terület egyre jobban cserjésedik, és erdősödik. A rétet csertölgyes (*Quercus cerris*) erdő veszi körül.

##### 3.3.1.2 Virágkínálat mintavétel

A rovarporozta virágos növények jelenlétét és gyakoriságát mintavételeztük. A mintavétel (i) bejárásos becslésből és (ii) kvadrátok használatából állt. A mintavételt Kis János (bejárásos becslés minden évben, továbbiakban: K.J.) és Szigeti Viktor (Sz.V., kvadrátos vizsgálat minden évben és bejárásos becslés 2013-ban) végezte. Az időjárás függvényében, átlagosan minden harmadik nap, 9:00 és 17:00 óra közötti időtartományon belül mintavételeztünk, melynek pontos időpontja mintavételi napok között eltért (mintavételi napok: Mellékletek: 2. és 3. táblázat). A vizsgálati területen ösvényeket használtunk

(Mellékletek: 5. ábra), hogy elkerüljük a vegetáció, taposás általi pusztulását. A növényfajokat a Simon-féle növényhatározó alapján azonosítottuk (Simon 1994), a latin fajneveket a The Plant List (2013) alapján használtuk.

A (i) *bejárásos* mintavétel során körülbelül egy óra alatt az ösvények mentén körbejártuk a teljes rétet és feljegyeztük a rovarporozta virágos növényeket (virágzó fajok listája), valamint becsültük az összes faj virággyakoriságát. A virággyakoriság kategóriákat minden fajra csak a kinyílt, nem hervadt virágokkal becsültük, a teljes rétre: 1: nagyon ritka, 2: ritka, 3: többé-kevésbé ritka, 4: többé-kevésbé gyakori, 5: gyakori, 6: extrém gyakori. A hat plusz egy (0: nincs jelen) kategória oka, hogy úgy véltük, hogy ennyi kategóriát tudunk megbízhatóan elkülöníteni egymástól ezzel a módszerrel a maximális felbontást elérve. Próbáltuk ezeket egyenlő távolságú kategóriákként kezelni, és így mintavételezni. Hasonló mintavételi protokollt használt korábban Stefanescu (1997) és Goulson & Darvill (2004).

A (ii) kvadrátos mintavétel során 36 darab 2×2 méteres állandó kvadrátot helyeztünk el a vizsgált területen (Mellékletek: 5. ábra). A kvadrátokat a bejárásos mintavétel során használt ösvények mentén helyeztük el, véletlen távolságokra egyes ösvények találkozási pontjától, az ösvény véletlenszerűen kiválasztott oldalán, az ösvény szélétől 30 centiméterre (Mellékletek: 5. ábra). A kvadrátokban szintén háromnaponta mintavételeztük a virággyakoriságokat. Minden növényfaj esetén megszámloltuk a virágzó (nyílt, nem hervadt virágú) tövek számát. A kvadrátok a rét 2,4%-át borították és körülbelül 20 kvadrátot tudtunk egy óra alatt felmérni. Azért csak 36 kvadrátban mintavételeztük a virágkínálatot, mert így maradt időnk más terepi vizsgálatokra is, például a kis Apolló-lepkék mintavételezésére (lásd *később*: 4.2. fejezet). A 2×2 méteres kvadrát az a minimális terület, amit általánosságban használni szoktak az ehhez hasonló kaszálókon (Lengyel et al. 2016), és a maximális méret, ahol még a kvadrátba belépés és taposás nélkül észrevehetőek a kisméretű virágok is (Kearns & Inouye 1993).

### **3.3.1.3 Növényfajok száma**

Összehasonlítottuk a bejárásos és kvadrátos módszerrel megtalált virágzó növényfajok számát. Összegeztük az évenként megtalált növényfajok számát, és a két módszer közötti százalékos különbségeket mutatjuk be. Számoltunk fajkicserélődési rátát (pseudoturnover), ami százalékosan adja meg azon fajok arányát, melyeket az egyik mintavevő, vagy módszer nem vett észre, míg a másik igen (Nilsson & Nilsson 1985; Morrison 2016).

A fajkicserélődési ráta számítás módja:

$$\text{Fajkicserélődés} = \frac{A+B}{N_a+N_b} \times 100$$

ahol A és B azon növényfajok száma melyet csak az egyik vagy a másik mintavevő személy; vagy egyik vagy másik módszer talált meg;  $N_a$  és  $N_b$  = azon fajok száma melyet adott mintavevő személy; vagy módszer összesen megtalált. A fajkicserélődést kiszámoltuk minden évre a két módszer összehasonlítására; valamint a bejárásos becslés esetén a két mintavevő személyre 2013-ban. Az éves jelenlét-hiány adatok két módszer közti hasonlóságait Jaccard-féle indexszel is vizsgáltuk (Jaccard 1912). Ez egy hasonlósági index, mely a két módszer által közösen megtalált fajok arányát mutatja meg, az elérhető (mindkét módszer által összesen megtalált) fajok számához képest. Továbbá, egy binomiális általánosított lineáris kevert modellt (Zuur et al. 2009; Bates et al. 2015) alkalmaztunk azért, hogy kiderítsük, a kvadrátos mintavétel esetén a növényfajok megtalálási esélyét hogyan befolyásolja azok virággyakorisága. A növényfaj adott megfigyelési alkalommal észlelt *jelenlét-hiány* adata volt a válaszváltozó, míg a bejárásos módszer által becsült *virággyakoriság* volt a magyarázó változó, és egymásba ágyazott random faktorok voltak az év és a *mintavételi alkalom* azért, hogy figyelembe vegyünk, egy megfigyelési alkalmon belül nem függetlenek az adatok. Ezt a modellt csak azokra a fajokra tudtuk alkalmazni, amelyeket a bejárásos módszerrel is megtaláltunk az adott mintavétel során.

#### **3.3.1.4 Virággyakoriság**

A további elemzéseknél a gyakoriság adatokhoz nullát rendeltünk abban az esetben, ha egy mintavételi alkalommal az adott fajt nem jegyeztük fel (nem virágzott), viszont az adott évben a mintavételi időszak alatt valamikor jelen volt. A kvadrátos módszer esetén növényfajonként a 36 kvadrátból a mintavételi alkalmakra átlagoltuk a virágzó tövek számát.

A virággyakoriság kategóriák (bejárás) és az átlagos virágzó tőszámok (kvadrát) összehasonlításához Kendall-féle korrelációs együtthatót (*tau*) számítottunk. Becsültük a két mintavevő személy (K.J. és Sz.V.) közti egyezőséget: a virággyakoriság kategóriákra kiszámítottuk a négyzetesen súlyozott egyezőségi *kappa*-t (Graham & Jackson 1993). A *kappa* értékeket közöljük, a *P*-értékeket nem, mivel az adatpontjaink nem függetlenek egymástól.

Ahhoz, hogy megtudjuk, hogy a megfelelő mintavételhez hány kvadrátra lett volna szükség a vizsgálati területünkön, a 36 kvadrátban feljegyzett virágzó tövek számát mint elővizsgálatot használtuk. Kupper & Hafner (1989), Elzinga et al. (1998) által módosított módszerével kiszámítottuk, hogy hány kvadrátot kellett volna elhelyeznünk a vizsgálati területünkön.

A számítás módja:

$$n = \frac{Z_{\alpha}^2 \times s^2}{B^2}$$

ahol  $n$  = korrígalatlan mintanagyság becslés (azaz a kvadrátok száma);  $Z_{\alpha}$  = a standard normális eloszlás kvantilise (Z-érték) a kívánt konfidencia szinten ( $Z = 1,96$ , 95%-os konfidenciaszint esetén, azaz  $\alpha = 0,025$ );  $s$  = szórás;  $B$  = a megválasztott pontosság, ami az elfogadható maximális konfidencia intervallum hosszának a fele. A  $B$ -t a növényfajonkénti átlag értékre állítottuk be, mivel heterogén volt a virágkínálat, ami miatt nagy a kvadrátok közötti variancia, és nem szeretnénk volna ezt a varianciát csökkenteni, mert ez jellemzi a teljes vizsgálati területet. Továbbá Elzinga et al. (1998) által publikált korrekciós táblázattal korrigáltuk a szükséges mintaelemszámot (kvadrátszám). A kvadrátszámokat minden fajra külön-külön minden mintavételi alkalomra kiszámoltuk, majd ezeket átlagoltuk. A becsült kvadrátszámból kiszámítottuk azt is, hogy a szükséges kvadrátszám milyen arányban fedné le a vizsgálati területünket: a becsült kvadrátszámot megszoroztuk a kvadrát méretével ( $4\text{m}^2$ ) és elosztottuk a rét gyepterületével ( $6000\text{m}^2$ ).

### **3.3.1.5 Időbeli virágkínálat változás**

Növényfajonként kiszámítottuk az első virágok megjelenésének időpontját és a csúcsvirágzás idejét, amiket a március 1-től eltelt napok számával adunk meg. Ennek kiszámításához először a meglévő virággyakoriságokra egy simított görbét illesztettünk kernel módszerrel (ablakszélesség (bandwidth) = 3; Wand & Ripley 2013), ezáltal a hiányzó időpontok esetén is tudunk virággyakoriságokat becsülni. Az első virágzást az első olyan napként definiáltuk, amikor a virággyakoriság nagyobb volt, mint a növényfaj maximális virággyakoriságának 5%-a. A csúcsvirágzás az a nap volt, amikor adott fajból a legtöbbet észleltük. Az első virágzásnak, valamint a csúcsvirágzásnak a két módszer és két mintavevő közti nullától való eltéréseit teszteltük páros egzakt Wilcoxon rangpróbával. Kizártuk azokat a fajokat, amelyek a vizsgálati időszak előtt kezdtek el virágozni, vagy nem érték el a virágzási csúcst a vizsgálati időszak alatt. Nem használtuk a virágzás hosszát és az utolsó virágzás időpontját, mivel a terepmunkát hamarabb fejeztük be, mint ahogy a legtöbb növényfaj utolsó virágai elkezdtek volna hervadni. A kvadrátos mintavétel kernel simított adataiból átlagos napi változást is számítottunk. Ez egy százalékos érték, ami a napok közti változás és a csúcsvirágzás értékének arányát mutatja meg minden fajra, ennek átlagos értékét és szórását adjuk meg.

Az elemzéseket R statisztikai környezetben (R Core Team 2015) végeztük, az alábbi csomagokat használva: a „sets”-et (Meyer & Hornik 2009) a Jaccard index számolásához, az „lme4”-t (Bates et al. 2015) az általánosított lineáris kevert modellekhez, az „irr”-t (Gamer &

Lemon 2012) a becslések egyezőségének számításához, a „chron”-t (James & Hornik 2013) a március 1-től eltelt napok számításához, a „KernSmooth”-t (Wand & Ripley 2013) a kernel simításhoz, és a „coin” csomagot (Hothorn et al. 2008) a Wilcoxon rangpróbához.

### **3.3.2 Eredmények**

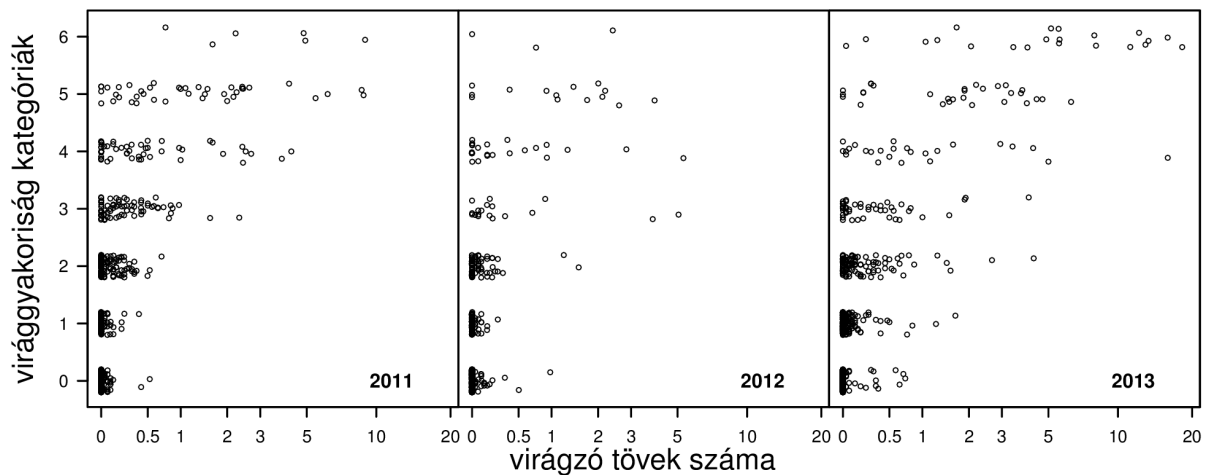
#### **3.3.2.1 Növényfajok száma**

A bejárásos és a kvadrátos mintavétellel különböző számú virágzó növényfajt találtunk, a két becslés közötti eltérés az évek során változott. Több fajt találtunk a bejárásos becsléssel, de volt néhány olyan faj is, melyet csak a kvadrátos mintavétellel találtunk meg. A kvadrátokban csak a bejárásos módszer által is megtalált fajok 60,6%-t találtuk meg átlagosan (2011: 69,0%, kvadrát: 40 / bejárás: 58 faj; 2012: 48,9%, 23/47; 2013: 63,8%, 44/69), míg a bejárással a kvadrátban talált fajok 87,3%-t megtaláltuk (2011: 90,9%, bejárás: 40 / kvadrát: 44 faj; 2012: 79,3%, 23/29; 2013: 91,7%, 44/48). A két mintavevő személy nagyjából ugyanannyi fajt talált meg 2013-ban (K.J.: 69 & Sz.V.: 73; 2013). A fajkicserélődési ráta 21,6% (2011); 39,5% (2012); 24,8% (2013) volt a két módszer között; és 7,0%, a két mintavevő személyt összehasonlítva (bejárásos becslés, 2013). A jelenlét-hiányt összehasonlító Jaccard index átlagosan 0,56 volt (2011: 0,65; 2012: 0,43; 2013: 0,60). Továbbá, a modellezés eredménye szerint, ha a bejárásos módszerrel becsült virággyakoriság kategória eggyel nőtt, akkor 2,34 szerezre nőtt az esélye (oddsza) annak, hogy egy fajt megtaláltunk a kvadrátokban is, (binomiális modell együttható  $\beta \pm SE = 0,85 \pm 0,07$ ;  $\exp(\beta) = 2,34$ ;  $P < 0,001$ ).

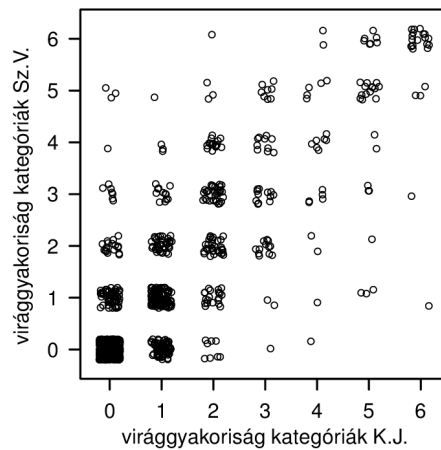
#### **3.3.2.2 Virággyakoriság**

A virággyakoriság kategóriák (bejárás) és a virágzó tövek száma (kvadrát) a legtöbb esetben korrelált egymással (2011:  $\tau = 0,59$ ; 2012:  $\tau = 0,49$ ; 2013:  $\tau = 0,66$ ; 4. ábra). A korreláció mértéke változott évek között és éven belül (Mellékletek: 2. táblázat). A bejárásos becsléssel egymáshoz képest hasonlóan mért a két mintavevő személy ( $\kappa = 0,82$ ; 5. ábra), habár az egyezés mértéke változott a mintavétel alatt (Mellékletek: 3. táblázat).

Becslésünk szerint a virágzó tövek átlagos számának becsléséhez (95%-os konfidenciaszint esetén)  $94 \pm 54$  (átlag  $\pm$  szórás, terjedelem: 11–161) kvadrátra lenne szükség. Ez a (0,6 hektáros) vizsgálati terület  $6,3 \pm 3,6\%$ -át (átlag  $\pm$  szórás), 0,7–10,7%-át (terjedelem) borítaná.



4. ábra: A virággyakoriság kategóriák (bejárásos mintavétel) és a virágzó tövek száma (kvadrátos mintavétel, kvadrátonkénti átlag) évente. Minden pont egy növényfajt mutat egy mintavételi alkalommal. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért. Az x-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.



5. ábra: A virággyakoriság becslés (bejárásos módszer) két mintavételező közötti egyezőségét bemutató szórásdiagram. Minden pont egy növényfajt mutat egy mintavételi alkalommal. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért.

### 3.3.2.3 Időbeli virágkínálat változás

A bejárásos módszerrel korábban észleltük az első virágzást, mint a kvadrátossal: 2011: 6 (medián különbség a napokban, terjedelem: -4–23; a bejárásos mintavétel időpontjaiból vontuk ki a kvadrátos mintavétel időpontjait),  $P < 0,001$  (páros Wilcoxon rangpróba); 2012: 6 (0–12),  $P < 0,001$ ; 2013: 6 (-6–22),  $P < 0,001$ . A csúcsvirágzásra a két módszer hasonló eredményeket adott (2011: 0 (-10–6),  $P = 0,781$ ; 2012: -1 (-5–6),  $P = 0,363$ ; 2013: 2 (-12–12),  $P = 0,147$ ). 2013-ban, a bejárásos becsléssel K.J. szignifikánsan, de csak kevéssel korábban találta meg az első virágokat mint Sz.V. (1 (-16–12),  $P = 0,007$ ), a két személy átlagosan nem eltérően, de egymáshoz képest nagy szórással becsülte a csúcsvirágzás idejét (0 (-18–19),  $P = 0,749$ ).

A virágzó tövek száma  $5,8 \pm 5,4\%$ -kal (átlag  $\pm$  szórás) változott naponta.

### 3.3.3 Diszkusszió

#### 3.3.3.1 Növényfajok száma

Több potenciálisan elérhető virágzó növényfajt találtunk meg a bejárásos mintavétellel, mint a kvadrátos módszerrel. A fajkicserélődési ráta és a Jaccard index értékei is azt mutatják, hogy a két módszer eltérő arányban találta meg a fajokat (azaz nem minden fajt talált meg mindkét módszer). A fajkicserélődési ráta jóval nagyobb volt a két módszert összevetve, mint a két mintavevő bejárásos becslésének összehasonlítása esetén. Továbbá a bejárásos módszernél a két mintavevő közti fajkicserélődési ráta kisebb volt, mint a korábban publikált vegetáció mintavételeket összevető botanikai tanulmányokban (Vittoz & Guisan 2007; Symstad et al. 2008; Morrison 2016). A bejárásos becslés nem talált meg néhány olyan fajt, melyeket a kvadrátos módszer megtalált. Ez lehet egyrészt a két módszer fókusza közti különbség következménye, mivel a bejárás során a mintavevő a nagyon kis virágú, alacsonyan nöövő, vegetáció által borított fajokat nehezebben veszi észre, másrészt valószínű, hogy a két mintavevő személy növényhatározási képességeiben is voltak különbségek. Minderre már számos esetben felhívták a figyelmet (Elzinga et al. 1998; Morrison 2016). A növényfaj ritkaságával csökkent annak az esélye, hogy egy fajt megtaláljunk a kvadrátokban. Emellett úgy gondoljuk, hogy a kvadrátos módszerrel még gyakori fajok sem feltétlenül kerülnek a mintába akkor, ha térben nagyon aggregált a növény, különösen, ha a kvadrátok fedettségi aránya a vizsgált területhez képest alacsony.

#### 3.3.3.2 Virággyakoriság

A bejárásos és a kvadrátos módszer hasonlóan becsülte a virággyakoriságokat, de igen jelentős az adatok szórása. Más botanikai mintavételi módszerek összehasonlításakor a miénknél nagyobb eltéréseket szoktak találni (Walker 1970; Everson & Clarke 1987).

Az általunk használt *bejárásos* módszer igen szubjektív, de kis felbontással időarányosan nagy terület mintavételezését teszi lehetővé. A bejárásos (vagy ehhez hasonló) módszer egyszerű, gyors és könnyen használható, akár nagyobb, táji skálán is, nem kell hozzá speciális képesség, vagy eszköz (Elzinga et al. 1998), kivéve a határozáshoz szükséges fajismeretet, ami azonban mindegyik módszer esetén szükséges. A bejárás több információt ad, mint egy jelenlét-hiány fajlista, mivel a bejárásos mintavétel ad egy durva becslést is a virágok gyakoriságáról. Így a virágzásdinamikai trendek is nyomonkövethetőek, feltéve, hogy megfelelő időközönként mintavételezünk. A nagy vizsgálati terület (pl. egész rét) esetén a bejárásos becslés a kvadrátos mintavételhez képest kevésbé érzékeny az élőhely foltosságára okozta mintavételi hibákra.

A bejárásos virággyakoriság becslést megfelelő egyezőséggel végezte a két mintavevő személy, habár ez változott a mintavételi időszak alatt. Összeméréssel,



gyakorlással az egyezés valószínűleg növelhető lenne. A gyakoriságok becslése sokszor személyes torzítások által befolyásolt (Bonham 2013), a botanikai módszerek esetén számos esetben találtak jelentős eltéréseket a mintavevők között (Walker 1970; Vittoz & Guisan 2007), és ezek az eltérések a módszer szubjektivitásával nőnek (Morrison 2016). Számos hiba adódhat a kategóriák nem megfelelő definiálásából és a tapasztalat hiányából. További hibaforrás lehet, hogy a bejárásos és ehhez hasonló módszerekkel eltérően észlelhetőek a nagyon különböző növényfajok (Bonham 2013; Morrison 2016), például a kis virágokkal rendelkező apró nefelejcs (*Myosotis stricta*) virágai sokkal kevésbé észrevehetőek, mint a nagy fészkes virágzatú borzas peremizs (*Inula hirta*). További hátrány, hogy a bejárásos becsléssel mintavételenként nem becslünk szórást, mivel így csak egy adatot jegyzünk fel növényfajonként. Amennyiben a bejárt területet több részre osztjuk, és azokat külön mintázzuk, azzal finomíthatjuk a módszert (pl. információt kaphatunk a területen belüli variabilitásról).

Összességében, szerintünk a bejárásos becslés időráfordítás arányosan jó eredményeket adott. A mintavétel pontosabbá tételével jelentősen fejleszthető lenne ez a módszer. A gyakoriságbecsléshez konkrét számértékek rendelkezhetők, például Carvell et al. (2007) módszerét használva: 0 tő: 0;  $\leq 25$  tő: 1; 26–200 tő: 2 stb., vagy még inkább egyenlő távolságokat, vagy logaritmusos skálán egyenlő távolságokat használva a kategóriák között (Stefanescu 1997; Elzinga et al. 1998). Egyenlő távolságú kategóriák (intervallumskála) könnyebben, megbízhatóbban kezelhetőek matematikailag is. A kategóriák számát az adott vizsgálathoz érdemes igazítani, és valószínűleg mindig van egy mintavételi szempontból optimális kategória szám (Hahn & Scheuring 2003). A durva felbontású bejárásos becslés ajánlható olyan esetben, amikor más időigényes módszerek (pl. kvadrátos mintavétel) nem alkalmasak (pl. mézelő növények méhészek által történő felmérése során).

A kvadrátos módszer a virággyakoriságot jobb felbontással, bár jóval nagyobb időráfordítással becsli, mint a bejárásos becslés. A kvadrátos (vagy akár transzektes) becslés során számos mintavételezési döntést kell hoznunk, például a kvadrátok elhelyezése, azok mérete és formája, a mintavételi egységek szélének megfelelő definiálása, a leszámított változó típusa, a becslés kívánt precizitása. Ezek eldöntését segíthetik előzetes felmérések. A módszerek többségét Elzinga et al. (1998); Gibson (2002); valamint Bonham (2013) ismertetik, javaslataikat érdemes figyelembe venni a beporzók táplálékforrásának mintavételezésekor is. Véleményünk szerint leginkább a használt kvadrátok számát kellene jól megválasztani: kevés kvadrát a kis mintavételi lefedettség miatt rosszul becsülheti a virággyakoriságot, főleg ritka és csomókban virágzó növényfajok esetén. Megoldás lehet, ha növeljük a mintavételi egység méretét, vagy az alakját négyzetesről hosszúkás téglalapra változtatjuk, Elzinga et al. (1998) és Bonham (2013) szerint így heterogén területek aggregált

feltjai kisebb hibával mintavételezhetőek. Az általunk használt 36 darab (2,4%-os lefedettséget eredményező) kvadrát mennyisége kevesebb volt, mint az a becslésünk szerint átlagosan szükséges lett volna (94 darab, 6,3% fedettség). Egy homogénebb biotópban, mint amilyenek egyes mezőgazdasági területek, ennél kevesebb mintavételi egység is elég lehet.

### **3.3.3.3 Időbeli virágkínálat változás**

Az első virágokat korábban találtuk meg a bejárásos becsléssel, mint a kvadrátos mintavétellel, bár növényfajonként nagy volt a szórás. A korábbi detektálás valószínűleg annak tudható be, hogy a kvadrátok a rét viszonylag kis (2,4%) részét borították, a terület vegetációjának térbeli heterogenitásához képest. Emellett a bejárásos becsléssel az egyik mintavételező személy ugyan kicsivel, de korábban találta meg az első virágokat, mint a másik mintavevő, ami valószínűleg arra példa, hogy a terepi tapasztalat hatással van a mintavételre. Nem találtunk eltérést a csúcsvirágzás becslésében sem a mintavevők, sem a két módszer között, ami alapján úgy tűnik, hogy a csúcsvirágzás megbízhatóbb becslése a virágkínálat időbeliségének, mint az első virágzás (lásd még: Miller-Rushing et al. 2008). A bejárásos becsléssel egy kis réten valószínűleg az összes virágzó faj hamarabb megtalálható, még akkor is, ha nagyon heterogén a terület. Ezzel ellentétben, a kvadrátos módszerrel pontosabban lehet becsülni az időbeli változást.

A napi virággyakoriság változás kb. 6% volt, ami gyors szezonon belüli változást jelent, erre más korábbi tanulmányok is felhívják a figyelmet, de a sebesség eltérő lehet élőhelyek között, és akár évszakonként is változhat (Kubo et al. 2008; Bagella et al. 2013). Mivel a beporzóknak követniük kell az időbeli változásokat (Goulson 1999; Potts et al. 2004; Kubo et al. 2008), így az ezt vizsgáló mintavételek során megfelelő intervallummal érdemes mintázni a virágkínálatot. A mi vizsgálatunk esetén a három napos mintavételi intervallum a céljainknak megfelelőnek tűnt.

A két vizsgált beporzó-táplálékforrás mintavételi módszer sok tekintetben hasonló eredményeket adott, de számos esetben egymáshoz képest nagy szórással becsült. A bejárásos és kvadrátos mintavétel is alkalmazható és ajánlható a jövőben, azok részleteit minden esetben az adott vizsgálat kérdéseire igazítva, de véleményünk szerint szükség lenne a mintavételi metodológiák további fejlesztésére is.

### 3.4 Következtetés és ajánlások

A beporzó rovarok táplálékkínálatának mintavételezésével kapcsolatban két vizsgálatot mutattunk be a fentiekben. A módszertani irodalmi áttekintésben csak mérsékelt égövi füves területeket vizsgáló tanulmányokkal foglalkoztunk; az esettanulmányban pedig egyetlen rétet vizsgáltunk egy–másfél hónapos periódusokban. A következő ajánlásokat ezek ismeretében érdemes szemlélni (például trópusi területeken számos más itt nem tárgyalt kritériumnak kell megfelelni). Módszertani ajánlások szükségesek, mivel a virágok nyújtotta források mintavételezéséhez nem sok ilyet találhatunk (Frankl et al. 2005; Hegland et al. 2010; Hicks et al. 2016), annak ellenére, hogy a botanikai módszerek nagy tárháza áll rendelkezésünkre (Elzinga et al. 1998; Gibson 2002; Bonham 2013).

Amennyiben beporzók táplálkozásával, vagy azzal bármilyen szinten összefüggő kérdést vizsgálunk, táplálékforrásaik minőségének és mennyiségének tér- és időbeli előfordulását mintavételezni kell. A módszernek a vizsgálat céljához és a vizsgált rendszer komplexitásához (térbeli heterogenitáshoz, szezonalitáshoz, a vizsgált beporzók számához és típusaihoz, stb.) jól kell illeszkednie (Kearns & Inouye 1993; Hegland et al. 2010). A virágkínálat mintavételezésének megfelelő megtervezéséhez érdemes ismerni a vizsgált beporzó fajok fenológiáját és mozgáskörzetének méretét.

Gyakran alkalmazzák forrás-kínálat becslésére a fajok számát, pl. a beporzók fajgazdagságát magyarázandó (Ebeling et al. 2008; Kitahara et al. 2008), de önmagában a növény-fajlista nem ad jó becslést a források elérhetőségéről (Hegland & Boeke 2006). Bár a különböző módszerek eltérő eséllyel találják meg a virágzó fajokat és különböző hibával becslik azok gyakoriságát, mégis úgy gondoljuk, hogy valamiféle (minél jobb) forrás-gyakoriság becslésre szükség van a növény-beporzó kapcsolatok vizsgálata esetén. Például egy jelenlét-hiány feljegyzéshez lehet olyan kategóriás virággyakoriság becslést rendelni, amilyen az általunk is használt bejárásos becslés, vagy sáv-transzektet használva, a leszámlált változót durva skálán becsülve (Carvell et al. 2007). Továbbá nem csak a gyakori növényfajokat érdemes mintavételezni, ahogy azt számos vizsgálat teszi (Hegland et al. 2010), hanem egyes ritka fajokat is, hiszen fontos szerepet játszhatnak speciális és/vagy ritka pollinátorok táplálékként (Bosch et al. 2009). Segíthet megtalálni az összefüggéseket a forrás elérhetőség és a táplálkozás között, ha ugyanazt a mintavételi egységet használjuk a beporzók megfigyelésére és a virágkínálat becslésére (Rusterholz & Erhardt 2000; Hegland & Totland 2005). A ritkán előforduló, de adott beporzó által gyakran látogatott források megtalálásában segíthet, ha megfigyeljük a beporzó viselkedését, de a közvetett értékek (pl. pollen mennyiség a mézben, vagy a beporzón; Hinners & Hjelmroos-Koski 2009; Aronne et al. 2012) nem becslik megfelelően a virágkínálatot.

Mivel a mintavétel különböző szempontjai egymással csereviszonyban állnak, a

mintavétel megtervezése során fontos eldönteni, hogy a mintavételre szánható erőforrásokat hogyan osszuk be térben és időben úgy, hogy jó felbontású, megbízható eredményeket kapjunk. A mérsékelt égövön található természetközeli életközösségek heterogének, a növény-beporzó közösségekben a virágok és a beporzó rovarok is aggregáltan fordulnak elő (Elzinga et al. 2007; Hatfield & Lebuhn 2007; Kubo et al. 2008; Fründ et al. 2011; Bagella et al. 2013), ez a heterogenitás hat a minimálisan szükséges mintavételi lefedettségre. Amennyiben a mintavétel fedettsége alacsony, úgy az alkalmazott módszer a legtöbb fajt nagy hibával fogja becsülni (Hegland et al. 2010). Ráadásul, nemcsak a ritka, hanem akár a gyakori fajokat is rosszul becsülhetjük, ha azok térben nagymértékben aggregáltak, különösen, ha csak kis részét mintavételezzük a területnek. Esettanulmányunk eredményei azt sugallják, hogy nagyobb mintavételi fedettséget kellene alkalmazni: mind az áttekintett tanulmányokban talált 0,69%-os medián mintavételi fedettség, mind az esettanulmányban használt 2,4%, alatta van a becslésünk szerint az élőhelyünkön átlagosan szükséges 6,3%-os, és a standard botanikai 5–10%-os ajánlott mintavételezendő borítási értéknek (Bonham 2013). Több ilyen irányszámot nem találtunk, és Bonham (2013) sem indokolja meg, hogy mi alapján tesz ajánlást. A kívánt mintavételi lefedettség aránya nagymértékben függ a vegetáció heterogenitásától, így eltérő élőhelyeken különböző befektetésre lehet szükség. A lefedettség arányát minden esetben előtanulmány alapján érdemes meghatározni, részben mivel a mintavételi lefedettség értékét túl magasra sem érdemes állítani a befektetendő munka mennyisége miatt, részben élőközösség-védelmi, etikai megfontolások miatt sem (Farnsworth & Rosovsky 1993; Costello et al. 2016).

Az idő sokszor limitál, Walker (1970) például azt találta, hogy trópusi területen a botanikai mintavétel precizitása 4–5 óra elteltével jelentősen csökken. Ehhez képest Kearns & Inouye (1993) vizsgálatban 12 órára volt szükség 25 darab 2×2 méteres kvadrátban a virágok leszámolásához. Nekünk körülbelül egy óráig tartott 20 kvadrátban leszámolni a virágzó töveket. 36 kvadrátot használtunk az esettanulmányunkban, de átlagosan 94-re lett volna szükség, ami kb. 5 óráig tartott volna, az általunk vizsgált 0,6 hektáros területen. Ezzel szemben a bejárásos becslés egy óráig tartott ugyanezen a területen, és tapasztalataink alapján nagyobb vizsgálati területen is idő-hatékonyan alkalmazható.

Jó lenne minél több időt és energiát szánni a terepmunkára, és minden szempontot figyelembe vevő, nagy felbontású, jó térbeli lefedettségű, megfelelő időközű mintavételt használni. Alkalmas lehet erre különböző módszerek kombinált használata. Például egyszerre használva a kvadrátos (vagy transzektes) és bejárásos (vagy ahhoz hasonló lásd pl. Stefanescu 1997; Goulson & Darvill 2004) mintavételeket, ez segíthet optimalizálni a mintavételi ráfordítást és növelni a tér-időbeli felbontást. Jó megoldás lehet a módszerek kombinálása, ha nem tudunk több energiát fektetni abba, hogy jóval nagyobb lefedettséggel

mintavételezzünk kvadrátok segítségével.

A mintavételi egységek alakja és mérete jelentősen eltérhet és meghatározhatja a módszer reprezentativitását. Habár a hosszabb alakú kvadrátok segíthetik az aggregált fajok pontosabb becslését (Elzinga et al. 1998; Bonham 2013), ennek ellenére a vizsgált tanulmányokban nem találtunk érveket, hogy miért adott típusú, alakú mintavételi egységet használtak. Nem lehet akármilyen nagy a kvadrát, vagy széles egy transzekt, mivel a kis virágok nehezen vehetőek észre a nagy kvadrátban, valamint a túl széles transzektok szélei felé (Kearns & Inouye 1993). A kvadrátba való belépés a taposás miatt kerülendő. Így a kb. 2 méternél szélesebb mintavételi egységek nem ajánlhatóak.

Fontos a leszámított változó típusa is, és már a mintavétel megtervezésénél gondolni kell erre. Az általunk a kvadrátos módszer során használt virágzó tőszám talán nem a legjobb választás, mivel a kapott értékek fajok között kevésbé feleltethetőek meg egymásnak, ellenben elég egyszerűen számolhatóak. A legjobb mintavétel az lenne, ha direkt mérnénk a nektár- és pollen mennyiséget, de ez természetes körülmények között, táji léptéken a legtöbb esetben nem megoldható. Nagyobb táji léptékű virággyakoriság-becslés mellett a nektár és pollen-mennyiséget akár csak kis részletességgel (fajonként néhány egyedben) mérve, vagy szakirodalomból kigyűjtve, egymást kiegészítő módszert lehet kidolgozni. Amennyiben a táplálék mennyiség ilyen típusú mérése nem kivitelezhető, úgy a beporzó szempontú virág-egység lehet alkalmas leszámított változó. A leszámított változó típusa függ a vizsgálat kérdésétől, így nem tudunk egyértelműen ajánlani egyet ezek közül. A zöld növény borítás becslését a beporzó-táplálékkínálat felmérés esetében kerülendőnek tartjuk, mivel ez számos növényfaj esetében rendkívül rossz becslése a virágok által termelt forrásoknak. Ennek ellenére az áttekintett tanulmányok 7,7%-ban ezt használták és Frankl et al. (2005) beporzók táplálékforrásának mintavételezésére kidolgozott módszere is ezen alapul.

A virágzás gyors időbeli folyamat (lásd az esettanulmányunk 3.3.2.3. részét: a napi virággyakoriság változás kb. 6% volt), ami jelentős hatással van a beporzókra is (Goulson 1999; Potts et al. 2004; Kubo et al. 2008). Ennek ellenére ezeket az időbeli változásokat a mintavétel tervezésnél a legtöbb vizsgálat nem veszi figyelembe. A gyors változásokhoz képest ritka időközzel ismétlődnek a mintavételek. Az a mintavételi csereviszony, hogy az időintervallum nő, ha több területet mintavételeznek, azt támasztja alá, hogy a nagyobb mintaszám elérése a mintavétel időbeli ismétlési gyakoriságának rovására mehet. Hegland et al. (2010) tanulmányával szemben, akik azon a véleményen vannak, hogy évenként kevés, akár egy mintavételi alkalom elegendő lehet a pollinációs hálózatok megértéséhez, mi azt javasoljuk, hogy az ilyen gyorsan változó közösségeket érdemes az áttekintett tanulmányokban talált 30 napos medián értéknél jóval sűrűbben mintavételezni. Az optimális

mintavételi intervallum életközösségenként változhat és azt a vizsgálat célja is meghatározhatja. A jobb időintervallumú becslésre is megoldás lehet, ha több módszert kombinálunk, vagy a bejárásos módszert alkalmazzuk, mivel a jobb térbeli lefedettség miatt előbb találja meg egy faj legelső virágait, bár a kvadrátos módszer megbízhatóbban becsli a virágzási dinamikák során történő gyakoriság változásokat.

Hosszútávú, sokéves vizsgálatokra lenne szükség, hogy elkerüljük a túl rövid időintervallumok mintavételezése során fellépő torzító hatásokat, hogy ne csak egy-két év nagy eséllyel (pl. szélsőséges időjárás miatt) kiugró eredményei alapján vonjunk le következtetéseket. Egyetértünk Westphal et al. (2008) tanulmányával abban, hogy az egy-két éves vizsgálatok csak egy pillanatképet mutatnak a növény-beporzó kölcsönhatásokról, és ez nem elegendő ilyen komplex rendszerek megértéséhez. Véleményünk szerint szükség lenne még további tanulmányokra, melyekben a szezonon belüli és évek közti változások mértékét tovább vizsgálják annak érdekében, hogy meghatározzák az ilyen gyorsan változó rendszerek megalapozott kutatásához szükséges minimum feltételeket (pl. hány szezon és milyen sűrű mintavételi intervallum az ami már megbízható, korrekt eredményeket adhat).

A távérzékeléses módszerek, például drónokra szerelhető nagy felbontású-, multi-spektrális kamerák (Peña-Barragán et al. 2007; Bakó et al. 2014) segíthetnek, hogy a jövőben teljesen megváltozzon a beporzók táplálékforrásának mintavétele, becslése. Néhány beporzót vizsgáló tanulmányban már korábban is használtak távérzékeléses módszereket, hogy a táplálékforrást vagy az élőhely minőségét becsüljék táji skálán (Osborne et al. 2008; Henry et al. 2012), vagy time-lapse fényképezéssel virágzásdinamikát mintavételezzenek (Crimmins & Crimmins 2008). Ezeknek a módszereknek még nem elég jó a felbontásuk ahhoz, hogy a virágkínálatot jól tudják becsülni, például képtelenek észlelni a vegetációban „rejtőzködő” kis méretű virágokat. Ezért úgy gondoljuk, hogy a tradicionális mintavételi módszereket is érdemes még fejleszteni. Az irodalmi áttekintőnk és a két módszert összehasonlító esettanulmányunk következtetése is az, hogy olyan átfogó terepi módszertani vizsgálatra lenne szükség, amiben közösség szinten számos beporzó-táplálékforrás mintavételi módszert (ide értve új távérzékeléses módszereket is), több protokoll szerint összehasonlíttatának és az előnyöket, valamint hátrányokat kiértékelnék. Így lehetne egy-egy jól kidolgozott módszert ajánlani.

## 4 Kis Apolló-lepkék nektárnövény használata

### 4.1 Bevezetés

A táplálkozás jelentős hatással van az állatok túlélésére és reprodukív sikerére (Stephens et al. 2007). A táplálékforrások elérhetősége, tér- és időbeli változatossága befolyásolja a fogyasztók viselkedését, az egyedek túlélését, a populációk méretét, és ennek következtében a közösségek összetételét (Steffan-Dewenter & Tscharnitke 2002; Stephens et al. 2007; Curtis et al. 2015). Az állatok a táplálék-szükségleteiknek megfelelően, valamint a lehetőségekhez mérten válogatnak a táplálékforrások között. Noha számos hipotézis létezik, ami jól magyarázza a táplálkozás és a források közti összefüggéseket (Pyke et al. 1977; Wilson 1998; Goulson 1999; Stephens et al. 2007), nem minden részletét ismerjük és értjük még a táplálkozási viselkedésnek. Limitált például a tudásunk a térben és időben gyorsan változó ökológia rendszerekről, például a növény-beporzó kölcsönhatásokról (Kubo et al. 2008; Olesen et al. 2011; Bagella et al. 2013; Dicks et al. 2013), pedig a táplálkozási stratégiák terén igen változatos és jól vizsgálható példákat találhatunk itt (Kearns & Inouye 1993; Goulson 1999; Willmer 2011). Táplálkozás közben a viráglátogató fajok közül például egyes lepkék könnyen megfigyelhetőek, jó minőségű adatok gyűjthetőek róluk, így jó modell-állatok lehetnek (Lebeau et al. 2017).

#### 4.1.1 Lepkék táplálkozása és virágok nektár termelése

A lepkék többsége hernyóként herbivór, lárvális tápnövényeiket fogyasztják, lehetnek mono-, oligo- és polifágok is (Schoonhoven et al. 2005). Imágóként a legtöbb faj a virágos növények által termelt nektárokat fogyasztja, és fontos beporzói lehetnek egyes növényfajoknak (pl. a mély virággal rendelkező fajoknak (Johnson & Bond 1994; Conner et al. 1995; Wardhaugh 2015); pl. egyes szegfűféléknek *Caryophyllaceae*, Jennersten 1988; Bloch et al. 2006). Egyes lepkefajok számára további táplálékforrások lehetnek még erjedő gyümölcsök, növényi nedvek, sár, ürülék, vér, vagy szemváladék (Krenn 2000; Hilgartner et al. 2007; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Stang et al. 2009). Nem minden faj táplálkozik imágó állapotban, vannak fajok, melyek csak a lárva stádiumban felhalmozott tápanyagokból élnek (May 1992; Boggs & Freeman 2005; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Willmer 2011). A többféle, eltérő (lárva és imágókori) forrásból származó táplálék valószínűleg változatos fehérje, szénhidrát és ásványi anyag forrásokat biztosít (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A nappali lepkék lárva- és imágókori táplálkozása, a különböző periódusokban elért táplálék minősége és mennyisége egyaránt hatással lehet az élettartamra és a szaporodási sikerre (Boggs 1997; O'Brien et al. 2004; Mevi-Schütz & Erhardt 2005; Cahenzli & Erhardt 2013; Lebeau et al. 2016).

Az imágók válogatnak a kínálatból (Bałkowski & Boroń 2005; Erhardt & Mevi-Schütz

2009; Thomas & Schultz 2016), rendszeresen ugyanazon a nektárnövény-fajon táplálkoznak időben egymás után (Lewis 1989; Goulson & Cory 1993; Erhardt & Mevi-Schütz 2009), de képesek igazodni a dinamikusan változó forrásokhoz is (Kandori & Ohsaki 1996; Stefanescu 1997; Blackiston et al. 2011; Hantson & Baz 2011). Utóbbi a megfelelő táplálékbevitel miatt fontos, míg az első inkább a növények számára hasznos, mert így van esély a megporzásra (Andersson 2003; Willmer 2011), de ez növelheti a lepke táplálkozási hatékonyságát is, mert csökken a kezelési idő (az az átlagos időtartam, amíg egy virágból a lepke táplálékhoz jut), ha nem kell két egymást követő táplálkozás között váltogatni a nektár eléréséhez szükséges mozdulatsort (Goulson et al. 1997). A lepkék a beporzó tevékenységükkel hatnak a magprodukcióra, és ezáltal a következő évek nektárnövény kínálatára is (Kunin 1997; Mahoro 2002; Elzinga et al. 2007; Nicolson et al. 2007). Egyes lepkék imágókori egyedszámát, tér- és időbeli eloszlását a nektárnövények nagyobb mértékben befolyásolják, mint a lárvakori tápnövények (Wäckers et al. 2007; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Pradel & Fischer 2011). A lágyszárú növénytársulások fajgazdagsága az imágók számára nyújtott táplálékkínálaton keresztül befolyásolja a nappali lepke közösségek diverzitását (Kitahara et al. 2008; Kubo et al. 2008; Wallis De Vries et al. 2012). Visszacsatolásként pedig a lepkepopulációk egyedszám-változásai, a beporzáson és így a magprodukción keresztül jelentős mértékben befolyásolhatják nektárforrásaik populációméretét (Potts et al. 2010; Wallis De Vries et al. 2012; Binkenstein et al. 2013).

A lepkék és táp-, illetve nektárnövényeik közti kapcsolatokat koevolúciós folyamatok alakítják (Alexandersson & Johnson 2002; Whittall & Hodges 2007; Briscoe et al. 2013). A táplálkozási stratégiák változhatnak fajok, populációk, generációk, ivarok és egyedek között (Jennersten 1984; Boggs 1988; Kandori & Ohsaki 1996; Rusterholz & Erhardt 2000; Baz 2002; Tudor et al. 2004; Ezzeddine & Matter 2008; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Tiple et al. 2009; Bąkowski et al. 2010; Pohl et al. 2011; Hagbery & Nieh 2012; Thomas & Schultz 2016). A fiziológiai állapot (pl. életkor, testtömeg, raktározott tápanyag mennyisége) is befolyásolhatja a nektárnövény választást (May 1992; Rusterholz & Erhardt 2000; Goverde et al. 2008). A nektárnövény választásban öröklött és tanult viselkedéselemek is szerepet játszhatnak. A lepkéknek lehet genetikailag rögzült preferenciája például a virágok színére, alakjára és méretére, valamint a nektár kémiai összetételére (Ômura et al. 1999; Andersson 2003; Bąkowski & Boroń 2005; Ômura & Honda 2005; Filella et al. 2013). Emellett képesek tanulással új színekhez, illatokhoz információt (pl. táplálékforrást) társítani (Kandori & Ohsaki 1996; Kinoshita et al. 1999; Weiss & Papaj 2003; Blackiston et al. 2011), és képesek bizonyos források minőségi és mennyiségi változásaihoz igazodni, például megtanulni elkerülni a már nem profitábilis forrásokat (Rodrigues et al. 2010). Az egyes fajok preferenciája, memóriája, tanulási képességei és érzékelő rendszerei is eltérőek lehetnek



(Briscoe & Chittka 2001; Menzel 2001; Awata et al. 2010). A nappali lepkék többsége hierarchikusan tájékozódik: távolról vizuálisan a színes virágfoltokat keresi, míg a virágok közelében, már az illatok alapján dönt arról, hogy mely virágokból próbál táplálékhoz jutni (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Egyes fajok táji léptéken illatok alapján is tájékozódnak (Öckinger & Van Dyck 2012). A nappali lepkék érzékelik a fény UV-tartományának egy részét és a polarizációs fényt is (Bandai et al. 1992; Kelber 1999; Briscoe & Chittka 2001; Matsushita et al. 2012). Ezeknek és további, az ember által nem érzékelhető tulajdonságoknak szerepe lehet a lepkék viráglátogatásában.

A nappali lepke imágók alapvetően vizet és szénhidrátokat, valamint aminosavakat, szterolokat, vitaminokat és ásványi anyagokat igényelnek (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A rátermettséget a víz és a cukor mellett a nektárok aminosav tartalma is növelheti (Hill 1989; Mevi-Schütz & Erhardt 2005; Cahenzli & Erhardt 2013). A legfontosabb nektár összetevők a víz mellett a szacharóz, glükóz, és fruktóz, valamint kisebb mennyiségben az aminosavak, zsírok, olykor toxikus alkaloidok és antioxidánsok (pl. aszkorbinsav; Baker & Baker 1983; Nicolson et al. 2007; Abrol 2011). A nektár ízét a benne található különféle cukrok és aminosavak egymáshoz viszonyított aránya határozza meg, a lepke porozta növények nektárjai a cukrok közül elsősorban szacharóz többlettel rendelkeznek (Baker & Baker 1983; Erhardt 1992; Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A virágok által termelt nektár 7–70%-ban cukrokat tartalmazó vizes oldat (Nicolson et al. 2007, más források alapján: 15–75% Abrol 2011, vagy 3–75% Halmágyi & Keresztesi 1991). A lepkék aktívan szívják fel a nektárt. A nektár cukorkoncentrációjának növekedésével nő annak energiatartalma, de viszkozitása is, ami miatt nehezebbé válik a felvétele, így túl sűrű nektárt nem képesek fogyasztani (Kim et al. 2011). A lepkék számára a nektár optimális koncentrációja 20–45%-os (Kim et al. 2011; Willmer 2011).

A virágonként termelt nektár összetétele és mennyisége növényfajok között eltér, genetikailag részben meghatározott. A termelt nektár mennyisége nagyon változatos lehet, a beporzó rovar becsapó, nektárt nem termelő növényektől (Gilbert et al. 1991), akár a néhány millilitert termelő, denevér beporzású növényekig (Nicolson et al. 2007; Willmer 2011; Hicks et al. 2016). Fontos eltérések lehetnek növényfajokon belül is, a virág kora, a napszak, az időjárás, a táplálkozók száma és a terület függvényében is (Baker & Baker 1983; Nicolson et al. 2007; Farkas et al. 2012). Még számos növényfaj nektártermeléséről, a minőséget és mennyiséget meghatározó környezeti tényezőkről sem rendelkezünk részletes, vagy sokszor semmilyen ismerettel (Nicolson et al. 2007).

A virágpór (pollen) a portokban képződő, hímivarsejtet tartalmazó képlet, elsősorban fehérjéket, aminosavakat (7-30%), szénhidrátokat, vizet, olajokat, ásványi sókat, vitaminokat tartalmaz (Halmágyi & Keresztesi 1991; Nicolson et al. 2007; Willmer 2011). Számos

beporzó faj fontos tápláléka, de nem jelentős mint lepke táplálék, csak kevés pollent is fogyasztó lepkefajt ismerünk (O'Brien 2003; Erhardt & Mevi-Schütz 2009).

#### **4.1.2 Egyedszintű táplálkozási mintázatok**

A viráglátogatók táplálkozását több szinten is lehet vizsgálni és a szintek szerint változhat, hogy milyen kérdésre kaphatunk választ. A térbeli szintek lehetnek a néhány centiméteres felbontástól (pl. egyedi virágok, az abból kiszívható nektár mennyisége, és a megszerzéséhez befektetett energia), az adott viráglátogató maximális mozgáskörzetén át (pl. élőhely), a pollinációs hálózatok életközösségében betöltött szerepének felbontásáig (Dennis 2010; Hegland et al. 2010; Bauder et al. 2011; Pradel & Fischer 2011). Az időbeli szintek lehetnek az egyes táplálkozási alkalmak felbontásától, egy populáció teljes repülési időszakának vizsgálatán keresztül, az evolúciós változások észlelésének skálájáig a vizsgálni kívánt kérdés szerint eltérőek (Menzel 2001; Pohl et al. 2011; Miller-Struttman et al. 2015). A növény-beporzó rendszerek megértéséhez azok a kutatások lehetnek megfelelőek, melyekben sok különféle háttérváltozót lehet vizsgálni egyszerre, ugyanis a viráglátogatóknak is több információ („virág reklámok”) alapján kell kiválasztaniuk a legkifizetődőbb forrást (Goulson 1999; Ômura et al. 1999; Carreck & Williams 2002; Andersson 2003).

A növény-beporzó életközösségek számos különböző igényvel rendelkező faj alkotta rendszerek. A különböző fajoknak és adott fajokba tartozó egyedeknek „együtt kell tudniuk élni” (koegzisztencia), de versengenek egymással, ha a nicheik bármilyen mértékben átfednek (Hardin 1960; Ranta & Lundberg 1980; Grant & Grant 2014). A különböző fajok akkor tudnak térben és időben együtt élni, ha nicheik közt nem nagy az átfedés. Egy faj, egy populáció egyedei szintén lehetnek egymás versenytársai, ezért egyes tulajdonságokban valószínűleg eltérnek, különböző nicheket használhatnak, és nem osztoznak a környezet minden egyes komponensén (Wilson 1998). Ennek következtében számos generalista populáció specialista egyedekből áll, minden egyedi niche kis része a populációs nicheknek. Ezt egyedszintű specializációnak (“individual specialisation”) nevezik (Wilson 1998; Araújo et al. 2011; Fodrie et al. 2015). Az „egyedi specialista” egy olyan egyed, mely egy adott forrás szűkebb terjedelmét használja a teljes populációhoz képest (ez a populációs trendtől való egyedi eltérés). Szűkebben ezt csak akkor hívják egyedszintű specializációnak, ha nem ivari, életkori vagy morfológiai okok miatt alakul így (Bolnick et al. 2003). Egyre növekvő számú tanulmány foglalkozik az egyedszintű specializációval (Bolnick et al. 2003; Araújo et al. 2011), melyek közül talán a forráshasználat (táplálkozási viselkedés) szolgáltatja a legjobb és leggyakrabban használt példákat (Araújo et al. 2011). Annak ellenére, hogy a forráshasználat egyedszintű döntésektől függ, csak néhány tanulmány ad részletes

betekintést a táplálkozási mintázatok tér- és/vagy időbeli változásába (Wilson 1998; Bolnick et al. 2003; Araújo et al. 2011; Novak & Tinker 2015). A korábbi pollinátorokkal foglalkozó vizsgálatok legtöbbször populációs szinten vizsgálta a viráglátogatók táplálkozási mintázatait, pedig a populációs mintázatok minden esetben egyedszintű mintázatokból állnak össze. Az egyedek preferenciája és étrendje eltérhet ugyanazon az élőhelyen és időperiódusban (Kandori & Ohsaki 1996; Dukas 2008; Hagbery & Nieh 2012), ezáltal fontos szerepe lehet ökológiai, viselkedésbiológiai összefüggésekben. Egyedszintű elemzések hiányában sok esetben nem biztos, hogy a legjobb következtetéseket vonjuk le, például populációs léptéken generalista mintázatot okozhat generalista egyedek, de akár eltérő forrásokra specializálódott egyedek összessége is.

Az egyedszintű specializáció jellemzésére különböző indexeket használnak (Roughgarden 1972; Bolnick et al. 2002; Araújo et al. 2008), melyek hasonló módon becslik az egyedek közti eltéréseket, de fontos ható tényezőket nem tudnak figyelembe venni, ilyen lehet például az idő hatása (Fodrie et al. 2015; Novak & Tinker 2015). Az időbeli változatosság különösen fontos lehet olyan populációkban, ahol az egyedek jelenlétének időpontja eltér, és a források időben gyorsan változnak. Valószínűleg kevésbé jelentős azokban az esetekben, amelyekben az egyedek időbeli jelenléte közel azonos, és élettartamuk hasonlóan hosszú, mint a populáció jelenléte, és/vagy a források változásának tempója ehhez képest lassú. Az utóbbira jó példák lehetnek a hosszú élettartamú gerincesek, melyek teljes élettartam alatti táplálkozási repertoárját nem határozzák meg a szezonális változások, így az egyedeket összehasonlítva az időbeliség várhatóan nem okoz jelentős különbséget (Knudsen et al. 2010; Novak & Tinker 2015; de lásd: Tinker et al. 2008; Kernaléguen et al. 2015). Az időbeli változás fontos lehet például a beporzó rovarok forráshasználatánál olyan esetekben, ahol az egyedek viszonylag rövid ideig élnek, és a teljes populáció hosszabb ideig van jelen, mint egy-egy egyed, és ahol a táplálékkinálat is gyorsan változik (Heinrich 1979; Dukas 2008; Hagbery & Nieh 2012; Ogilvie & Forrest 2017). A virág kompozíció sok esetben gyorsan változik a repülési időszak alatt, így a különböző egyedek különböző táplálékforrásokkal találják szemben magukat és ez feltehetően növeli az egyedek közti különbségeket. Ilyenkor valószínűsíthető, hogy a populációs trendtől való eltérés egy része magyarázható például az egyedek közti időbeli eltolódással (Tur et al. 2014; Ogilvie & Forrest 2017). Ennek következtében az a hipotézisünk, hogy az egyedszintű specializációt okozhatja időbeli fragmentálódás („temporal fragmentation” lásd: Nowicki et al. 2005; Bubová et al. 2016), és/vagy reprodukciós aszinkronizálódás is (Calabrese & Fagan 2004; mindkét elmélet az egy populációt alkotó egyedek közti időbeli eltérésekről, a különböző időben való kelésről és elpusztulásról és azok hatásairól szól).

Bolnick et al. (2003) és Araújo et al. (2011) szerint az egyedszintű vizsgálatok új

utakat nyithatnak a táplálkozási stratégiák megértésében, mivel egyelőre keveset tudunk az egyedek közti különbségeket meghatározó környezeti tényezőkről (Tremmel & Müller 2013; Kralj-Fišer & Schuett 2014). Eddig csak néhány tanulmány vizsgálta a rovarok egyedszintű viselkedési mintázatait: például vizsgálták a konzisztens viselkedést különböző szituációk esetén, amire személyiségként („personality”) hivatkoznak (Bolnick et al. 2003; Gyuris et al. 2011; Tremmel & Muller 2013; Kralj-Fišer & Schuett 2014), ez hasonló fogalom az etológiában, mint az egyedszintű specializáció az ökológiában (lásd: Dall et al. 2012; Toscano et al. 2016). Ilyen egyedszintű viselkedésbeli eltéréseket találtak már poszméheknél az újonnan megjelenő táplálékforrás használatában (Muller et al. 2010), házi méheknél a virágok megtalálásában, táplálékgyűjtés sebességében és pontosságában, a látás és szaglás alapján történő döntések gyorsaságában (Muller & Chittka 2008; Chittka et al. 2009; Muller et al. 2010; Tur et al. 2014). Csak néhány vizsgálat foglalkozik a lepkék természetes körülmények közötti egyedszintű táplálkozási mintázataival (Tudor et al. 2004; Ezzeddine & Matter 2008; Pohl et al. 2011).

#### **4.1.3 Lepkéket veszélyeztető tényezők**

A természetvédelemben az egyik legnagyobb probléma a biodiverzitás csökkenése, melynek fő oka az emberi hatások okozta élőhelypusztulás és feldarabolódás (Debinski & Holt 2000; Van Dyke 2008). A természetes élőhelyek feldarabolódása és az élőhelyek közti kapcsolatok eltűnése veszélyezteti az erre érzékeny fajok populációit (ide tartoznak a beporzó rovarok is; Kearns et al. 1998). A jelenlegi tájhasználat okozta virággyakoriság és növényfaj-gazdagság csökkenés jelentős szerepet játszhat az európai füves élőhelyek beporzóinak fajgazdagságbeli és állományméretbeli csökkenésében (Potts et al. 2010; Wallis De Vries et al. 2012). Valószínűleg ennek következtében csökken világszerte a beporzó rovarok száma, ez pedig veszélyezteti a természetes, valamint a mezőgazdasági ökoszisztémák stabilitását (Potts et al. 2010; Burkle et al. 2013). Mivel a beporzó rovarok és a hozzájuk kötődő növények között szoros kapcsolat van, már a kis változások is (pl. egyedszám változás, időbeli eltolódás) jelentős hatással lehetnek egész közösségekre. A növény-beporzó közösségeket ezért rendkívül sebezhetőnek tartják (Kearns et al. 1998; Potts et al. 2010; Nilsson et al. 2013), egyes vizsgálatok ezzel szemben azt mutatják, hogy a pollinációs hálózatokban viszonylag sok redundancia van, ugyanis a beporzó rovarok jelentős része generalista, így képesek helyettesíteni egymást (Bartomeus et al. 2013; Benadi et al. 2014). A klímaváltozás erőteljes hatással van a beporzó rovarokra és a növénypopulációkra egyaránt, de a változások irányai eltérőek lehetnek a különböző organizmusok esetében (Parmesan et al. 1999; Peñuelas et al. 2002; Høye et al. 2007; Kuussaari et al. 2007). Ilyen eltérés hatására időbeli szétcsúszás jöhet létre a növények és beporzók fenológiájában

(Parmesan et al. 1999; Høye et al. 2007; Memmott et al. 2007). Ezeknek a változásoknak a hatásmechanizmusait alig vizsgálják, így a klímaváltozás hatásai akár teljes ökoszisztémákra rosszul becsültek lehetnek (Wilson & Maclean 2010).

A természetvédelem egyik prioritása a nagy biodiverzitással, nagy fajgazdagsággal rendelkező területek megőrzése. A megfelelő védelemhez minél több ismeretet szükséges szerezni ezekről a területekről, amihez a témában számos (akár mintázatfeltáró) alap kutatásra van szükség. Ebből a szempontból a közép-európai tájnak fontos részei az olyan közel-természetes élőhelyek, melyek már az emberi behatás előtt is jelen voltak, majd az emberi hatások nyomán változtak, és mostanra jelentős részük az emberi kezelés nélkül nem képes fennmaradni. Számos különböző életközösség, társulás és ritka faj található ezeken a területeken (Mašková et al. 2009; Hejzman et al. 2013; Lengyel et al. 2016). A hegyvidéki rétek ilyen szempontból kiemelendő értéket képviselnek (Mašková et al. 2009; Nilsson et al. 2013). Ezeket a területeket az emberi behatás kezdete óta a közelmúltig legeltették, kaszálták, és csak az utóbbi időben kezd a beavatkozás mértéke csökkenni, ami a gyepfoltok beerdősülésével, így a rétek által fenntartott közösségek eltűnésével fenyeget (Mašková et al. 2009; Liivamägi et al. 2013; Lengyel et al. 2016). Jelenleg számos biotóp fenntartásához szükség van emberi beavatkozásra, de annak típusa és szükséges mértéke nem mindig egyértelmű, ugyanis ez legtöbb esetben helyi viszonyoktól függ (Válimäki & Itämies 2003; Mašková et al. 2009; Liivamägi et al. 2013).

Hatékony természetvédelmi stratégiák kidolgozásához elengedhetetlen, hogy részletes ismeretekkel rendelkezünk a kulcs-, ernyő-, és veszélyeztetett, védendő fajok státuszáról: előfordulásáról, populációméretéről, sebezhetőségéről és az ezeket meghatározó ökológiai tényezőkről (New et al. 1995; Simberloff 1998; Sutherland 2000). Ennek ellenére számos faj, köztük a legtöbb védett rovar ökológiai igényeiről alig van ismeretünk (New 2012). Kevés ismerettel rendelkezünk a lepkék imágókori táplálkozásáról (Tudor et al. 2004; Ezzeddine & Matter 2008), kevés tanulmány próbálja megérteni terepi vizsgálatok alapján a nektárnövények közti válogatást (Jennersten 1984; Thomas & Schultz 2016) és a viráglátogatás és virágkínálat közti dinamikus változásokat és összefüggéseket (Stefanescu 1997; Bąkowski & Boroń 2005; Pratt & Wiesenborn 2009). A viráglátogatók táplálkozását vizsgáló tanulmányok ritkán támaszkodnak jó minőségű terepi adatokra, például sok esetben nem mintavételezik a virágkínálatot, vagy épp túl ritkán mintavételezik a lepkék táplálkozását a virágok elérhetőségének tér és időbeli variabilitásához képest (Goulson et al. 1997; Baz 2002; Bąkowski & Boroń 2005; Ezzeddine & Matter 2008; Pratt & Wiesenborn 2009; Bąkowski et al. 2010; Hantson & Baz 2011; Olesen et al. 2011; Thomas & Schultz 2016; lásd: 3.2. fejezet). Mivel a nektárnövény fogyasztás specifikusságának mértéke összefügg a lepkefajok ritkaságával és védettségi státuszával is (Tudor et al. 2004;

Hardy et al. 2007; Franzén et al. 2013; de lásd pl. Bartonova et al. 2014), a megfelelő fajmegőrzési stratégiák kidolgozásában fontos lehet, hogy az imágókori táplálkozási viselkedésről is részletes ismeretekkel rendelkezzünk (Dennis 2010; New 2012; Dicks et al. 2013; Thomas & Schultz 2016). A lepkék imágókori táplálkozási viselkedésével foglalkozó vizsgálatok segíthetnek a fontos növény-beporzó kapcsolatok megértésében, természetvédelmi stratégiák kidolgozásában, és modell rendszerekként segíthetnek akár olyan mezőgazdaságban jelentős folyamatok megértésében is, mint amilyen a beporzás (Albrecht et al. 2007; Abrol 2011).

A disszertáció következő négy fejezetében a kis Apolló-lepke viráglátogatási mintázataira fókuszálunk (a célkitűzéseket és a fejezetek tagolását és annak indoklását lásd a 2. *A dolgozat célkitűzései és szerkezete* fejezetben).

## 4.2 Módszerek

### 4.2.1 A modell faj: kis Apolló-lepke

A kis Apolló-lepke egynemzedékes faj, olyan területeken fordul elő, ahol jelen van a tápnövénye – valamelyik keltike faj (*Corydalis spp.*, Papaveraceae) – valamint a közelben a repülés időszakában nektárnövény-fajokban gazdag, nyílt napos foltok találhatóak (van Helsdingen et al. 1996; Weiss 1999; Kuusemets et al. 2005; Konvička et al. 2006; van Swaay et al. 2010). Élőhelyei lehetnek egymástól jelentősen eltérő típusú (pl. növényzet, klíma) területek is: a faj megtalálható kaszálóréteken (Luoto et al. 2001), gyér lombhullató erdők szegélyében (Meier et al. 2005), erdei tisztásokon, erdős sztyeppéken, ritkás erdőkben (Konvička & Kuras 1999; Meglécz et al. 1999), folyók ártereiben (Kuusemets et al. 2005), hegyi réteken is (Descimon & Napolitano 1993). Magyarországon az Alföld erdőtlen területeinek kivételével – megfelelő élőhelyeken – számos helyen megtalálható, repülési időszaka késő áprilistól július elejéig tart (Ronkay 1997).

A kis Apolló-lepke tojásként telet át, a koratavasszal kelő hernyók monofágok, keltike (*Corydalis spp.*) fajokon táplálkoznak. A lárva által fogyasztott tápnövény-fajok Magyarországon: odvas keltike (*Corydalis cava*) és ujjas keltike (*C. solida*; Meglécz et al. 1997). A keltike fajok tavaszi geofitonok, lombfakadás előtt tömegesen hajtanak. A lepke repülési, tojásrakási időszakában sok esetben a tápnövény föld feletti része már elszáradt és/vagy nem látható. A kis Apolló-lepkék tojásrakási viselkedésével kapcsolatban ellentmondásokat találhatunk az irodalomban. Wiklund (1984) szerint a nőtények a tápnövény felkutatása nélkül szórják szét a tojásaikat, ezzel szemben Konvička & Kuras (1999) és Bergström (2005) szerint a nőtények aktívan keresik a tojásrakó helyet, és a tápnövény gumóinak közelében helyezik el a tojásokat. Bergström (2005) vizsgálatában a nőtények a bokrokkal borított, alacsonyabb talaj-hőmérsékletű helyeken rakták le tojásaikat, ehhez képest Konvička & Kuras (1999) a tojásrakást többször figyelte meg tisztásokon, mint az erdőben. Saját megfigyeléseink szerint a nőtények erdőszegélyekben rakják le tojásaikat. A kis Apolló-lepkék egy-egy tojásrakás alkalmával kevés (1-4; Konvička & Kuras 1999), naponta 5-15, míg teljes élettartam alatt kb. 50-60 tojást raknak (Kudrna & Seufert 1991; Bergström 2005). Jelentős lehet a tojások mortalitása (Kudrna & Seufert 1991), a tojásrakás helyének szempontjából fontos lehet a mikrohabitat minősége, például a kiszáradás elkerülése miatt (Bergström 2005). Fontos, hogy a kikelő hernyó minél közelebb legyen a tápnövényhez. Bár a lepke tápnövénye előfordulási helyén gyakran tömeges, élettartama rövid (néhány hét), és sokszor a hernyók fejlődése során elszáradhat, ezért a hernyóknak gyorsan kell fejlődniük (Konvička & Kuras 1999; Välimäki et al. 2005). Az első lárvastádiumnak 90%-os a mortalitása (Kudrna & Seufert 1991; saját laboratóriumi megfigyeléseink is hasonló eredményeket mutatnak). A hernyók sokat napoznak (Kis János

terepi és saját laboratóriumi megfigyelés), fejlődésüket (és a báb kelését) a zárt erdőborítás (a hideg és/vagy a napsütés hiánya) lassítja (Välimäki et al. 2005). Az erdő a tápnövény jelenléte alatt (február – április) Magyarországon még lombfakadás előtt vagy alatt áll, így az avarszint, amelyben a hernyók fejlődnek kezdetben napos, majd a hernyók fejlődése során a lombkorona fokozatosan záródik, a lepke repülési idejére pedig többnyire már teljesen zárt. A báb állapot tavasz közepén pár hétig tart.

A kis Apolló-lepkék imágói szintén sok időt töltenek napozással (heliophilek). Napsütés hiányában (pl. felhős időben) nem repülnek, hanem félig csukott szárnyal pihennek, és ezzel összhangban elkerülik a zárt lombkoronájú, árnyékos erdőket (Konvička & Kuras 1999; Luoto et al. 2001). Az imágóknál ivari dimorfizmus van színben és morfológiában (Weiss 1999; Mellékletek: 1. és 2. ábra). A hímek a párosodás során nagyméretű erényövet (sphragis, lásd: Mellékletek: 1. ábra) készíthetnek a nőstényekre, ami a nőstényeket nagy valószínűséggel kizárja a további párosodásból (Orr 1995; Vlasanek & Konvička 2009). A hímek őrjáratozva repülnek, aktívan keresik a nőstényeket; míg a nőstények rejtőzködőbbek, az erdőszegélyekben keresik a tojásrakó helyet, feltehetően részben emiatt a megfigyelések általában hím túlsúlyt mutatnak (Konvička & Kuras 1999; Matter & Roland 2013). A hímek a repülési időszak során korábban jelennek meg, mint a nőstények (protandria; Vlasanek et al. 2009; Vlasanek & Konvička 2009), annak érdekében, hogy a szűz nőstényeket azok kikelése után minél nagyobb eséllyel, minél hamarabb találhassák meg. A nektárnövényekben gazdagabb területek a kis Apolló-lepke imágók forró pontjai („hotspotjai”; Luoto et al. 2001), mivel idejük jelentős részét töltik táplálkozással (Konvička & Kuras 1999; Vojnits & Ács 2000; saját nyomomonkövetéses előtanulmányunk alapján is: Mellékletek: 4. ábra). A táplálkozás során gyűjtött tápanyag szükséges lehet az élettartam növelése mellett ahhoz, hogy fedezzék az erényövek vagy a tojások készítésének költségét. Laborkörülmények között nagy mennyiségű cukoroldatot képesek elfogyasztani, a maximális testtömeg változás 52%-os volt egy *ad libitum* táplálás során (medián: 7,6; alsó és felső kvartilis: 3,8–14,2%; saját publikálatlan mérések, egy populáció 80 egyedének mintavételezése alapján). A testtömeg csökkenés átlagosan 8% volt 24 óra alatt, táplálkozás hiányában (az előzővel azonos saját publikálatlan mérések). A teljes testtömeg:  $155 \pm 32$  mg, átlag  $\pm$  szórás, min.–max.: 92–240 mg volt ( $n = 80$ ), a két ivar átlagos testtömege szignifikánsan eltér: nőstény:  $165 \pm 33$  mg ( $n = 52$ ); hím:  $137 \pm 23$  mg ( $n = 28$ ) ( $P < 0,001$ ; Welch-próba; az előzővel azonos saját publikálatlan mérések alapján).

Bár a kis Apolló-lepkének helyenként még népes állományai fordulnak elő, a XX. században csökkent populációinak száma (Weiss 1999; Kuussaari et al. 2007; Settele 2008), valószínűleg a természetközeli gazdálkodás (extenzív legeltetés, kaszálás) visszaszorulásának, a korábban kaszáló területek beerdősülésének és a természetes



élőhelyek területének általános csökkenése következtében (Luoto et al. 2001; Välimäki & Itämies 2003). Európában mind a déli, mind az északi elterjedési határa északabbra tolódik (Parmesan et al. 1999). Becslések szerint az éghajlati változások következtében a kis Apolló-lepke által használt élőhelyek számának további csökkenése várható (Wilson & Maclean 2010; Schweiger et al. 2012), 2080-ra például Magyarország legtöbbször részéről eltűnhet (Settele 2008). A faj veszélyeztetett, a Berni Egyezmény által védett, és élőhelyi védelem alatt is áll (van Swaay et al. 2010), ennek ellenére részletes védelmi ajánlások, a faj védelmét forráshasználati szempontból megalapozó kutatások kevésbé ismertek (Luoto et al. 2001; Bergström 2005). A faj imágókori nektárnövény fogyasztásáról az irodalomban alig találhatóak ismeretek, csak néhány fajlista ismert, a fajok fogyasztási és előfordulási gyakorisága nélkül (Kudrna & Seufert 1991; van Helsdingen et al. 1996; Konvička et al. 2001; Luoto et al. 2001; Konvička et al. 2006; Lara Ruiz 2011; de lásd: Vojnits & Ács 2000).

A kis Apolló-lepkével foglalkozó korábbi vizsgálatok középpontjában elsősorban a populációk térbeli, és genetikai eltérései álltak (Megléczi et al. 1997; Megléczi et al. 1999; Konvička & Kuras 1999; Luoto et al. 2001; Gratton et al. 2008). További tanulmányok jelentek meg a viselkedésük időjárási elemektől való függéséről (Konvička & Kuras 1999; Bergström 2005) és populációdinamikájukról (Kuussaari et al. 2016). Előfordulásával, élőhelyi igényeivel kapcsolatban elsősorban nagy léptékű, a klímaváltozást, a tápnövény és lepke előfordulását összehasonlító vizsgálatokban foglalkoztak (pl. Araújo & Luoto 2007; Settele 2008; Schweiger et al. 2012; Bolotov et al. 2013). Kevesebb a kis léptékű, a faj környezeti igényeit is feltáró vizsgálat (Konvička et al. 2001; Luoto et al. 2001; Sang 2007; Kuussaari et al. 2016). Kevés a részletes védelmi ajánlás, valamint a faj védelmét a forráshasználat szempontjából megalapozó vizsgálat (de lásd pl. Luoto et al. 2001; Bergström 2005). Olyan tanulmányt pedig nem ismerünk, amelyben az imágók nektárnövény használatát részletesen vizsgálták, vagy a kis léptékű területhasználatát egyszerre több háttérváltozóval (tápnövény, nektárnövény, nyílt területek aránya) is összevetették volna.

A kis Apolló-lepke könnyen felismerhető és elkülöníthető a többi lepkefajtól, az ivarok egyszerűen megkülönböztethetőek (Ronkay 1997; Weiss 1999). Az imágók táplálkozása könnyen megfigyelhető. Gyakoriak lehetnek a megfelelő élőhelyeken (pl. közép-európai kis réteken), ahol a visszafogási valószínűség magas lehet (Konvička & Kuras 1999; Kuussaari et al. 2016), így ez a faj alkalmas arra, hogy intenzív mintavétellel a populációs adatok mellett egyedszintű, élettartam alatti adatokat is gyűjtsünk róluk. A nektárnövény használat viselkedésökológiai vizsgálatára alkalmas modellállat a kis Apolló-lepke.

#### **4.2.2 Helyszín és időszak**

A 4.3. – 4.5. fejezetekhez tartozó vizsgálatok a Visegrádi-hegységben a Leány-kúti réten (részleteket lásd: 3.3.1.1. fejezet; Mellékletek: 6. ábra), 2009 és 2013 között, április végétől június elejéig folytak. A 4.6 részhez tartozó vizsgálatok szintén a Visegrádi-hegységben, de egy másik területen, a Hegyesden, 2014-ben folytak. A két élőhely egymástól kb. 2 kilométerre található, köztük zárt erdő terül el, valószínűleg ennek köszönhetően 2013 és 2017 között, mikor mindkét élőhelyen mintavételeztünk, egyik élőhelyen sem fogtunk be a másikon jelölt kis Apolló-lepkét. Mindkét élőhely alkalmas volt a kis Apolló-lepkék részletes jelölés-visszalátás vizsgálatára, ugyanis mindkét terület kis méretű így még kevés mintavevő személlyel is jelölhető és monitorozható a teljes állomány. A Hegyesden csertölgyes erdő- és gyepterületek váltakoznak, a lejtő alján és tetején két nagyobb, többé-kevésbé összefüggő, de egymástól erdősávval elválasztott bokrosodó gyepterület található, így a Hegyesd a kis Apolló-lepkék szempontjából két elkülönülő rétre osztható. Mivel az alacsonyabban található területen elvéve találtunk lepkét, így csak a magasabban fekvő, elkülönülő területen folytattunk viselkedési megfigyeléseket. Ezen a részen 0,5 hektár gyepterület található (47°45'22,73"É 19° 2'53,35"K, 295 méter magasság; Mellékletek: 6. ábra). A területről WGS 84 vetületben térképet készítettünk a google-earth légi felvétele, valamint helyi bejárások alapján, és 10×10 méteres kvadrátokra osztottuk (Mellékletek: 6. ábra). Ezeket a kvadrátokat használtuk a lárvális tápnövény és a lepkék mintavételezéséhez. A nektárnövények térbeli előfordulását és a nyílt-zárt területek arányát is kvadrátonként számoltuk ki (mintavétel részleteit lásd a 4.2.6. fejezetben). A réten a térkép segítségével az ösvények, a bokrok és fák elhelyezkedése alapján jegyeztük fel, hogy épp melyik kvadrátban vagyunk.

A kis Apolló-lepkéket a repülési időszak alatt az esős és nagyon hideg napokat (amikor a lepkék inaktívak, a repülési időszak kb. 10%-a volt ilyen) kivéve minden nap mintavételeztük kb. 9:00 és 17:00 (Leány-kúti rét), valamint 9:00 és 18:00 (Hegyesd) közötti időtartományon belül. Az időbeli eltérés a két helyszín között a kitettség miatt alakult így, a Leány-kúti rét a környező dombok miatt korábban árnyékba kerül, így itt a lepkék korábban válnak inaktívvá. A mintavételt pár nappal a várt repülési időszak előtt kezdtük. Az összes mintavétel során, mindkét réten állandó ösvényeket használtunk, hogy minimalizáljuk a taposást.

#### **4.2.3 Kis Apolló-lepke mintavétel**

A lepkéket jelölés-visszalátás módszerrel mintavételeztük. (Természetvédelmi hatósági engedély száma: KTVF: 28512-2/2010 és 31430/2014.) Minden nap lassú tempóban több alkalommal körbejártuk a teljes rétet. Ennek során az összes észlelt kis Apolló-lepkét feljegyeztük. A jelöletlen példányokat befogtuk és egyedileg jelöltük. Az egyedi jelölés során

a lepkék számot kaptak a hátsó szárny ventrális oldalára (fekete alkoholos filccel), valamint három színes pöttyöt (edding® lakkrosttal) az elülső szárny ventrális oldalának csúcsi részére, ahol átlátszó a szárny, így a kód mind a szárny dorzális, mind ventrális oldaláról leolvasható (Mellékletek: 1. és 2. ábra). A jelölés a lepke élete alatt nem kopik le, és így a lepke további befogás nélkül nagyon eltérő körülmények között is jól azonosítható távcső segítségével, az egyedek visszafogásos vizsgálatához képest minimális zavarással. A szárnycsúcsi színes pöttyök az alkoholos filccel szárnyfonákra írt számoknál jobban használhatóak mivel a kis Apolló-lepkék táplálkozás közben gyakran kiterjesztett szárnyal napoznak, amikor a szárny fonákja nem látható. A vizsgálatunk során nem észleltük, hogy az általunk használt jelölés a viselkedést befolyásolta volna (saját, adatokkal nem alátámasztott, terepi tapasztalat; nem ismerünk más olyan vizsgálatot, ahol színes pöttyöket alkalmaztak volna lepkék egyedi jelölésére). A visszalátások során megpróbáltuk elkerülni az egyedek ismételt mintavételét egy-egy körbejárás során. Visszalátáskor feljegyeztük az észlelt egyed színkódját, ivarát, az észlelés időpontját, a megfigyelés helyét (kvadrát azonosítót a Hegyesden 2014-ben), a megfigyelt viselkedést (napozik, pihen, repül, párosodik, táplálkozik, mászik, tojástart), illetve táplálkozás esetén a látogatott növényfajt. A táplálkozás (viráglátogatás) alatt azt értjük, amikor a lepke testének mozgása a táplálkozási viselkedés jellemzőit mutatja. Az időt perc pontosan jegyeztük fel. Amennyiben egy egyed egy percen belül virágok között váltani láttuk, akkor feljegyeztük a viselkedési szekvenciát, de az elemzéseinkhez csak az első megfigyelést vettük figyelembe az időbeli autokorreláció minimalizálása érdekében.

A 4.3. és 4.4. fejezetben a Leány-kúti rét öt éves (2009–2013) adatsorát, míg a 4.5. fejezetben ezek közül csak a 2011-es év 40 db – legalább nyolcszor visszalátott – egyedét vizsgáltuk. A 4.6. fejezetben a 2014-es év hegyesdi populációjának adatait elemeztük.

#### **4.2.4 Virággyakoriság mintavétel**

A Leány-kúti réten *bejárásos* becsléssel körülbelül háromnaponta (medián: 3; terjedelem: 2–6 nap; időjárástól függően) mintavételeztük a potenciális nektárnövények virággyakoriságát (lásd: 3.3.1.2. fejezet). A mintavételt a lepkék repülési időszakának első napján kezdtük és legkorábban a repülési időszak vége előtt két nappal fejeztük be. A mintavétel során ösvények mentén körbejártuk a teljes rétet, körülbelül egy óra alatt. Feljegyeztük az épp virágzó rovarporozta növényeket (fajlista), valamint becsültük az összes faj virággyakoriságát. A virággyakoriság kategóriákat minden fajra csak a kinyílt, nem hervadt virágok esetén becsültük (a teljes rétre érve): 1: nagyon ritka, 2: ritka, 3: többé-kevésbé ritka, 4: többé-kevésbé gyakori, 5: gyakori, 6: extrém gyakori. Próbáltuk ezeket nagyjából egyenlő távolságú kategóriákként kezelni és így mintavételezni. Ez az ordinális becslés

limitálja az alkalmazható elemzések tárházát, viszont többé-kevésbé hasonló értékeket kapunk ezzel a módszerrel is, mint a virágzó tövek kvadrátos leszámolásával, valamint ez a módszer jobban becsli a virágzási dinamikákat (lásd: 3.3. fejezet).

#### **4.2.5 Nektárnövény tulajdonságok**

##### **4.2.5.1 Keresés adatbázisokban**

A lepke növényfajok közti válogatásának megértése érdekében virágtulajdonság adatokat, a viráglátogató szempontjából fontos háttérismereteket gyűjtöttünk az öt év alatt jelenlévő növényfajokról a „Bioflor” (Klotz et al. 2002) és a „Theplantlist” (The Plant List 2013) adatbázisokból. A következő adatokat gyűjtöttük ki: a növényfaj családja, a rovarbeporzás szerepe (kategóriás: ritkán, közepesen gyakran, általában, mindig, ismeretlen), nektárjuttatás mennyisége (kategóriás: semmi, kevés, közepes, sok, ismeretlen), Kugler-féle virágtípus (virágszerkezet; Kugler 1970), virágszín. Azoknál a fajoknál, ahol nem volt elérhető információ az adatbázisban, ott a genusz többi fajához tartozó információ közül a legvalószínűbbet, vagy a leggyakrabban előfordulót használtuk. A virágszín esetében néhány esetben felülbíráltuk az adatbázisban közöltet a tapasztalataink alapján.

##### **4.2.5.2 Nektármennyiség és összetétel**

2013-ban a Leány-kúti réten mintavételeztük a gyakoribb, potenciálisan nektárt adó, rovarporozta fajok nektármennyiségét és összetételét. A nektárok virágokból való kinyerésére és mennyiségi mérésére kalibrált üveg kapillárist (intraMARK, BLAUBRAND®, 612-1401, 1-5 µl, 0,2 mikroliterenként jelölve), valamint saját készítésű „húzott” kapillárist (0,2 µl és 1 µl helyen kézzel kalibrálva) használtunk. A növények által termelt nektár mennyiségének méréséhez két módszert alkalmaztunk: (i) lefedéses módszer: a kiválasztott virágot 24 órára gézzel fedtük, hogy megakadályozzuk a nektárt fogyasztó rovarok hozzáférését, majd 24 óra elteltével kapillárisal kiszívtuk a nektárt. A lefedéses módszerrel kaphatunk egy becslést arra, hogy mi a növényfaj napi nektártermelési képessége. (ii) Lefedés nélkül („standing crop”), szabadon hagyott virágokból vettünk mintát, ami jobban tükrözi a nektárfogyasztók számára adott időpillanatban rendelkezésre álló nektárkínálatot, mivel ezt befolyásolja a beporzó rovarok látogatásának mértéke, és így adatot kaphatunk arról, hogy a természetes beporzók jelenléte (adott kompetíciós nyomás) mellett mennyi nektárhoz lehet hozzájutni egy-egy növényfaj virágaiból. A nektárok cukor mennyiségét (tömegszázalékos arányát) kézi refraktométerrel becsültük (Bellingham and Stanley, Eclipse Ref. Sugar 45-81 Low Volume (Nectar <1-micro-litre) 0-50 Brix), abban az esetben amikor elég (kb. 0,5 µl) nektárt sikerült kinyerni egy-egy virágból, vagy virágzatból, esetleg egy töről összegyűjtve. A refraktométerrel csak 50%-ig tudtuk becsülni a cukor arányt, ha a minta

50%-osnál sűrűbb volt akkor azt jegyeztük fel, hogy >50%. Az éppen virágzó növényfajok közül a mintázott töveket (térben és időben) véletlenszerűen választottuk ki. Növényfajonként legalább 3 egyedről, egyedenként 1–3 virágból próbáltunk adatokat gyűjteni. Végül nem sikerült minden a réten virágzó fajt mintavételeznünk és számos fajnál kevesebb, vagy jóval több adat gyűlt össze, a használt módszereink és a mintavételezési ismereteink kezdetlegessége miatt. A mintaelemszámok a következők (medián, terjedelem; fajsám): lefedéses mintavétel nektármennyiség: 6, 1–101; 17, cukormennyiség: 6, 1–33; 8; lefedés nélküli mintavétel, nektármennyiség: 5, 1–118; 23, cukormennyiség: 1, 1–18; 10.

#### **4.2.6 Források térbeli előfordulása**

A 4.6 *Élőhelyhasználat a források térbeli előfordulásának függvényében* c. fejezethez tartozó további módszerek:

A Hegyesd felső (vizsgált) részén a kis Apolló-lepke tápnövényei közül csak az ujjas keltike (*Corydalis solida*) fordult elő. A 10×10-es rácshálóval fedett területen, a tápnövény kvadrátonkénti gyakoriságát 0–3 értékű ordinális skálán becsültük (0: 0 tő, 1: 1–5 tő, 2: 5–20 tő, 3: >20 tő). A mintavételt a lárvális időszakban összesen 3 alkalommal végeztük el (2014.03.05., 2014.03.15., 2014.03.24.), hogy figyelembe vegyünk a keltikék megjelenésében található területen belüli időbeli különbségeket. A kis Apolló-lepkék a lárvális tápnövény közelében rakják le tojásaikat, így a tápnövény előfordulása fontos és limitáló forrás.

A nektárnövény térképezés során mintavételi naponként egy-egy kinyomtatott A3-as térképre rajzoltuk a kis Apolló-lepkék által gyakran látogatott nektárnövények virágfoltjait, és becsültük a foltokban található virágzó tövek számát. A virágborítást körülbelül 3 naponta mintavételeztük az időjárás függvényében. Mintavételi napok 2014: 04.26., 04.29., 05.02., 05.05., 05.08., 05.12., 05.18., 05.21.

A hernyók és az imágók is napsütés kedvelőek, ezért a nyílt területek (napozó helyek) is forrásnak számítanak, emiatt a helyszínen készített térképünk segítségével (Melléklet: 6. ábra) becsültük a kvadrátok nyílt – zárt területeinek arányát. A bokrot, vagy fát tartalmazó foltokat zárt, míg a gyepfoltokat nyílt foltoknak tekintettük. Az elemzések során a kvadrátokon belül a nyílt területek arányával számoltunk.

### 4.3 Nektárnövény választás

A kis Apolló-lepkék nektárnövény használatával foglalkozó első alfejezetben bemutatjuk, hogy a vizsgált élőhelyen (Leány-kúti rét) milyen rovarporozta növényfajok érhetőek el, és a kis Apolló-lepkék mely fajokat látogatják. Célunk volt vizsgálni, hogy a lepkék virágkínálatból való válogatását mely növénytulajdonságok határozzák meg.

#### 4.3.1 Adatelemzés

Jelen fejezetben a 2009–2013 évek Leány-kúti réten gyűjtött viráglátogatási adatait elemeztük éves és populációs szinten. Ehhez a növényfajonkénti viráglátogatási megfigyeléseket évekre összegeztük, majd növényfajonkénti százalékos viráglátogatási arányokat számoltunk. A bejárásos becsléssel mért virággyakoriságok évenkénti és növényfajonkénti mediánjait számoltuk ki. A virággyakoriságot kategóriás változóként használtuk az elemzések során.

Szórásdiagrammal, véletlen erdők („random forest”) módszerrel és döntési fa alapú elemzéssel vizsgáltuk, hogy mely változók függenek össze a fajonkénti viráglátogatási arányokkal, ebből következtetni lehet arra, hogy mely tényezők befolyásolhatják a kis Apolló-lepkék növényfajok közti válogatását. A válaszváltozó a növényfajonkénti viráglátogatási arányok 10-es alapú logaritmus transzformáltja volt. Az összes potenciális magyarázó változó: virággyakoriság, év, növényfaj családja, rovar-beporzás szerepe, nektárjuttatás mennyisége, Kugler-féle virágtípus (Kugler 1970), virágszín. Ezek közül véletlen erdők módszerével szűkítettünk a fontosabb változókra. A véletlen erdők módszere egy rekurzív osztályozási módszer, amely akkor is hatékony, ha kicsi a mintaméret, de sok potenciális magyarázó változónk van (Strobl et al. 2007). Az elemzés alapján a fontosabb változók: virággyakoriság, virágszín, Kugler-féle virágtípus (Mellékletek: 11. ábra); a döntési fánál már csak ezeket a változókat használtuk magyarázó változókként. A döntési fa egy olyan módszer, amely grafikusán megmutatja a célváltozót magyarázó változókat, az azok közti összefüggéseket és kölcsönhatásokat (De’Ath & Fabricius 2000).

A 2013-as évre külön is megpróbáltuk elvégezni a véletlen erdők és a döntési fa elemzést az átlagos nektármennyiség és cukorkoncentráció (lekötött és szabadon elérhető) adatokkal kiegészítve, de nem volt elegendő fajról adatunk az elemzés megfelelő kivitelezéséhez. Így a terepi nektármennyiség és koncentráció adatok inkább csak kiegészítő információként szolgálnak a viráglátogatás megértéséhez (Mellékletek: 7–10. ábra).

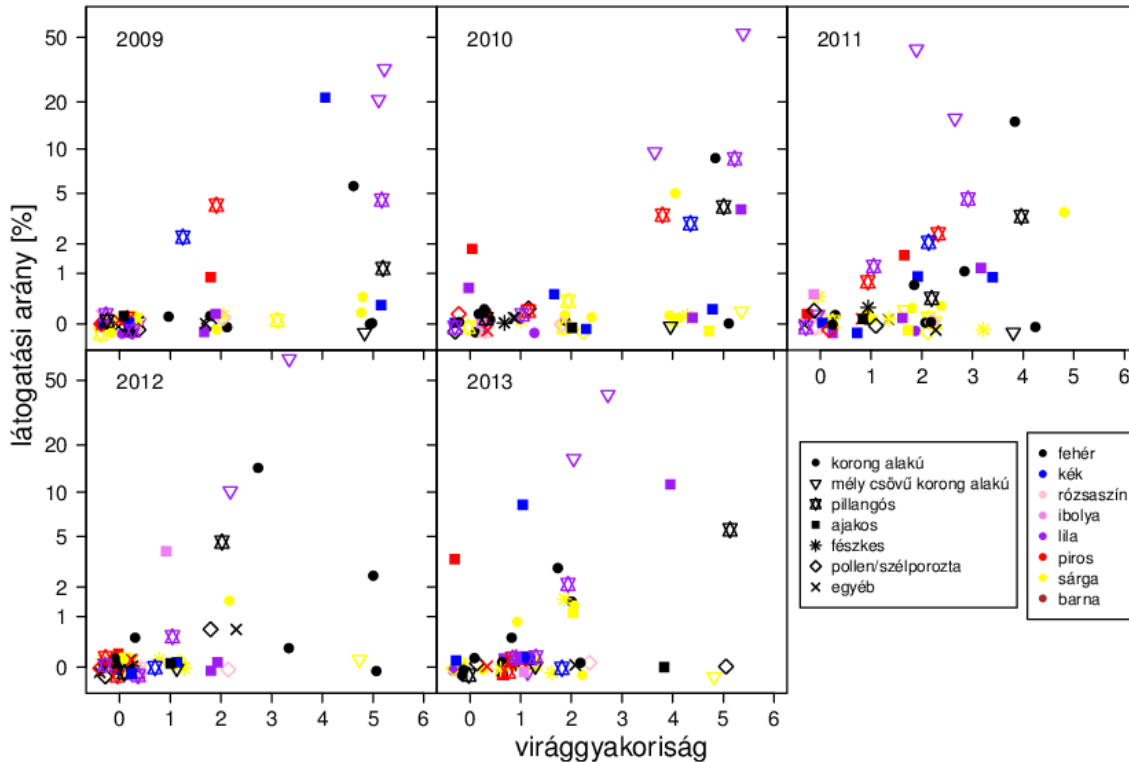
Az elemzéseket és az ábrákat R statisztikai környezetben (R Core Team 2015) készítettük, a „party” csomagot (Hothorn et al. 2006) használtuk a véletlen erdők és a döntési fa elemzéshez.

### 4.3.2 Eredmények

Öt év alatt 408 egyedről 2689 viráglátogatási megfigyelésünk volt. Jelentős volt az évek között az egyedszám és a repülési időtartam variabilitása (2. táblázat). A kis Apolló-lepkék válogattak a nektárnövény kínálatból, 35 nektárnövényt látogattak a 71 rendelkezésre álló faj közül (összes év egyben; 2. táblázat; fajlista: Mellékletek: 4. táblázat). A repülési időszakonkénti látogatási arány jelentősen változott növényfajok között (min.–max.: 0,1–60,4%). Az évente leggyakrabban látogatott faj aránya 37–60% között változott (6. ábra), és változott az is, hogy mely fajokat fogyasztották a legnagyobb arányban. Az évente négy leggyakrabban látogatott faj összesített látogatási aránya 76–89% között volt. Ez az évenként négy növényfaj, melyet adott évben a leggyakrabban látogattak, az öt vizsgálati év esetén összesen hét növényfaj volt: közönséges ínfű (*Ajuga genevensis*), magyar szegfű (*Dianthus giganteiformis subsp. pontederæ*), csattógó szamóca (*Fragaria viridis*), üstökös pacstirtafű (*Polygala comosa*), enyves szegfű (*Silene viscaria*), közönséges kakukkfű (*Thymus odoratissimus*), hegyi here (*Trifolium montanum*); (lásd: Mellékletek: 3. ábra). (A továbbiakban a latin neveket használjuk, a *Dianthus giganteiformis* esetében subspecies említése nélkül.) A kis Apolló-lepkék összesen 15 fajt látogattak 1%-nál nagyobb arányban valamelyik évben, 20-at ennél ritkábban, és 36 rovarporozta fajon egyszer sem figyeltük meg őket (Mellékletek: 4. táblázat). A viráglátogatás aránya nem egyértelműen kínálat (virággyakoriság) függő, ugyanis néhány tömeges növényt egyáltalán nem látogattak (pl. pusztai sárma, *Ornithogalum orthophyllum subsp. kochii*), a legtöbbet látogattak közül számos viszonylag ritka vagy közepesen gyakori (6. ábra; Mellékletek: 4. táblázat).

2. táblázat: Repülési időszak hossza, a jelölt egyedek száma, és a kis Apolló-lepkék viráglátogatási megfigyeléseinek száma, évente és mintavételi alkalmanként, valamint az elérhető- és látogatott virágzó növényfajok száma, évente és mintavételi alkalmanként.

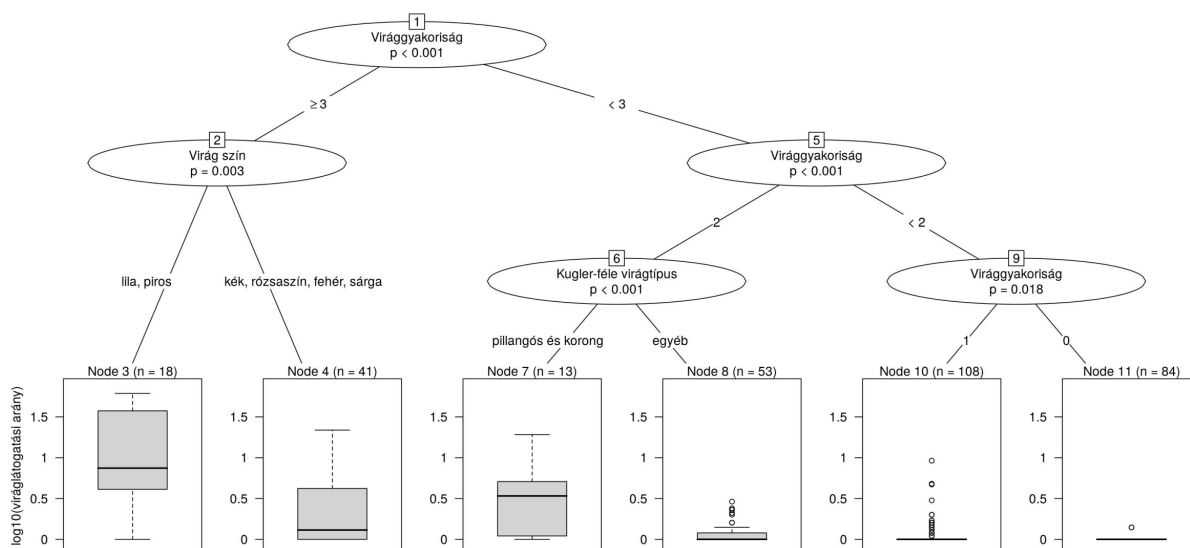
év	Lepke				Virágzó növényfajok		
	repülési időszak hossza [nap]	egyedszám	megfigyelt viráglátogatás szám	viráglátogatás szám naponta [medián; terjedelem]	elérhető fajok	látogatott fajok	látogatott fajok naponta [medián; terjedelem]
2009	20	131	616	37; 1-81	46	15	6; 1-10
2010	32	93	640	25; 1-74	58	23	6; 1-11
2011	29	88	1004	37; 1-108	62	26	8; 1-12
2012	21	51	270	11; 1-45	45	13	4; 1-9
2013	33	45	159	5; 1-27	64	12	2; 1-8
2009–2013		408	2689		71	35	



6. ábra: Viráglátogatás és virággyakoriság a kis Apolló-lepkénél. Évenkénti százalékos (viráglátogatás) és medián (virággyakoriság) értékek. A pontok egy-egy növényfajt jelentenek. A szimbólum típusa a növényfaj virágtípusát (Kugler 1970), a színei a virágok színeit jelentik. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.

Nagy a változatosság a növénytulajdonságokban mind kínálatban, mind a fogyasztási repertoárban (6. ábra). A 6. ábra, a véletlen erdők (Mellékletek: 11. ábra), és a döntési fa (7. ábra) együttes eredményei alapján a nektárnövény választást a nektárnövény mennyisége (virággyakoriság), és a virág színe, valamint típusa befolyásolja, de nem lehet ezt egy-két virág tulajdonsággal egyértelműen magyarázni. A 6. ábra alapján a legnagyobb arányban látogatott növények többségének virága lila, kék, piros színű, mély kelyhű és korongfelszínű vagy pillangós (Kugler-féle virágtípus szerint; Kugler 1970). A véletlen erdők elemzés alapján a fontosabb változók: virággyakoriság, virágszín, Kugler-féle virágtípus (Mellékletek: 11. ábra), ennek a három változónak a hierarchiáját pedig a döntési fa (7. ábra) szemlélteti. A gyakori virágokon gyakrabban táplálkoztak, ha azok lila vagy piros színűek voltak, mint a más színűeken. A közepesen gyakori virágok esetén a pillangós és korong alakú virágokból gyakrabban táplálkoztak, mint egyéb virágtípusú fajokból.





7. ábra: A viráglátogatásra ható tényezők döntési fa alapján. A csomópontok (ellipszisek) mutatják, hogy a magyarázó változó értékeit hol lehet szignifikánsan kettéválasztani. A vonalakon található feliratok jelzik, hogy egy-egy szétválasztásnál milyen értékek mentén különültek el az adatok. Az alsó sorban található dobozábrák mutatják a szétválasztott viráglátogatási adatokat, ahol az y-tengelyen a viráglátogatási arány 10-es alapú logaritmus értékei láthatóak, és  $n$  jelöli a növényfajok számát. A növényfajok évente ismétlődnek az elemzésben, az adatok egy élőhely öt évének eredményei. A virággyakoriság kategóriás változóként szerepel ebben az elemzésben, a nulla értékek nagyon ritka növényfajokat jelentenek.

A kisebb méretű virágokból, vagy kevés nektárt termelő fajokból a nektármennyiség és a cukorkoncentráció becslése az általunk 2013-ban használt módszerekkel nem volt megfelelően kivitelezhető, nem tudtuk a réten minden virágzó fajról adatot gyűjteni (a későbbiekben fejlesztettük a módszereinken, lásd: Vajna 2016). A 2013-ban virágzó 64 faj közül 17 fajról sikerült (lekötött) 24 órás nektár termelési (Mellékletek: 7. ábra) és 23-ról sikerült kizárás nélküli („standing crop”; Mellékletek: 8. ábra) mennyiségi adatot gyűjteni. 15 növényfaj nektárjának százalékos cukortartalmát sikerült mérni (Mellékletek: 9. és 10. ábra). Az aktuálisan elérhető nektármennyiségek esetén az látszik, hogy a legtöbb nektárt két szegfűféle (*Dianthus giganteiformis*, *Silene viscaria*) nyújtotta. A lekötéses mintavételezéssel a legtöbb nektárt a *Silene viscaria*-ból (max.: 6,8  $\mu$ l) sikerült gyűjteni, alkalmanként sikerült nagyobb mennyiségeket még a következő fajokból: *Ajuga genevensis*, *Dianthus giganteiformis*, csörgő kakascímer (*Rhinanthus minor*), kónya habszegfű (*Silene nutans*), bérci here (*Trifolium alpestre*) és kaszanyűg bükköny (*Vicia cracca*; Mellékletek: 7. és 8. ábra). Az összes fajnál (mindkét típusú mintavétel esetén) jelentős fajon-belüli varianciát találtunk. Számos fajnál nagyon sok mintázott virág esetén sem tudtuk nektárt kimutatni, ennek következtében sok fajnál nulla közeli medián nektármennyiség értékeket találtunk (Mellékletek: 7. ábra). A nektárok cukorkoncentrációjában is jelentős varianciát találtunk

(Mellékletek: 9. és 10. ábra). A cukorkoncentrációról a két sokat látogatott szegfűféle esetében volt értékelhető mennyiségű adatunk: itt a cukorkoncentráció terjedeleme: 9–22% (*Dianthus giganteiformis*; n = 9) és 12–39% (*Silene viscaria*; n = 18) volt „standing crop” mintázás esetén (Mellékletek: 9. ábra).

### 4.3.3 Diszkusszió

A közép-európai természetes réteken, viszonylag nagy diverzitásban találunk rovarporozta virágos növényeket (Binkenstein et al. 2013; Hejzman et al. 2013). Mi 45–64 fajt találtunk a különböző években egy kis vizsgálati területen, a kis Apolló-lepkék körülbelül egy hónapos repülési időszaka alatt. A kis Apolló-lepkék válogattak a növények között, néhány növényfajt fogyasztottak nagy arányban. A növényfajok közti válogatás aránya, a sokat látogatott növényfajok viráglátogatási százaléka hasonló volt más lepkefajokéhoz (Jennersten 1984; Baz 2002; Ezzeddine & Matter 2008; Hantson & Baz 2011).

A kis Apolló-lepke valószínűleg a több és jobb nektárt nyújtó, elérhető mennyiségben jelen lévő nektárnövényeket látogatja nagyobb arányban. A lepke növényfajok közti válogatásának megértése érdekében megpróbáltunk minél több tényezőt figyelembe venni. Ezek közül fontos tényezőnek tűnik a virággyakoriság, a virág színe és a Kugler-féle virágszerkezet (7. ábra és Mellékletek: 11. ábra). A virággyakoriság a döntési fa több ágán is szerepel, és valószínűleg fontos tényező, bár a lepkék néhány gyakori előfordulású fajt elkerültek, vagy ritkán látogattak (6. ábra). A döntési fa alapján úgy tűnik, hogy a gyakori virágokon gyakrabban táplálkoznak, ha azok lila vagy piros színűek, a más színűekhez képest (7. ábra). Ritka virágok esetén a szín nem mutatott összefüggést a viráglátogatás gyakoriságával, míg a közepesen gyakori fajok közül a pillangós és korong virágúakat nagyobb arányban látogatják, mint az egyéb virágtípusú fajokat (7. ábra). A szín, a virágtípus és a gyakoriság valószínűleg egyszerre fontos, azonban mindhárom (még együtt is) csak nagyon durván jellemzi a virágok komplex és egymással összefüggő tulajdonságait, melyek egyszerre befolyásolják a virágok közti válogatást. Például a virággyakoriság csak nagyon durván közelíti a tényleges táplálék előfordulását, valamint a virágszínnek azt, hogy a lepkék miként látják azokat a színeket, amiket mi itt csak az emberi látás szerint kategorizáltunk. Továbbá az adatok egyetlen populációból származnak, a növényfajok évente ismétlődnek az elemzésben, a mintaelemszám alacsony, akárcsak a magyarázó változók felbontása, ezért a következtetéseket óvatosan kell kezelni, és az itt találtak nem általánosíthatóak a fajra. Érdeemes lenne még tovább finomítani a háttérváltozók mintavételezését, például a lepkék látásának figyelembevételével vizsgálni ezt a kérdést. A számunkra érzékelhető színek helyett a virágokról visszaverődő fény spektrumokat lenne érdemes elemezni. A kis Apolló-lepkék növényfajok közti válogatását laborban, ismert spektrumú színes művirágokból való

etetéses kísérletekkel lehetne megfelelőbben vizsgálni (lásd pl. Blackiston et al. 2011). Mindkettőbe belekezdünk, a laborkísérletek jelentősebb infrastrukturális befektetést igényelnének, mint amire lehetőségünk volt, míg a terepi spektrális méréseket egy korábbi előzetes vizsgálat után 2017-ben megismételtük. Úgy tűnik, hogy a kis Apolló-lepkék azokat a növényfajokat látogatják gyakrabban, amelyek virágai a kék reflektancia csúccsal (egyben UV visszaveréssel) rendelkeznek, és egyben erősen visszavernek a piros tartományban (Gór et al. 2017).

Bár az elemzésekben a nektárjuttatás mennyisége nem játszott szerepet, ez valószínűleg annak tudható be, hogy az elemzésekben (adatbázisból kinyert) durva felbontású kategóriás változóként szerepelt. Ennek ellenére a megfelelő módszerekkel mért nektármennyiség és összetétel információk valószínűleg fontos magyarázó változók lennének, mivel a lepkék által imágókorban elért táplálék mennyisége befolyásolja a szaporodási sikert és az élettartamot (Boggs 1997; O'Brien et al. 2004; Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Cahenzli & Erhardt 2013). Ugyan az elemzésekbe a saját nektármennyiség és összetétel mérési adatokat nem tudtuk beépíteni a kis mintaszámok miatt, az látszik, hogy a növényfajok között vannak nektármennyiségi és minőségi különbségek is, ahogy azt már korábban sok esetben kimutatták (Baker & Baker 1983; Nicolson et al. 2007; Farkas et al. 2012), de fajokon belül is jelentős variabilitás található (jelentős szórások a nektármennyiségekben: Mellékletek: 7. és 8. ábra), utóbbi potenciális szerepére ritkábban hívják fel a figyelmet (Harder & Cruzan 1990). Jelen vizsgálatunk fontos tapasztalata volt az is, hogy a virágok által termelt források terepi mintavételezése jelentős kihívás, fontos lenne a mintavételi módszereket tovább fejleszteni, (Corbet 2003; Marrant et al. 2009; Hicks et al. 2016). A fejlesztést segíthetik a lepkék pödörnyelvének szerkezetét vizsgáló kutatások eredményei: a rugalmas nyelv disztális végén található nanoszivacs rendkívül vékony folyadékfilmek felvételét is lehetővé teszi (Monaenkova et al. 2012), ami a nektár mintavételezése során használatos merev üvegapillárisokkal nem lehetséges. A beporzók nyelvének szerkezeti felépítését utánozva jobb mintavételi eszközöket lehetne fejleszteni.

A növényfajok profitabilitását és a lepkék táplálkozási stratégiáját számos tényező egyszerre alakítja ki (például akár a növényfajok közti különbségek a virágokon eltöltött kezelési és táplálkozási idők arányában; lásd Gór 2017). A növényfajok közti válogatás megértéséhez szükség lenne a növényfajok beporzó szempontú tulajdonságait (pl. virágonkénti nektár és pollen mennyiség, virágszín, méret) gyűjtő adatbázisokra, valamint a jelenlegi ilyen jellegű adatbázisok jelentős továbbfejlesztésére (pl. amilyen a növény tulajdonságokat tartalmazó „Bioflor” (Klotz et al. 2002), vagy a virág reflektanciákat tartalmazó „Fred” adatbázis (Arnold et al. 2010)). Az összes beporzókra ható tényezőt egy-egy terepi vizsgálat során közel lehetetlen mintavételezni, így az adott vizsgálatban nem

mintázott tulajdonságokat ilyen adatbázisok alapján ki lehetne egészíteni.

Jelen fejezet betekintést ad a kis Apolló-lepkék virágok közti válogatásának megértésébe, véleményünk szerint az itt bemutatott megfigyeléses mintázaton alapuló következtetések hasznosak lehetnek, mivel a kis Apolló-lepkék (és a legtöbb nappali lepke) esetében nem végeztek még az imágókori táplálkozás megértésére irányuló kutatásokat. Két anekdotikus megjegyzést ismerünk ezen a téren: míg Kudrna & Seufert (1991) szerint nem mutatható ki szín alapú preferencia, addig van Swaay et al. (2010) szerint a kis Apolló-lepkék a piros és lila színű virágokat látogatják gyakrabban. Továbbá a lila/mályva színű virágok nagyobb arányú látogatását támasztják alá a Vojnits & Ács (2000) vizsgálatában található viráglátogatási arányok is. Eredményeink támogatják a lilás, pirosas színű virágok más színűekhez képesti magasabb arányú látogatását, de bonyolultabbak az összefüggések annál, hogy csak a virágszínekkel magyarázni lehessen a választást. Valószínűleg több tényező egyszerre és/vagy hierarchikusan befolyásolja a választást. Ráadásul az egyes magyarázó változók egymással össze is függhetnek: a virágszerkezet lehet asszociált a színnel, pl. a kék-lila-piros fajok legtöbbször egyben mély pártájúak és több nektárt termelnek (Galletto & Bernardello 2004; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2004; Neumayer & Spaethe 2007). Bár feltételezzük, hogy a válogatás a kis Apolló-lepke esetében is a táplálékszükségleteinek optimális kielégítésének érdekében öröklött és tanult viselkedéselemek mentén alakul (Goulson 1999; Stephens et al. 2007; Erhardt & Mevi-Schütz 2009), ahogy azt már más lepkefajoknál kimutatták (Ômura et al. 1999; Andersson 2003; Bąkowski & Boroń 2005; Ômura & Honda 2005), a kis Apolló-lepke esetében még jelen terepi vizsgálat után sem értjük teljesen a növények közti választást, ennek további vizsgálatához kontrollált kísérletekre volna szükség (pl. Blackiston et al. 2011).

A többféle eltérő (lárva és imágókori) forrásból származó táplálék változatos fehérje, szénhidrát és ásványi anyag forrásokat biztosít (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). A kis Apolló-lepkéknek valószínűleg szükségük van a monofág lárvális táplálkozás mellett (Meglécz et al. 1997) további tápanyagokra is, melyekhez imágóként jutnak hozzá. Ahhoz, hogy egy élőhely alkalmas legyen adott lepkefaj számára, a lárvakori tápnövény jelenléte az elsődleges, ennek ellenére más források is, például a nektárforrások megléte is lehet jelentős (Erhardt & Mevi-Schütz 2009). Például egy olyan fajnál, mint a kis Apolló-lepke (mely sok időt tölt imágóként is táplálkozással, Mellékletek: 4. ábra; Konvička & Kuras 1999; Vojnits & Ács 2000), néhány növényfaj imágókori nagyarányú fogyasztása (azaz a szűk táplálékspektrum) támogatja a védettségi státusz (van Swaay et al. 2010) jogosultságát, ugyanis a táplálkozás (pl. a fogyasztott fajok száma) összefügghet a faj konzervációs státuszával (Tudor et al. 2004; Hardy et al. 2007; Franzén et al. 2013, de lásd: Bartonova et al. 2014).

#### **4.4 A viráglátogatás időbeli változásai populációs szinten**

Szigeti et al. (*in press*) alapján

A 4.3. fejezet (az évek szintjén összevont, összes növényfaj vizsgálata) alapján a viráglátogatást meghatározó egyik legfontosabb tényező a virággyakoriság. Mivel a növényfajok virággyakorisága időben gyorsan változik (lásd: 3.3.2.3. fejezet), ezért a következőben a virággyakoriság időbeli változásának viráglátogatásra gyakorolt hatását vizsgáljuk. Kérdésünk, hogy (i) az évek között mennyire hasonlóak a növényfajonkénti virággyakoriságok, valamint az évek között mennyire hasonlóak a növényfajonkénti viráglátogatási arányok (*Évek közti korrelációk a virággyakoriságokban és viráglátogatásokban*); (ii) a repülési időszakon belül és az évek között hogyan változnak a virágzás-fenológiák és a viráglátogatási dinamikák (*Időbeli változás a virágkínálatban és a viráglátogatásban*); továbbá (iii) a leggyakrabban látogatott növényfajok esetén (a részletes, repülési időszakon belüli adatok alapján) hogyan függnek a viráglátogatások a virággyakoriságoktól, és ezek az összefüggések változnak-e az évek során és különbözőek-e növényfajonként (*Összefüggés a viráglátogatás és a virággyakoriság között*).

##### **4.4.1 Adatelemzés**

A következő elemzésekhez csoportosítottuk a kis Apolló-lepkék által látogatott potenciális nektárnövényeket: *elérhető fajok* (az összes rovarporozta virágos növény, melyet legalább egyszer láttunk virágozni a repülési időszak alatt az öt év során), *látogatott fajok* (melyeken az öt vizsgálati év alatt legalább egyszer megfigyeltünk kis Apolló-lepkét táplálkozni), és a *leggyakrabban látogatott fajok* (az adott évben a leggyakrabban látogatott négy növényfaj (melyek összesített látogatási aránya 76–89% között volt), az öt évre összesen hét növényfaj: *Ajuga genevensis*, *Dianthus giganteiformis*, *Fragaria viridis*, *Polygala comosa*, *Silene viscaria*, *Thymus odoratissimus*, *Trifolium montanum*). (A sorban előbb szereplő kategóriák bővebb halmazként a következő kategóriákat is magukba foglalják. Azért a négy (öt évre összesen hét) növényfaj mintázatait mutatjuk be, mert úgy találtuk, hogy ennyi faj eredményeit lehet még átláthatóan ábrázolni az alkalmazott ábrákon, mind a 4.4., mind a 4.5. fejezetben, véleményünk szerint több vagy kevesebb faj figyelembe vétele nehezíti az ábrák átláthatóságát és a mintázatok megértését.)

##### **4.4.1.1 Évek-közti korrelációk a virággyakoriságokban és a viráglátogatásokban**

Évenként kiszámítottuk a növényfajonkénti virággyakoriság értékek mediánját és a viráglátogatási arányokat (%). Ezekből az adatokból Kendall-féle korrelációval becsültük az egyes év-párok közti hasonlóságokat, külön a virággyakoriságok és külön a viráglátogatási arányok esetén.

#### **4.4.1.2 Időbeli változás a virágkínálatban és a viráglátogatásban**

Az adatstruktúránk nem teszi lehetővé, hogy statisztikai hipotézis vizsgálatokkal elemezzük a repülési időszak alatti virágkínálat és viráglátogatás változásokat, ugyanis minden növényfaj esetén csak egyetlen fenológiai adattal rendelkezünk évente (pl. egy növényfajról egy évre csak egy virágzásdinamikai görbénk van;  $n=1$ ). Ezért a virágkínálat és a viráglátogatás időbeli változásának szemléltetéséhez leíró statisztikát és a dinamikákat bemutató ábrát készítettünk. Az *elérhető fajokra* évek közti és mintavételek közti relatív fajkicserélődést számoltunk:

$$\text{relatív fajkicserélődés} = \frac{A+B}{N_a+N_b}$$

Ahol A és B azon fajok száma, melyeket (i) csak az egyik vagy csak a másik évben, (ii) vagy egyik vagy másik mintavételi alkalomkor találtunk meg;  $N_a$  és  $N_b$  az összes faj száma, melyet (i) az adott évben, vagy (ii) az adott mintavételi alkalommal megtaláltunk (Brown & Kodric-Brown 1977; lásd még: 3.3.1.3. rész). Számoltunk napi változási arányt a viráglátogatásra (hasonlóan, mint a 3.3.1.5. részben). Számoltuk az évek közti napszám eltéréseket az első, valamint az utolsó lepke megfigyelési alkalmak között. A *leggyakrabban látogatott fajoknál* kiszámoltuk a virágzási csúcsok dátumában talált évek közti különbségeket (napok száma). Továbbá ábráztuk a virágzási fenológiákat és a viráglátogatási dinamikákat, ehhez simított görbéket alkalmaztunk (kernel simítás; ablakszélesség (bandwidth) = 3; Wand & Ripley 2013; lásd még: 3.3.1.5. fejezet; 9. ábra). A *leggyakrabban látogatott fajokat* külön-külön, valamint az összes többi látogatott fajt összegezve (mint „egyéb látogatott fajok”) mutatjuk be (9. ábra).

#### **4.4.1.3 Összefüggés a viráglátogatás és a virággyakoriság között**

A viráglátogatásokat minden nap mintavételeztük, míg a virággyakoriságokat csak körülbelül háromnaponta. A következő elemzésben csak azon napok viráglátogatási adatait használtuk, amely napokra volt virággyakorisági adatunk. A viráglátogatás és a virágkínálat közti összefüggések elemzéséhez az általánosított lineáris kevert modellek közül a zéró-inflált negatív binomiális modell típust használtuk (Zuur et al. 2009), mivel mintavételi alkalmanként sok esetben nulla a viráglátogatás (pl. adott évben ritkán fogyasztott faj esetén). Az elemzéseket a *leggyakrabban látogatott fajokra* végeztük el. A teljes modellben a válaszváltozó a növényfajonkénti *viráglátogatások száma* volt, a magyarázó változók a *virággyakoriság*, az *év*, a *növényfaj* és az *összes megfigyelésszám* voltak. Az *összes megfigyelésszám* logaritmusát offset-ként építettük a modellbe, így kontrollálva a szezonon belüli és évek közti változó megfigyelésszámmra, amit a repülési időszakon belüli és évek közti lepke egyedszámváltozás okoz. A *virággyakoriságot* fix kovariánsként vettük be a

modellbe. A kiindulási modell egy véletlen-meredekség („random slope”) modell volt, ahol az év és a növényfaj egymásba ágyazott random faktorok, a virággyakoriság random kovariáns volt (random(virággyakoriság | év / faj)), ugyanis kíváncsiak voltunk arra, hogy a viráglátogatás és a virággyakoriság varianciájának mekkora része tulajdonítható az évek, illetve ezzel interakcióban a növényfajok közti különbségnek). A modellszelekció során különböző, de egymásba ágyazott random-hatás kombinációkat alkalmaztunk, összehasonlítottuk ezeket a modelleket, és a végső modellt az Akaike Információs kritérium (AIC) alapján (a legkisebb érték a legjobb) választottuk ki.

Az elemzéseket R statisztikai környezetben (R Core Team 2015) végeztük el, a következő csomagokat használva: a „chron” csomagot (James & Hornik 2013) a március 1.-től eltelt napok számításához, a „KernSmooth”-t (Wand & Ripley 2013) a kernel simításhoz, az „lme4” (Bates et al. 2015) és „glmmADMB” csomagot (Fournier et al. 2012) az általánosított lineáris kevert modellekhez.

#### **4.4.2 Eredmények**

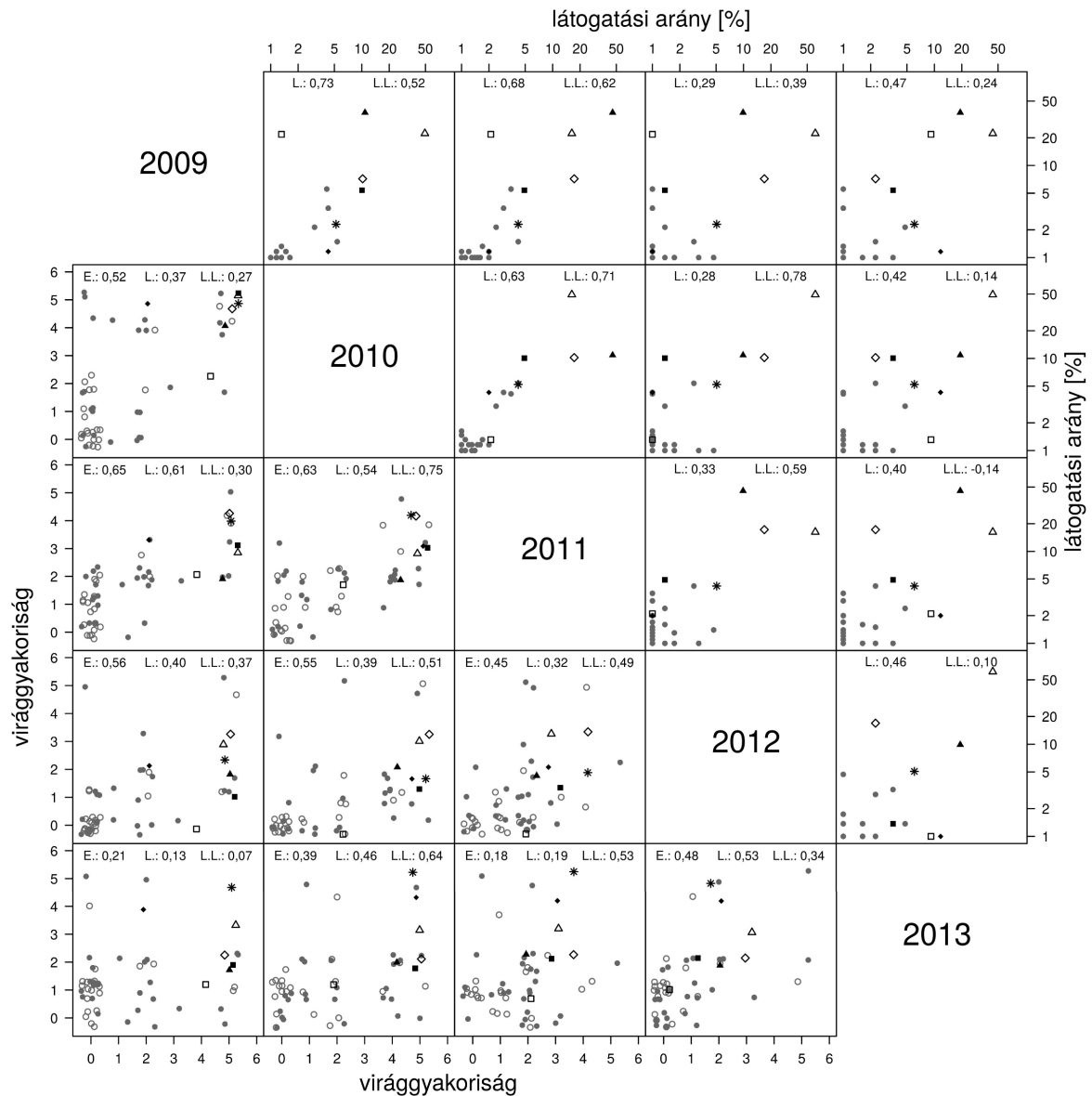
##### **4.4.2.1 Évek közti korrelációk a virággyakoriságokban és viráglátogatásokban**

Az egyik évben gyakori, vagy gyakran látogatott növényfaj más években is gyakori, vagy gyakran látogatott volt (lásd: Kendall-féle *tau* értékek és szórás diagramok a 8. ábrán). A virággyakoriságokban és a viráglátogatásokban is változtak az évek közti korrelációs értékek, a virággyakoriságokban az évek során egy kismértékű csökkenés látható, de szignifikáns trend nem volt kimutatható (8. ábra).

##### **4.4.2.2 Időbeli változás a virágkínálatban és a viráglátogatásban**

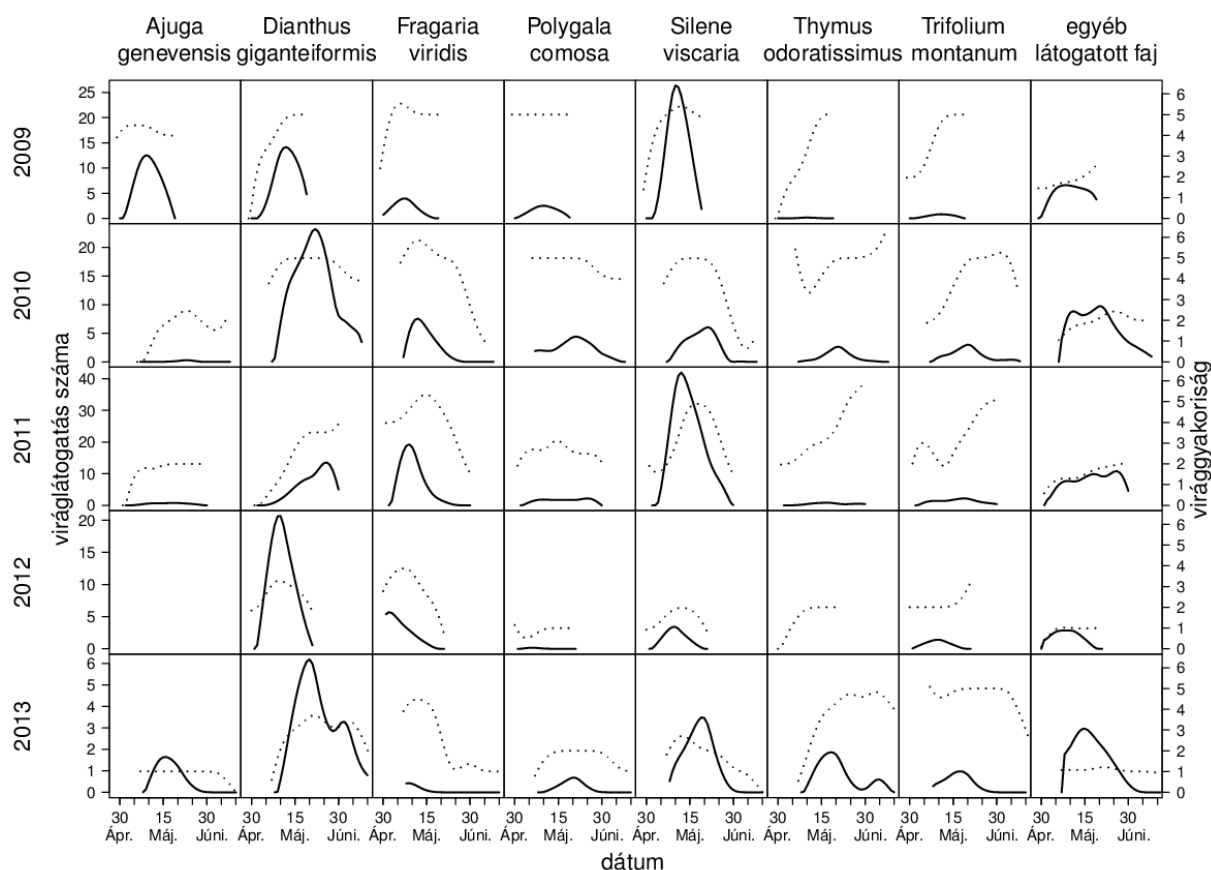
A relatív fajkicserélődés az egymást követő években, az összes virágzó növényfajra, 2009 és 2013 között 0,12; 0,03; 0,18; 0,23 volt. A mintavételi időpontok közti relatív fajkicserélődés 0,15 (medián; terjedelem: 0,05–0,28) volt. A repülési időszak hossza 19 és 32 nap között változott. A legnagyobb különbség a repülési időszakban 2009 és 2013 között volt, itt 8 nap eltérés volt az első és 21 nap eltérés volt az utolsó repülési nap között. A virágzás és viráglátogatási időzítésekben is találtunk évek közti különbségeket. A virágzási csúcs évek közti eltérése 17 nap (medián; terjedelem: 5–22) volt és a viráglátogatás csúcspontjai közti eltérés 14 nap (medián; terjedelem: 8–19) volt, a *leggyakrabban látogatott fajok* esetén.

A növényfajonkénti virággyakoriság és a viráglátogatások száma jelentősen változott a repülési időszak alatt, valamint a dinamikák (fenológiai görbék alakjai) is különbözőek voltak évek és növényfajok között (9. ábra). A viráglátogatás 14,3%-ot (medián; terjedelem: 0,0–90,1%) változott naponta.



8. ábra: Évek közti korreláció szemléltetése a virággyakoriságokban (évek átlója alatt, balra) és évek közti korreláció szemléltetése a viráglátogatásokban (évek átlója felett, jobbra). A pontok egy-egy növényfajt jelölnek. A szürke üres körök a nem látogatott fajok, a szürke teli körök a látogatott fajok. A fekete különböző szimbólumú pontok a legtöbbet látogatott fajok: üres négyzet: *Ajuga genevensis*, üres háromszög: *Dianthus giganteiformis*, üres rombusz: *Fragaria viridis*, teli négyzet: *Polygala comosa*, teli háromszög: *Silene viscaria*, teli rombusz: *Thymus odoratissimus*, csillag: *Trifolium montanum*. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért. Megadtuk a Kendall-féle tau értékeket; „E.”: Elérhető fajok; „L.”: Látogatott fajok; „L.L.”: Legtöbbet látogatott fajok. A viráglátogatás esetében a tengelyek 10-es alapú logaritmus skálázottak.

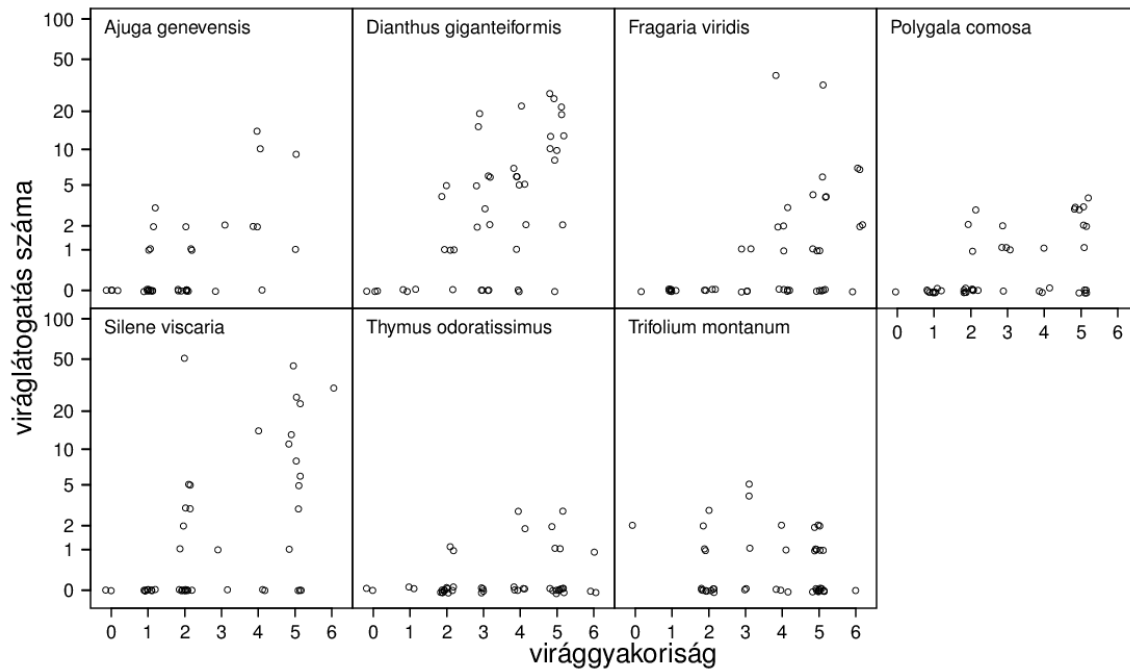




9. ábra: A virágzás és a viráglátogatás időbeli dinamikája a leggyakrabban látogatott- és az egyéb látogatott növényfajoknál évente. A folytonos vonal a viráglátogatást, míg a szaggatott vonal a virággyakoriságokat mutatja. Az összes görbe kernel-simított. Az egyéb látogatott fajok esetén (utolsó oszlop) a viráglátogatások összegét és a medián virággyakoriságokat mutatjuk. Az y-tengelyek tartományai eltérnek az évek között, mivel a lepke egyedszámok és megfigyelés számok is változtak (lásd: 2. táblázat).

#### 4.4.2.3 Összefüggés a viráglátogatás és a virággyakoriság között

A leggyakrabban látogatott fajok esetén, a viráglátogatás esélye (oddsza) nőtt a virággyakorisággal (zéró-inflált negatív binomiális modell együttható  $\beta \pm SE = 0,33 \pm 0,08$ ;  $\exp(\beta)$  (esélyhányados) = 1,39;  $P < 0,001$ ; ami azt jelenti, hogy a viráglátogatás esélye (oddsza) 1,39-szeresére nő, ha eggyel nő a virággyakoriság; 10. ábra). A végső (elfogadott) modell tartalmazta a virággyakoriságot, mint fix hatást, az évet és növényfajt mint egymásba ágyazott random (*intercept*;  $\text{random}(1 \mid \text{év} / \text{faj})$ ) faktorokat (szórás:  $\text{év} < 0,01$  és  $\text{év:faj} = 1,55$ ; jelentős az évenkénti fajok közti különbség).



10. ábra: A viráglátogatások száma a virággyakoriságok függvényében a leggyakrabban látogatott növényfajok esetében. A pontok egy-egy megfigyelési alkalmat jelentenek (3 napos intervallumok) az öt év során. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért. Az y-tengelyek 10-es alapú logaritmus skálázottak.

#### 4.4.3 Diszkusszió

A kis Apolló-lepkék viráglátogatásában és az elérhető növényfajok gyakoriságában évek közti korrelációkat találtunk (8. ábra), tehát az egymást követő évek virágkínálata (a rovarporozta növényközösség kompozíciója) és az egymást követő évek viráglátogatása többé-kevésbé hasonló. Másfelől viszont az, hogy (i) növényfajok jelennek meg és tűnnek el az évek során és a repülési időszakok alatt (lásd: relatív fajkicserélődési ráta), hogy (ii) az évek között jelentős különbségek találhatóak a virágzási csúcok időzítésében, valamint, hogy (iii) jelentősek a viráglátogatásbeli napi változási arányok, mind azt sugallják, hogy a virágzás és a viráglátogatás időben dinamikusan változik (9. ábra). Ez egy időben gyorsan változó virág-viráglátogató rendszert jelent, ahogy erre már mások is felhívták a figyelmet különböző növény-beporzó rendszerek vizsgálata során (Kubo et al. 2008; Olesen et al. 2011; Bagella et al. 2013; Dalmazzo & Vossler 2015).

Az előző (4.3.) fejezet alapján az összes *elérhető faj* közötti válogatást a virággyakoriság csak részben magyarázta (az éves összevont adatok esetén). Bár a véletlen erdők (Melléklet: 11. ábra) és a döntési fa (7. ábra) alapján a virággyakoriságnak szerepe van a választásban, a lepkék egyes gyakori előfordulású fajokat elkerültek, vagy csak ritkán látogattak. A *leggyakrabban látogatott fajok* esetében, a repülési időszakon belüli részletesebb, naponkénti adatokat vizsgálva erősebb ez az összefüggés. A viráglátogatások

száma szignifikánsan nőtt a virággyakorisággal (10. ábra), de az összefüggések szintjei (az *interceptek*) évenként eltértek a növényfajok között. Mindez azt sugallja, hogy a lepkék táplálkozását nagymértékben meghatározhatja néhány kedvelt növényfaj jelenléte, és azok gyakoriságának változása, akkor is, ha az adott növényfaj épp nem a leggyakoribb nektárforrás a réten. A viráglátogatás és a virággyakoriság közti összefüggés léptékfüggő. Eltérő léptékeken, eltérő kérdésekre lehet válaszokat kapni, míg a 4.3. fejezet eredményei az összes növényfaj közti válogatásról szólnak, addig a 4.4.2.3. alfejezet eredményei már csak a leggyakrabban látogatott növényfajok gyakoriságbeli változásainak hatásairól adnak képet. A virággyakoriság mindkét léptéken fontos, de eltér az, hogy milyen összefüggéseket magyaráz. Néhány korábbi vizsgálat kimutatta már, hogy a lepkegyakoriság nő a virágos fajok számával (Fred et al. 2006; Kubo et al. 2008; Curtis et al. 2015), de a táplálkozási gyakoriságok és források gyakorisága közti összefüggésekről nincsenek ilyen részletes tanulmányok. Irodalmi ismereteink alapján ez az első vizsgálat, mely részletes terepi adatok alapján egy lepkefaj viráglátogatásának virággyakoriságtól való függésére felhívja a figyelmet (hasonló vizsgálatok: Goulson et al. 1997; Baz 2002; Bąkowski & Boroń 2005; Ezzeddine & Matter 2008; Pratt & Wiesenborn 2009; Bąkowski et al. 2010; Hantson & Baz 2011; Thomas & Schultz 2016).

Eredményeink azt sugallják, hogy a kis Apolló-lepkéknek erős virágpreferenciájuk van (néhány fajt látogatnak nagy arányban). Ugyanakkor számos növényfajt látogatnak alkalmanként. Továbbá az itt kimutatott évek közti változatossághoz hasonlóan területek (populációk, élőhelyek, régiók) között is lehetnek eltérések a gyakran látogatott fajokban, legalábbis erre juthatunk, ha az itt (Mellékletek: 4. táblázat) és más publikációkban (Kudrna & Seufert 1991; van Helsdingen et al. 1998; Vojnits & Ács 2000; Konvička et al. 2001; Luoto et al. 2001; Konvička et al. 2006; Lara Ruiz 2011) leírt kis Apolló-lepke által látogatott fajlistákat összevetjük. Ezek a tér- és időbeli különbségek valószínűleg a lepkefaj nektárforrás preferenciájának plaszticitásából adódnak, és nem adott populációk erőteljes specializációjából (Kudrna & Seufert 1991; Blüthgen & Klein 2011). Az, hogy épp mely fajok nektárját fogyasztják, valószínűleg erősen függ az adott terület, vagy időszak virágkínálatától. A kis Apolló-lepkék nektárnövény preferenciájának plaszticitása támogatja a komplementaritás hipotézist: diverz növény–viráglátogató rendszerben egy viráglátogató faj számos potenciális forrásból képes táplálkozni, és a fogyasztási arányokat a források aktuális elérhetősége és kifizetődése határozza meg (Blüthgen & Klein 2011; Bartomeus et al. 2013).

Bár nincs ismeretünk arról, hogy a különböző nektárforrások hogyan hatnak a kis Apolló-lepkék fitnessére, valószínű, hogy a látogatott fajok az adott pillanatban elérhető fajok közül a legjobb források. Az adott pillanatban fogyasztott fajok ennek ellenére lehetnek inség

(szuboptimális) táplálékok, amik optimális források híján ugyan hozzájárulhatnak az egyedek energiakészletének növeléséhez, de hosszú távon nem elegendők a populáció fennmaradásához, pl. mert a nőtények nem képesek elegendő számú vagy jó minőségű tojást rakni, ha ezeket fogyasztják (Goss-Custard et al. 1995; Stephens & Sutherland 1999). Amennyiben valóban léteznek ilyen ínségfajok, azok populációméretre gyakorolt hatását egy megfigyeléses vizsgálat során nem vesszük időben észre, csak azt látjuk, hogy ezeket adott időben épp nagy arányban látogatják, de nem megállapítható, ha jobb forrásokra lenne szüksége a lepkéknek. Az ínségfajok szerepet játszhatnak populációk eltűnésében, anélkül, hogy a forráshiány megállapítható lenne. Például 2011-ben a *Fragaria viridis* volt a repülési időszak elején az egyetlen olyan gyakori faj, amit a kis Apolló-lepkék gyakran látogatnak más években is, ahogy ennek az évnek az elején is. Amint a *Silene viscaria* elkezdett gyakorivá válni, a lepkék váltottak az utóbbira és felhagytak a *F. viridis* látogatásával (9. ábra). Ez valószínűleg a virágonkénti nektármennyiségeknek köszönhető: a *F. viridis* jóval kevesebb nektárt termel, mint a *S. viscaria* (a 24 óra alatt virágonként termelt nektármennyiség átlag  $\pm$  szórás: *F.v.*:  $0,067 \pm 0,078 \mu\text{l}$ , *S.v.*:  $1,344 \pm 1,549 \mu\text{l}$ ; Mellékletek: 7. ábra).

A források jelentős évek közti változása hatással lehet a kis Apolló-lepke populációkra is, pl. klímaváltozás indukálta fenológiai eltolódás, vagy jelentősebb sztochasztikus fluktuáció miatt (Memmott et al. 2007). Az időbeli eltolódások a táplálékkínálatban jelentős hatással lehetnek a populáció méretére és életképességre, lokális kihalásokhoz is vezethetnek (Memmott et al. 2007; Potts et al. 2010). Noha a komplementaritás (váltás meglévő táplálékforrásokra) enyhítheti ezeket a hatásokat (Blüthgen & Klein 2011; Thomas & Schultz 2016), amennyiben a komplementer nektárnövény rosszabb minőségű (szuboptimális) forrás, úgy annak hosszú távú fogyasztása a táplálkozási hatékonyság csökkenésén keresztül a túlélés, szaporodási siker csökkenéséhez vezethet (Goss-Custard et al. 1995; Stephens & Sutherland 1999).

## **4.5 Élettartam alatti táplálékforrás-váltás és egyedek közti különbségek a viráglátogatásban**

Szigeti et al. (bírálat alatt) alapján

Egy populáció egyedei különböző forrásokat használhatnak, a populációs mintázatok egyedi mintázatokból állnak össze, és az időbeli virágkínálat változás az egyedi táplálékválasztásra is hatással lehet. A hipotézisünk az volt, hogy a nektárforrások időbeli változásával járó populáció szintjén megfigyelt táplálékforrás-váltás (lásd: 4.4. fejezet) egyrészt lehet annak következménye, hogy az egyedek váltanak a források között élettartamuk alatt, másrészt lehet annak is, hogy a különböző időben kelő és repülő egyedek más-más növényfajokkal találkoznak, és ezért eltérő fajokon táplálkoznak. Ez a két jelenség együttesen is előfordulhat. Ebben a részben (i) bemutatjuk az egyedszintű viráglátogatások időbeli változásait, és (ii) vizsgáljuk az egyedek közti éltrendbeli különbségeket.

### **4.5.1 Adatelemzés**

#### **4.5.1.1 Egyedszintű viráglátogatási mintázatok**

Az egyedszintű viráglátogatási mintázatok a 2011-es év adatain elemeztük, mivel a vizsgált öt évből megfelelő mennyiségű adat csak ebben az évben állt rendelkezésünkre (összesen 1004 megfigyelés 88 jelölt egyedről; egyedenkénti medián megfigyelés szám: 6, terjedelem: 1–70). A viráglátogatás során legalább egyszer megfigyelt 88 egyed közül csak annak a 40 egyednek a viráglátogatását vizsgáljuk, melyet legalább nyolc alkalommal láttunk táplálkozni. Tettük ezt annak érdekében, hogy az eredményeink a lehető legjobban jellemezzék egyszerre az egyedi viselkedést és a populációs mintázatot. Így az elemzésekből kizártuk a rosszul mintavételezett, és/vagy rövid ideig élő egyedeket. Összesen 148 megfigyelés (15%) maradt ki a vizsgálatból. A nyolcnál kevesebbszer megfigyelt egyedeket a Mellékletek 11. ábráján mutatjuk be. Az egyedekről különböző számú megfigyeléssel rendelkezünk, és az egyes megfigyelések különböző időtartamokkal követik egymást, ez behatárolja az alkalmazható elemzéseket.

A kis Apolló-lepkék egyedszintű viráglátogatási mintázatát egy komplex, sok szempontot egyszerre szemléltető grafikonon ábráztuk (11. ábra). Egyszerre mutatjuk be a virágkínálatot (szaggatott kernel-simított görbe) és a populációs viráglátogatást (folytonos kernel-simított görbe), valamint a 40 egyed élettartama alatt megfigyelt viráglátogatásokat (színes pontok; 11. ábra). A négy leggyakrabban látogatott növényfajt (*Dianthus giganteiformis*, *Fragaria viridis*, *Silene viscaria*, *Polygala comosa*) és a többi látogatott fajt, mint „egyéb látogatott fajokat” különböző színekkel ábrázoljuk (11. ábra).

Készítettünk egy multinomiális modellt (Venables & Ripley 2002), hogy a viráglátogatás egyedszintű időbeli változásait, a növényfajok közti váltások élettartam alatti

becsült mintázatát be tudjuk mutatni. A válaszváltozó egy öt kategóriás változó volt, a négy leggyakrabban látogatott növényfaj és az „egyéb fajok”. A magyarázó változó az *idő*, valamint az *egyedek azonosítója* volt. Az egyedszintű viráglátogatásbeli változásokat a multinomiális modellből nyert prediktált valószínűségekkel mutatjuk be az ábrán (a színes átmenetek az egyedek horizontális sávjainak háttérében, 11. ábra). A multinomiális modellt csak a látogatási mintázatok simítására, az időbeli változások illusztrálására használjuk, amivel csak a növényfajok közti váltások és az egyedek közti eltérések szemléltetése a célunk; a modell feltételek sérülése miatt nem adunk meg sem becsléseket, sem *P*-értéket.

Kiszámoltuk az *egyedenkénti viráglátogatási arányokat* (ezt mutatja az első oszlopdiagram a horizontális sávok mellett a 11. ábrán). Minden egyedre kiszámítottuk az *aktuális populációs viráglátogatási arányokat*, ami az adott egyed megfigyelése során jelenlévő populáció viráglátogatásán alapult. Ezzel figyelembe vettük, hogy az egyedek között időbeli eltolódás van (harmadik oszlopdiagram a 11. ábrán). Az *aktuális populációs viráglátogatási arány* azt mutatja meg, hogy adott egyednek milyen arányban kellett volna a különböző növényfajokat látogatni, ha ugyanazokon táplálkozik, amin a többi olyan egyed, mely azonos időszakban van jelen a populációban. Bemutatjuk a *teljes populációs látogatási arányokat* is, ezt a 40 egyed teljes repülési időszakra vett megfigyelései alapján számítottuk (második oszlopdiagram a 11. ábrán). Az *aktuális- és teljes populációs látogatási arányokat* Zaccarelli et al. (2015) „átlagolási módszerével” számítottuk, ez súlyoz azzal, hogy az egyedek között eltérő volt a megfigyelések száma. Az *aktuális- és teljes populációs viráglátogatási arányokat* azért számítottuk ki és mutatjuk be, hogy össze tudjuk vetni az egyedszintű viráglátogatási arányokkal. Később ezeket az értékeket (és elnevezéseket) a specializációs indexek számításánál is alkalmazzuk (lásd: következő alfejezet).

Az egyedeket az egyedenkénti viráglátogatási arányok alapján hierarchikus klaszteranalízis segítségével három csoportra osztottuk (Suzuki & Shimodaira 2015, euklideszi távolságok alapján; lásd szürke-skálázott körök a 11. és 12. ábrákon).

#### **4.5.1.2 Egyedszintű specializációs indexek**

Különböző egyedszintű specializációs indexeket számítottunk ahhoz, hogy jellemezzük az egyedek közti táplálkozásbeli különbségek mértékét. Kiszámítottuk az egyedenkénti hasonlósági indexet ( $PS_i$ ; Schoener 1968; Bolnick et al. 2002):

$$PS_i = 1 - 0,5 \times \sum_k |p_{ik} - q_k|$$

Ahol  $p_{ik}$  = a *k*. forrás fogyasztási aránya az *i*. egyed étvendjében és  $q_k$  = a *k*. forrás fogyasztási aránya a populáció étvendjében. Kétféle  $PS_i$ -t számítottunk ki, (i) ahol  $q_k$  = a *k*. forrás *aktuális populációs viráglátogatási aránya* az *i*. egyed esetén ( $PS_{i-aktuális}$ ), és (ii) ahol  $q_k$  = a *k*. forrás látogatási aránya a *teljes* populáció étvendjében ( $PS_{i-teljes}$ ; az eredeti  $PS_i$

számítási mód). A  $PS_{i-aktuális}$  felfogható úgy, hogy az egyedek étrendjét nem a teljes időszak összes táplálkozásával hasonlítjuk össze, hanem csak az adott egyed megfigyelési időszaka alatti populációs megfigyelésekkel (azaz figyelembe vesszük a populációs fogyasztás időbeli változását, ami összefügghet a kínálat időbeli változásával; lásd előző alfejezet: *aktuális populációs viráglátogatási arány*). Véleményünk szerint a  $PS_{i-teljes}$  egy torzított becslést ad, ugyanis szemben a  $PS_{i-aktuális}$ -sal nem veszi figyelembe az időbeli változásokat, ezért a  $PS_{i-teljes}$ -t csak a két érték eltérésének demonstrálása érdekében számítottuk ki. Az egyedenkénti  $PS_i$  értékeket a 11. ábrán mutatjuk be. Nem alkalmaztunk statisztikai hipotézis vizsgálatot, mivel ez a két számított index matematikailag nem vethető össze korrekten.

Egyedek közti páros étrend összehasonlítást is végeztünk ( $PS_{i-j}$ ; Bolnick et al. 2002; Araújo et al. 2008; akik Schoener (1968) módszerét alakították tovább):

$$PS_{i-j} = 1 - 0,5 \times \sum_k |p_{ik} - p_{jk}|$$

Itt  $p_{ik}$  = a  $k$ . forrás fogyasztási aránya az  $i$ . egyed étrendjében, és  $p_{jk}$  = a  $k$ . forrás fogyasztási aránya a  $j$ . egyed étrendjében. A  $PS_{i-j}$  az egyedek közti forráshasználatbeli hasonlóságot mutató index. A  $PS_i$  és a  $PS_{i-j}$  indexek 0 és 1 közötti értéket vehetnek fel. Az 1-hez közeli érték nagyobb hasonlóságot mutat adott egyed és a populáció étrendje között a  $PS_i$  esetén, illetve adott egyedek étrendje között a  $PS_{i-j}$  index esetén. A 0-hoz közeli érték esetén az egyedek étrendjei nagyon különböznek a populációs étrendtől ( $PS_i$ ), illetve az adott egyedek étrendje nagyon különbözik egymástól ( $PS_{i-j}$ ). A páros étrend-összehasonlítás értékeket ( $PS_{i-j}$ ) jól lehet szemléltetni egy hálózati ábrán (12. ábra), ahol az egyedek a csomópontok, ezeket élek kötik össze akkor, ha volt közös forráshasználat, a vonal annál vastagabb, minél nagyobb a  $PS_{i-j}$  értéke, azaz minél nagyobb a forráshasználat hasonlósága két egyed között. A csomópontok hálózaton belüli pozícióját (és így a köztük található távolságokat) az összes egyed közti kapcsolat alakítja ki (nem csak az egyes páros kapcsolatokat). Kiszámítottuk a  $C_{ws}$ -t (súlyozott csoportosulási koefficiens; Araújo et al. 2008; Zaccarelli et al. 2015) a  $PS_{i-j}$  értékek alapján létrehozott hálózatra (12. ábra). A  $C_{ws}$  egy hálózaton belül számszerűsíti a csoportosulás relatív mértékét. Arra ad becslést, hogy a populáció egyedei milyen mértékben tartoznak elkülöníthető csoportokba; tesztelhető vele, hogy van-e szignifikáns modularitás a hálózatban (vannak-e olyan jól elkülöníthető csoportok, amelyekben az egyedeknek hasonló az étrendje és a csoportba tartozó egyedek étrendje jelentősen eltér a többi csoportétól; a számítási módját lásd: Araújo et al. 2008; Zaccarelli et al. 2015). A nagy csoportosulási érték szignifikáns modularitással azt jelenti, hogy az egyedek olyan csoportokba sorolhatóak, amelyek étrendje eltér egymástól. Amennyiben a  $C_{ws}$  körülbelül 0, az azt jelenti, hogy nincs modularitás, és a hálózat egy véletlenszerű hálózathoz hasonló. Amennyiben a  $C_{ws} > 0$ , akkor a hálózat moduláris, azaz az egyedek külön csoportokat alkotnak, a különböző csoportokba tartozó egyedek eltérő forrásokat használnak. Amennyiben a  $C_{ws} < 0$  az azt

jelenti, hogy minden egyed étrendje eltérőbb a többitől, nem lehet csoportokba sorolni őket, így a csoportosulás aránya kisebb, annál is, mint amit a kapcsolatok számából becsülni lehetne. Monte Carlo módszerrel  $P$ -értéket számítottunk a  $C_{ws}$ -re, a null hipotézis az, hogy nincs modularitás (Araújo et al. 2008; Zaccarelli et al. 2015).

Vizsgáltuk az összefüggést az egyedek étrendbeli hasonlósága és az időbeli jelenléte, valamint élettartamuk időbeli átfedése között. Ábrázoltuk (i) a páros étrendbeli hasonlósági értékek ( $PS_{i,j}$ ) és az *egyedek megfigyelésének medián időpontjai közti különbségek* összefüggését; (ii) a páros étrendbeli hasonlósági értékek ( $PS_{i,j}$ ) és az *egyedek észlelési időtartamának átfedése* közti összefüggést: dummy (binomiális) változóként (0: nincs átfedés, 1: van átfedés); valamint (iii) a páros étrendbeli hasonlósági értékek ( $PS_{i,j}$ ) és az *egyedek észlelési időtartamának egymással átfedő napjainak aránya* közti összefüggést, az utóbbi át nem fedő értékei nélkül. Az (i) és (iii) esetben szórásdiagramokat és lineáris regresszióval illesztett egyeneseket alkalmaztunk, míg a (ii) esetben dobozábrán mutatjuk be a nem átfedő és átfedő esetek közti különbségeket. A mintázatok érdekeltek minket, nem a pontos hatásnagyságok, valamint az adatpontjaink nem függetlenek egymástól (minden egyed többször szerepel), ezért nem adjuk meg a lineáris regressziók  $P$  és  $R^2$  értékeit.

Az indexeket és a klaszteranalízist az összes látogatott növényfajra számítottuk, míg a 11. ábrán a könnyebb átláthatóság kedvéért csak a négy leggyakrabban látogatott fajt és az egyéb látogatott fajok kategóriát mutatjuk be, ezért az indexek és a 11. ábra oszlopdiagramjai közötti összefüggések nem minden esetben szembeszökőek.

Az elemzéseket és az ábrák készítését R statisztikai környezetben (R Core Team 2015) végeztük. A következő csomagokat használtuk: az „nnet”-t (Venables & Ripley 2002) a multinomiális modellekhez, a „pvclust”-t (Suzuki & Shimodaira 2015) a hierarchikus klaszterelemzéshez, a „RInSp”-t (Zaccarelli et al. 2015) az egyedi specializációs indexek számításához, és a „qgraph”-t (Epskamp et al. 2012) az egyedek forráshasználata közti hasonlóságot bemutató hálózatra készítéséhez.

#### **4.5.2 Eredmények**

2011-ben negyven egyedet sikerült legalább nyolc alkalommal megfigyelnünk (összesen 856 megfigyelés; 21 (medián, terjedelem: 8–70) viráglátogatás/egyed). Az egyedszintű mintázatokot,  $PS_i$  indexet és a klaszteranalízis eredményeket a 40 egyedről a 11. ábrán mutatjuk be. A kis Apolló-lepkéket 1–11 növényfajon láttuk táplálkozni (a teljes populációt összesen 27 fajon, az elérhető 62 rovarporozta faj közül). Az egyedek néhány növényfajt látogattak nagy arányban és számos további fajt alkalmanként (11. ábra). A legtöbbet látogatott faj egyedenkénti látogatási aránya 51% (medián; terjedelem: 23–100%).

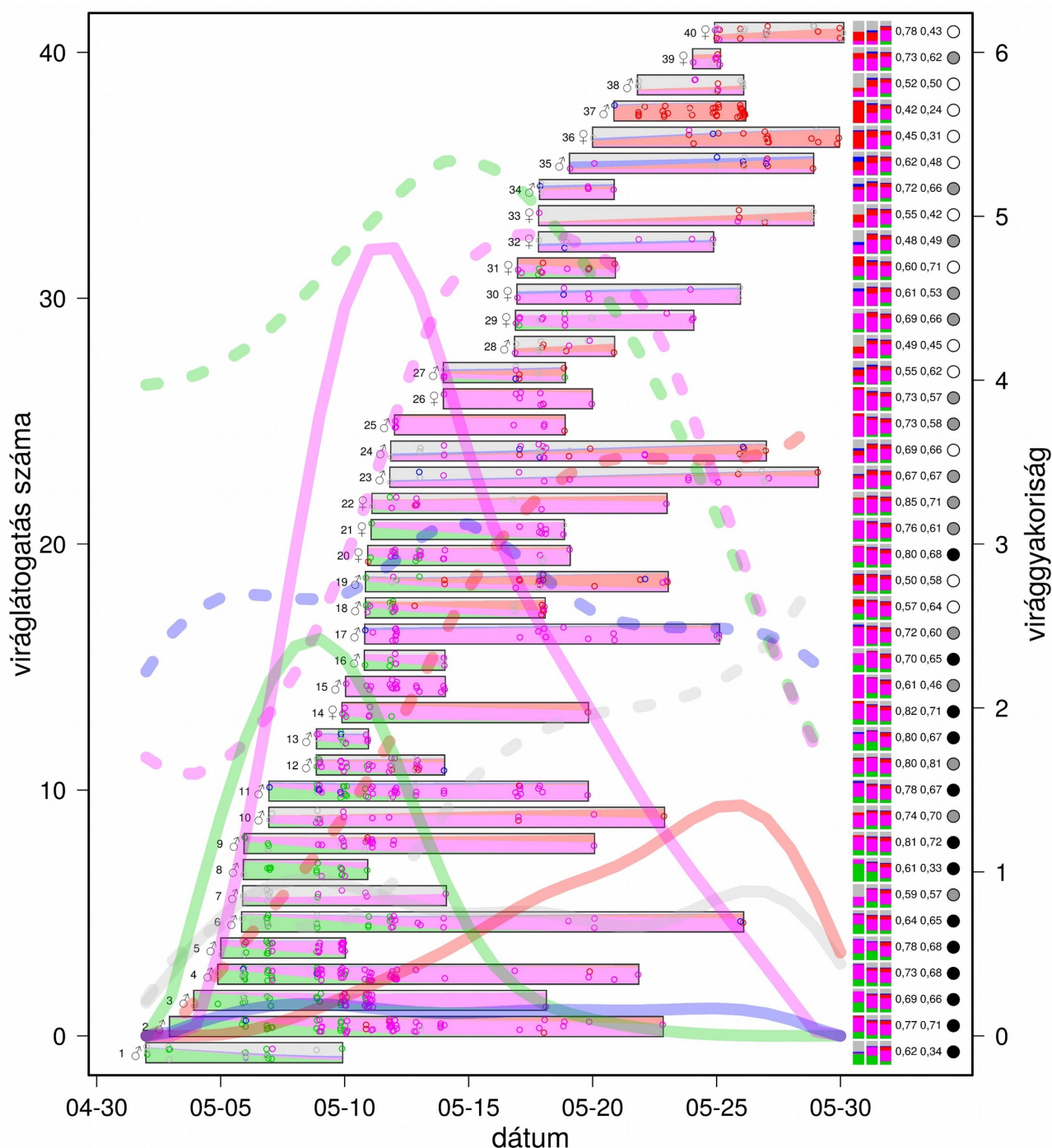
A kis Apolló-lepke egyedek az élettartamuk során váltottak a növényfajok között. A



multinomiális modell által prediktált látogatási valószínűségek a leggyakrabban látogatott növényfajok között időbeli átmeneteket mutatnak (lásd: horizontális sávok a 11. ábrán). Néhány egyed gyorsan váltott a növényfajok között, akár pár nap alatt váltottak egyik fajról a másikra (pl. 4. és 5. számú egyed, 11. ábra), míg más egyedeket az egész élettartamuk alatt többnyire csak egy növényfajon láttunk táplálkozni (pl. 15. és 26. egyed, 11. ábra). Néhány egyed akár egy napon belül többször is váltott a növényfajok között (lásd: színes körök a 11. ábrán; pl. 24. egyed). Míg más egyedeket többnyire egy-egy növényfajon láttuk a nap során addig, amíg nem váltottak, hogy a továbbiakban egy másik fajon táplálkozzanak hasonló állandósággal (pl. 4. és 6. egyed, 11. ábra).

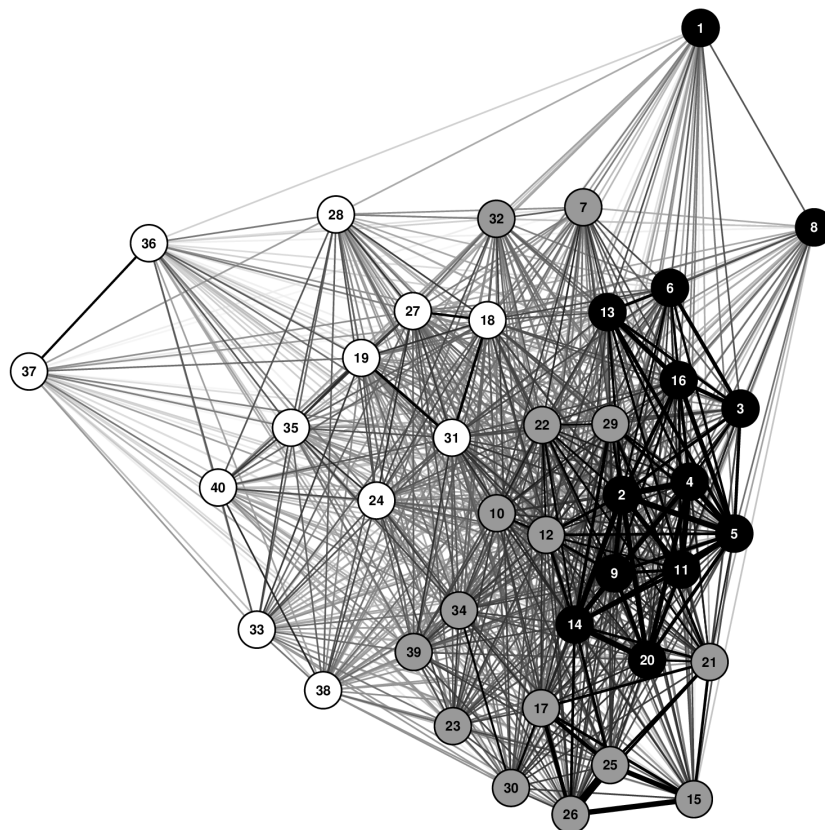
A klaszteranalízissel három csoportra osztottuk az egyedeket (lásd a szürke-skálát a 11. és 12. ábrán; az azonos csoportokba tartozók viráglátogatási arányai jobban hasonlítanak egymáshoz, mint a más csoportba tartozóké). A klaszterelemzés csoportosítása időbeli átmenetet mutat az egyedek étvendjében: az egy csoportba tartozók időben egymáshoz közelebb található egyedek. Az egy-egy csoportba tartozó egyedek medián, első és utolsó megfigyelési dátumai: fekete csoport: 05-10, 05-02 – 05-26; szürkék: 05-18, 05-06 – 05-29; fehérek: 05-22, 05-11 – 05-30. Ez a mintázat többé-kevésbé egybe esik a négy leggyakrabban látogatott növényfaj viráglátogatási mintázatával (átlagos viráglátogatási arányok: *F. viridis*, *S. viscaria*, *D. giganteiformis*, *P. comosa* egymás után csoportonként: fekete: 34%, 48%, 3%, 2%; szürke: 4%, 63%, 7%, 4%; fehér: 5%, 22%, 40%, 4%; 11. ábra). A repülési időszak elején repülő egyedek gyakrabban látogatták a *F. viridis*-t, ezek tartoznak a fekete csoportba, a repülési időszak vége felé repülő egyedek gyakrabban látogatták a *D. giganteiformis*-t, és ezek az egyedek tartoztak a fehér csoportba (11. ábra).

Az egyedenkénti viráglátogatási arányok egyedek közti különbségekre utalnak (lásd: az egyedek egymáshoz és az *aktuális populációs viráglátogatási arányokhoz* viszonyított viráglátogatásai: az *első és második oszlopdigramok* a 11. ábrán). A hasonlósági indexek is jelentős varianciát mutatnak egyedek között;  $PS_{i-aktuális}$  terjedeleme: 0,42 – 0,85 (11. ábra). A  $PS_{i-aktuális}$  és a  $PS_{i-teljes}$  értékek eltérőek voltak egyedeken belül (lásd az értékeket a 11. ábrán). Ez arra utal, hogy a különböző „populáció” definíciók (az *aktuális*: a fókuszig egyed időablakára értett; valamint a *teljes*: a teljes repülési időszakra értett) különbségeket okoznak az egyedszintű specializációs indexekben. A  $PS_{i-aktuális}$  számos esetben nagyobb volt mint a  $PS_{i-teljes}$  (pl. 8. és 37. egyed, 11. ábra), ami egy kisebb mértékű specializációt (azaz egyedek közötti kisebb különbséget) mutat, ha az egyedeket csak az időben egyszerre jelenlévő többi egyedhez (vagyis az *aktuális populációhoz*) hasonlítjuk, mintha a *teljes populációhoz* (itt utóbbi is csak a 40 elemzett egyed).

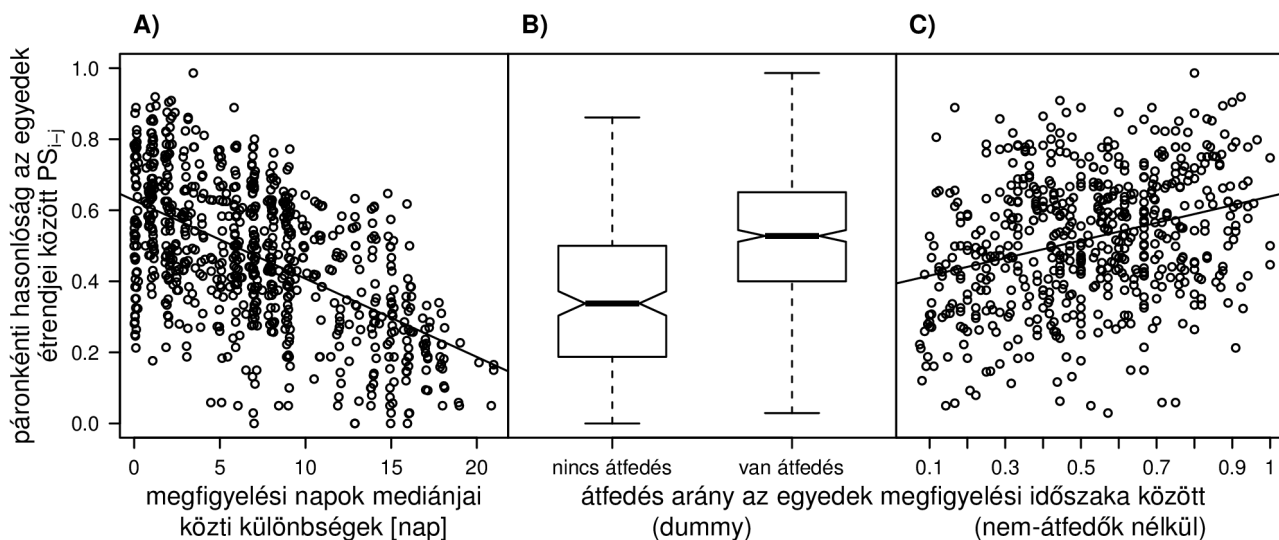


11. ábra: Egyedszintű viráglátogatási mintázatok. A szaggatott vonalak a virággyakoriságok változását, a folytonos vonalak a viráglátogatás populációs változásait mutatják a leggyakrabban látogatott fajokra; a görbék kernel-simítottak. A színek a különböző fajokat jelentik: zöld: *Fragaria viridis*, rózsaszín: *Silene viscaria*, piros: *Dianthus giganteiformis*, kék: *Polygala comosa*, és szürke: „egyéb látogatott fajok”. A horizontális sávok a 40 egyed megfigyelési terjedelmét mutatják, a számok balra az egyedi azonosítók. Az élettartam alatti színátmenetek a viráglátogatás egyeden belüli időbeli változását szemléltetik (prediktált valószínűségeket a multinomiális modellből). A színes pontok az egyedeken belül az egyedek viráglátogatási megfigyeléseit jelentik, a megfigyelés időpontja szerint rendezve az x-tengelyen és az y-tengely mentén véletlenszerűen az egyeden belül. Az egyedek sávja mellett jobbra az első oszlopdiagram a megfigyelt egyedszintű viráglátogatási arányokat, a második oszlop az *aktuális* populáció viráglátogatási arányait, a harmadik a *teljes* populáció viráglátogatási arányait mutatják. Az oszlop mellett értékek közül az első a  $PS_{i-aktuális}$  és a második a  $PS_{i-teljes}$ . A jobb szélén található körök a klaszteranalízis csoportosítását mutatják.

A  $PS_{i,j}$  értékek is változtak az összehasonlított egyed-párok között (medián: 0,46; terjedelem: 0,00 – 0,99), de nem találtunk modularitást az ezen értékekre épülő hálózatban ( $C_{ws} = -0,02$ ;  $P = 0,999$ ; 12. ábra). Amennyiben modularitást találtunk volna, úgy a hálózatban lennének egymáshoz közeli egyedek (rövid élek csoportokon belül) és a csoportok egymástól távol helyezkednének el (hosszú élek csoportok között). A mi esetünkben az élhosszak hasonlóak (a 12. ábrát vesd össze Araújo et al. (2008) 2. ábráján található példákkal). Bár a klaszteranalízis és a hálózatábra hasonló eredményeket mutat, a klaszteranalízis által képzett csoportok között sincs jelentős távolság (12. ábra). Az egyedi azonosítók alapján inkább olyan folytonos átmenet látszik, ami az időbeli eltolódásnak felel meg (12. ábra). Az egyedek étvendjében található különbségek is összefüggtek az egyedek időbeli jelenlétével (13. ábra). A páros étvendbeli átfedések ( $PS_{i,j}$ ) csökkentek, ha nőtt a medián megfigyelési napok közti eltérés (becslés:  $-0,022$ ; 13.A. ábra), nagyobbak voltak, ha az egyedek időablakai átfedtek (átlagok közti különbség: 0,174; 13.B. ábra), és nőttek, ha nőtt az átfedő napok száma (becslés: 0,248; 13.C. ábra), azaz nagyobb a különbség az olyan egyedek forráshasználatára között, melyek időbeliségében nagyobb az eltérés.



12. ábra: Egyedszintű étvendek közti hasonlóság egyedek közti hálózatként ábrázolva. Az egyedek a csomópontok, minden egyedpár egy vonallal van összekötve, amennyiben volt olyan forrás, melyet mindkettő használt. A vonal vastagsága a  $PS_{i,j}$  értékeket szemlélteti. A csomópontokban található számok az egyedek azonosítói, a szürke-skála jelzi, hogy a klaszteranalízis szerint mely csoportba tartoznak.



13. ábra: Összefüggések az egyedek éntrendbeli páronkénti hasonlóságai és (A) a párok medián megfigyelései közti különbségekben, valamint (B és C) az átfedő napok arányai között. A megfigyelési időszakok (élettartamok) átfedése esetén létrehoztunk egy dummy változót (nincs–van átfedés; B) és egy folytonos változót, amely esetén a nulla (nem-átfedő) értékekkel nem számoltunk (C). Minden pont egy párt jelent. A vonalak a modellekkel illesztett regressziós egyenesek.

### 4.5.3 Diskusszió

#### 4.5.3.1 Időbeliség az egyedszintű viráglátogatásokban

A 2011-es repülési időszak hosszabb (29 nap) volt, mint egy átlagos egyed megfigyelési periódusa (látszólagos élettartama). A vizsgált 40 egyed esetén, ez a megfigyelési periódus-hossz 9 nap (medián, terjedelem: 2–21) volt. A látogatott növényfajok 24 (medián, terjedelem: 5-27) napig virágoztak a repülési időszak alatt. A négy leggyakrabban látogatottból három virágozott a teljes repülési időszak alatt, a *Dianthus giganteiformis* öt nappal az első kis Apolló-lepke megfigyelése után kezdett nyílani. Az egyedeknek nem feltétlen kellett volna váltaniuk a növényfajok között, amennyiben a táplálkozást csak a növényfaj virágos állapotú jelenléte határozná meg. Számos növényfaj, vagyis alternatív nektárforrás érhető el egyszerre, így az egyedeknek előnyösebb lehet váltani mindig az épp legkifizetőbb (pl. leggyakoribb és/vagy legtöbb nektárt nyújtó) forrásra. A virággyakoriság gyorsan változik tavasszal az általunk mintavételezett, és az ehhez hasonló élőhelyeken (lásd: 3.3.2.3. fejezet: átlag 5,8%-os napi virágzó tőszám változás; valamint 9. ábra; Kubo et al. 2008; Bagella et al. 2013), így fontos lehet, hogy az egyedek a táplálkozási stratégiájukat a virágkínálat-változás fenológiájához tudják igazítani.

A multinomiális modell és a pillanatnyi megfigyelések alapján (11. ábra) a kis Apolló-lepke egyedek képesek a nektárnövényfajok között váltani, akár egy napon belül, de akár az egész élettartamuk alatt többször is. A legtöbbet látogatott fajról néhány nap alatt át tudnak térni egy másik, később szintén nagy arányban látogatott fajra (11. ábra). Ebből arra is lehet

következtetni, hogy az egyedek képesek az étrendjüket a folytonosan változó virággyakoriságoknak megfelelően alakítani. Csak nagyon kevés egyed volt, amely kizárólag egy vagy néhány növényfajt látogatott volna (pl. 15. és 37. egyed; 11. ábra). Az eredményeink azt sugallják, hogy a kis Apolló-lepkék valószínűleg az aktuálisan legkifizetőbb nektárforrást választják a sok potenciális forrás közül. A lepkék egyedszintű növényfajok közti váltást már korábban is igazolták laborkísérletekben (Kandori & Ohsaki 1996; Blackiston et al. 2011), és általánosan igaz, hogy a források időbeli változatossága befolyásolhatja a táplálkozási döntéseket (Stephens et al. 2007), de tudomásunk szerint részletes egyedszintű terepi megfigyeléses vizsgálatot még nem publikáltak.

Néhány növényfaj nagyarányú látogatása mellett alkalmanként számos más növényen is megfigyeltük a lepkéket (lásd: szürke körök az egyedek horizontális sávjain a 11. ábrán). Ez történhet a bevitt tápanyagok kiegyensúlyozása vagy új táplálékot nyújtó növényfaj felkutatása érdekében. Véleményünk szerint a nektárforrások széles skálájának látogatása (a viráglátogatók mintavételező viselkedése, „sampling behaviour”, Heinrich 1979; Chittka et al. 1999; Goulson 1999; Naug & Arathi 2007) segíthet követni a gyors virágkínálatbeli változásokat. Ilyen flexibilis táplálkozási stratégiára szükség is van a gyorsan változó közösségekben (Fryxell et al. 2005; Stephens et al. 2007), mint amilyenek például a növény-beporzó rendszerek (Kubo et al. 2008; Fründ et al. 2011; Bagella et al. 2013). Eredményeink egyszerre támogatják azt, hogy a kis Apolló-lepkék előnyben részesítenek egyes fajokat, valamint, hogy mintavételezik az elérhető virágkínálatot. Valószínűleg mindkét viselkedési mechanizmus nagyban segíti a hatékony forráshasználatot.

#### **4.5.3.2 Egyedek közti különbségek a viráglátogatási mintázatokban**

A viráglátogatási mintázatok, a néhány növényfaj nagyarányú látogatása (lásd: a különböző egyedek eltérő viráglátogatásait az *első oszlopdiagramokon* a 11. ábrán), valamint a széles  $PS_i$  és  $PS_{i,j}$  terjedelmek mind jelentős egyedek közti imágókori táplálkozásbeli különbségekre utalnak. Utóbbi alapján az sejthető, hogy vannak egyedek, melyek inkább generalisták, míg más egyedek pedig jóval inkább specialisták, ennek ellenére nem találtunk teljesen elkülöníthető stratégiákat. A hálózatban nem mutattunk ki modularitást, ami azt jelenti, hogy nincsenek jól elkülöníthető olyan csoportok, melyekben az egyedeknek hasonló az étrendje, és az jelentősen eltérne a többi csoportétól. Fokozatos átmenet látható a populációban a specialistább és generalistább egyedek között. A relatív specialisták valószínűleg hatékonyabban tudnak bő táplálékforrásokat hasznosítani, a relatív generalisták sokkal ellenállóbbak a fluktuációból adódó változásoknak. Valószínűleg dinamikusan változik, hogy éppen melyik stratégia előnyösebb a populáció életképességének növeléséhez (Schoener 1968; De León et al. 2012). A lepke egyedek közti eltéréseket az imágókori táplálkozásban

már korábban is felvetették (Erhardt & Mevi-Schütz 2009; Dennis 2010), de eddig nem mutatták ki terepi vizsgálatban.

Az egyedek közti viráglátogatási különbségekben egy folyamatos időbeli eltolódás volt észlelhető, ami valószínűleg a virágkínálatbeli változások következtében alakult így. Ezt a jelentős időbeli hatást az összes elemzésünk támogatta: a grafikus elemzés (11. ábra), a klaszteranalízis (11. és 12. ábra), a  $PS_{i-aktuális}$  és a  $PS_{i-teljes}$  közti eltérések, valamint az étrend- és időbeli különbségek közti összefüggéseket elemző lineáris regressziós modellek is. Az időbeliség hatása mögött az áll, hogy az egyedek eltérő időben kelnek ki a bábból, és különböző ideig élnek (időbeli fragmentálódás; Nowicki et al. 2005; Bubová et al. 2016), valamint hogy a *leggyakrabban látogatott fajok* eltérő virágzás-dinamikával rendelkeznek, és a növényfajonkénti virággyakoriságok gyorsan változnak. Ebből az következik, hogy az egyed repülési időszaka jelentősen meghatározza az étrendjét. Viszont néhány egyed jelentős eltérést mutat a aktuális populációs trendtől, és kisebb-nagyobb eltérések találhatóak az azonos időszakban élő egyedek között (11. ábra), tehát az időbeliség nem magyaráz minden egyedek közti különbséget. Az egyedszintű specializációbeli eltéréseken túl különbségeket találtunk az egyedek növényfajok közti váltásainak időzítésében is (lásd: a multinomiális modell predikcióit, az egyedek horizontális sávjának hátterei a 11. ábrán). Az egyedek egymáshoz képest kicsit később, vagy kicsit korábban váltottak egyik növényfajról a másikra (pl. vedd össze 1-8. egyedet a 11. ábrán).

Az egyedek közti különbségek és az időbeliség ivarok közti különbségeket is rejtenek, ugyanis a kis Apolló-lepke hímek a repülési időszak során korábban jelennek meg, mint a nőstények (protandria; Vlasanek et al. 2009). A 2011-es szezon elején szinte csak hímeket figyeltünk meg, a szezon vége felé pedig több a nőstény megfigyelésünk (11. ábra; de összességében a nőstény egyedekről kevesebb megfigyelésünk van, azok rejtőzködőbb viselkedése miatt (Konvička & Kuras 1999; Adamski 2004), ezért érdemes figyelembe venni a többi ritkábban megfigyelt egyedet is: Mellékletek: 12. ábra). A protandria miatt a hímeket többször láttuk *Fragaria viridis*-en, míg a nőstényeket *Dianthus giganteiformis*-on, ami valószínűleg nem az ivarok eltérő preferenciáiból, hanem az ivararány és a virágkínálat (és így a viráglátogatás) időbeli változásaiból adódik. Más viráglátogató rovaroknál és más lepkéknél is találtak már ivarok közti eltéréseket a viráglátogatásban (Rusterholz & Erhardt 2000; Baz 2002; Ne'eman et al. 2006; Alarcón et al. 2010; Bąkowski et al. 2010; de Jager & Ellis 2012), de az időbeliség potenciális hatását a legtöbb hasonló vizsgálatban nem veszik figyelembe, és ez akár téves értelmezésekhez is vezethet (pl. Baz 2002).

A táplálkozásbeli különbségeknek jelentős hatása lehet, bármilyen ok is magyarázza a viráglátogatásbeli egyedi és ivari különbségeket. Amennyiben más növényfajokon táplálkoznak a nőstények és a hímek (vagy a különböző egyedek), úgy más lehet az elért

táplálék mennyisége és minősége. A szezon elején a hímek által látogatott *Fragaria viridis* valószínűleg rosszabb forrás, mint a később megjelenő gyakran látogatott fajok, ugyanis kevés nektárt nyújt virágonként (Mellékletek: 7. és 8. ábra). A hímek repülési időzítése (protandria) kiemelkedően fontos ennél a fajnál, mert a hímek erényövvvel zárják le a nőstények pároznyílását a párosodás során, így a későn repülő hímek párosodási esélye alacsonyabb (Orr 1995; Vlasanek & Konvička 2009). Ezért elképzelhető, hogy 2011-ben a vizsgálati területünkön korán repülő hímeknek a párosodás lehetőségéért fel kellett adniuk a gazdag táplálékforrásokat, és hamar (már a *Fragaria viridis* virágzásakor) jelen kellett lenniük, hogy a szűz nőstényeket minél nagyobb eséllyel találják meg. Ez arra utal, hogy lehetséges a csereviszony a párosodásért folytatott verseny (bábból kelés korai időzítése) és a hatékony táplálékfelvétel között a hímek esetében.

Araújo et al. (2011) azt sugallják, hogy az egyedek közti forráshasználatbeli eltérések fenotipikus különbségekkel magyarázhatóak, ilyenek például: funkcionális morfológia, kognitív képességek, vagy emésztési képességek. Ezek meghatározhatják a fogyasztó forrás-preferenciáját, táplálkozásbeli viselkedését, fiziológiai szükségleteit és szociális státuszát. Jelen tanulmányra támaszkodva ezt ki tudjuk egészíteni azzal, hogy az időbeliség: a kelési asszinkronizálódás (Calabrese & Fagan 2004), az időbeli fragmentálódás (Nowicki et al. 2005; Bubová et al. 2016), és a gyors táplálékkínálat-változás együttes megléte is okozhat jelentős egyedszintű forráshasználatbeli változatosságot. Mindennek következtében a táplálkozásbeli különbségek egyedszintű vizsgálata esetén az időbeli változásokat is figyelembe kell venni minden olyan esetben, ahol a forrás-elérhetőség változik a megfigyelési időszak alatt.

Az időbeliség csak egy részét magyarázza az egyedek közti eltéréseknek (lásd: a  $PS_{i-aktuális}$  terjedelmeket, valamint az egyes egyedi értékek jelentős eltérését az egyedek közti azonosságot mutató 1-es értéktől). Az időbeliség okozta hatásokon túl valószínűleg további egyedi változatosságok is vannak (pl. morfológiai, térhasználatbeli, öröklött preferenciabeli eltérések; Peat et al. 2005; Körösi et al. 2008; Jones et al. 2015). Továbbá jelentősen alakíthatja az étrendet a nagy növényfajon belüli nektármennyiség és összetételbeli változatosság is (lásd: 4.3.2. fejezet és Mellékletek: 7–10. ábra): adott növényfaj különböző virágain táplálkozó egyedek más-más ismereteket szerezhetnek a faj által nyújtott forrásokról, például a nektármennyiségről, ezért a véletlen jelentősen alakíthatja az egyedek aktuális nektárforrás-választását. Ivarok között is lehetnek még további, itt nem vizsgált eltérések, például a nőstények általában nehezebbek a hímeknél (lásd: 4.2.1. rész), valamint a nőstényeknek más anyagokra lehet szüksége a tojások előállításához és érleléséhez, mint a hímeknek a sok repüléshez és az erényövek előállításához (Baz 2002; Morehouse et al. 2013). Mindennek lehet hatása a táplálék-szükségletekre, és a viráglátogatási mintázatokra.

Véleményünk szerint az egyedszintű részletes terepi vizsgálatok új eredményekkel szolgálnak arra vonatkozóan, hogy az egyes populációk hogyan képesek alkalmazkodni a környezeti változásokhoz. Ennek ellenére viszonylag kevés terepi tanulmány foglalkozik egyedek élettartam alatti nyomonkövetésével (Heinrich 1979; Dukas & Visscher 1994). Az egyedi specializáció elemzéséhez csak néhány módszer és irányelv létezik (Bolnick et al. 2002; Araújo et al. 2008; Novak & Tinker 2015). Következik ez abból is, hogy nem egyszerű ilyen bonyolult adatstruktúrákat megfelelően elemezni, például, mert a válaszváltozó a legtöbb esetben egy többszintű kategóriás változó (a táplálék faj típusa), amihez viszonylag bonyolult multinomiális modellek szükségesek. Véleményünk szerint az egyedszintű specializációban szerepet játszó magyarázó változókat mélyrehatóbban kellene vizsgálni, mint ahogy azt a korábbiakban tették (Layman et al. 2015). A legtöbb esetben viszonylag alacsonyak a mintaszámok, ami kevés magyarázó változó figyelembe vételét teszi lehetővé, pedig a tér- és időbeliség, valamint a forrás mennyiségének modellbe építése fontos lenne. A kevés adat és/vagy kevés magyarázó változó nehézkessé teszi a megfelelő kiértékelést és megbízható következtetések levonását. A teljes élettartam alatti jó felbontású táplálkozási adatok gyűjtése bármilyen állatfaj esetén nehézségeket okoz, valamint jelentős kihívás jó minőségű magyarázó változókkal megtámogatni ezeket a vizsgálatokat a mintavételi csereviszonyok és a modellfeltételek miatt (Araújo et al. 2011; Hassall & Thompson 2011; Fodrie et al. 2015; Novak & Tinker 2015; valamint lásd jelen értekezés 3. fejezet).

További problémának tartjuk, hogy számos korábban kidolgozott például a „teljes populációt egyben értékelő” egyedszintű specializációs index (pl. WIC/TNW; Roughgarden 1972; Bolnick et al. 2002) nem alkalmazható matematikailag korrekten a legtöbb megfigyeléses vizsgálatnál (pl. jelen esetben, amikor az egyedekről nem azonos számú megfigyeléssel rendelkezünk, és az egyedek nem egy időablakban éltek). Véleményünk szerint csak a teljes populációt jellemző értékekből nem lehet megbízható következtetéseket levonni, nem nyújtanak elég jó betekintést se az egyedek közti különbségek mértékébe, se az azt meghatározó okokba. Megbízható adatok gyűjtéséhez és elemzéséhez további mintavételi és statisztikai módszerek kidolgozására lenne szükség (Araújo et al. 2011; Novak & Tinker 2015). Ilyen élettartam alatti vizsgálatok esetén érdemes lenne alkalmazni az újonnan megjelenő kis testméretű állatokat is nyomonkövetni képes eszközöket (pl. Streit et al. 2003; Hagen et al. 2011; Feltham et al. 2014; Kissling et al. 2014). Szükség lenne az egyedszintű specializációs indexek esetén újabb, megfelelőbb számolási módszerekre, melyek figyelembe veszik a tér és időbeli hatásokat is. A meglévő megfigyeléses ismereteket szimulációs vizsgálatokkal lehetne kiegészíteni, és adaptálni lehetne a bayesi idősoros klaszteranalízis módszereket, például időben szekvenciális adatok elemzése esetén (Frühwirth-Schnatter et al. 2010; Pamminer 2012; García-Magariños & Vilar 2014).



## 4.6 Élőhelyhasználat a források térbeli előfordulásának függvényében

Szigeti et al. (2015) alapján

Az előző fejezetben felvetettük, hogy az időbeli változások mellett a források térbeli elhelyezkedése is jelentős hatással lehet a lepkék viselkedésére. A következőben bemutatott vizsgálatunk célja volt megtudni, hogy a kis Apolló-lepke imágók egy élőhelyen belüli, populációs szintű területhasználatát a lárvális tápnövény- (mint tojásrakó hely) és/vagy a leggyakrabban látogatott nektárnövények (mint imágókori táplálékforrás) térbeli előfordulása határozza-e meg. Kérdés, hogy befolyásolja-e mindezek élőhelyen belüli előfordulását a nyílt területek aránya (mint napozó helyek), valamint a térhasználat változik-e a repülési időszakon belül. Az itt bemutatott vizsgálatot 2014-ben, a Hegyesden végeztük, egy másik élőhelyen, mint ahol a 4.3.–4.5. fejezetek vizsgálatait (lásd: Módszerek: 4.2.2. Helyszín és időszak és 4.2.6. Források térbeli előfordulása).

### 4.6.1 Adatelemzés

A mintavétel során a forrás (tápnövény, nektárnövény, napsütötte foltok) és a lepkegyakoriság adatokat a területet fedő 10×10 méteres háló kvadrátjaiban jegyeztük fel (lásd: 4.2.6. módszerek alfejezetet; Mellékletek: 6. ábra). Az így keletkezett kvadrátonkénti adatokat elemeztük. A lárvális tápnövény három mintavételéből a kvadrátonkénti maximális értékeket használtuk fel. A négy gyakoriságot jellemző kategóriát dichotómmá alakítottuk: kevés = 0 és 1, sok = 2 és 3 (eredeti kategóriákat lásd a 4.2.6. fejezetben), mivel nem találtunk olyan ordinális skálájú válaszváltozó elemzésére alkalmas módszert, amelyben a térbeliség is megfelelően figyelembe vehető. A célunknak, hogy a tápnövény gyakoriság nyíltságtól való függését vizsgáljuk, a dichotóm változó is megfelelt. A következetesség érdekében magyarázó változóként is így alkalmaztuk a további elemzésekben.

Annak ellenére, hogy számos olyan növényfaj jelen volt, melyeket korábbi vizsgálatainkban a kis Apolló-lepkék (más élőhelyeken) nagy arányban látogattak, jelen esetben a *Dianthus giganteiformis*-t látogatták kiemelkedően nagy arányban (> 70%). A többi növényfajon csak jóval kisebb arányban figyeltük meg őket: *Silene viscaria* 7,3%, erdei gyöngyköles (*Buglossoides purpureocaerulea*) 4,7%, *Ajuga genevensis* 3,9%, piros gólyaorr (*Geranium sanguineum*) 2,6%, *Vicia cracca* 2,1%, *Trifolium alpestre* 1,9% (fajlista: Mellékletek: 5. táblázat). A többi növényfaj alacsony látogatási aránya miatt, valamint a növényfajok közti jelentős térbeli előfordulási eltérések miatt a növényfajok közül csak a *Dianthus giganteiformis* virággyakoriságának a hatását modelleztük. A növényfajonkénti virágzó foltokat és a foltokba tartozó virágzó tőszámokat a teljes területen mintáztuk, így volt olyan folt, melyet a kvadrátok több részre vágtak. Ahhoz, hogy kvadrátonkénti virágzó-tőszámokat kapjunk, az egy-egy kvadrát által fedett, vagy a kvadrátba belógó virágfolt

tőszámát adott virágfolt kvadrátba tartozó területének arányával szoroztuk és az így kapott foltonkénti értékeket kvadrátonként összegeztük. A térbeliséget és az időbeli változásokat figyelembe véve a kvadrátokhoz rendelt gyakorisági adatokat elemeztük.

A kvadrátonkénti nyíltság értékeket a területet borító fák-bokrok (zárt) és gyeptoltok (nyílt) arányából kaptuk meg, százalékos értékkel számoltunk.

Az összefüggések elemzéséhez a kvadrátonkénti háromnaponta (nektárnövény mintavétel  $\pm 1$  nap) összegzett lepke megfigyelés számokkal dolgoztunk. Először a lepkék előfordulásának tér- és idő-, majd az ivar- és viselkedésfüggését ellenőriztük. Külön modellekben elemeztük a tápnövény-, nektárnövény-, lepkegyakoriság függését a nyílt területek arányától. A tápnövény esetén binomiális, általánosított additív modellel (GAM), a többi változó esetén a kapcsolatot kvázi-Poisson általánosított additív kevert modellekkel (GAMM) elemeztük (Wood 2006). A tér- és időbeliség figyelembevételéhez beépítettük a modellekbe a kvadrátok x-, y-koordinátáinak simítását és annak idővel vett interakcióját; a random faktor a kvadrátazonosító volt. A lehetséges térbeli autokorrelációt a reziduumokra alkalmazott Moran próbával ellenőriztük (Dormann et al. 2007). Ez egyik modellnél sem volt szignifikáns, azaz a térbeli autokorreláció nem jelentős.

Az adatokat QGIS programmal rendeztük térinformatikai adatbázisba. Az elemzéseket R statisztikai környezetben (R Core Team 2015) végeztük el a következő csomagokat használva: a „chron”-t (James & Hornik 2013) a március 1-től eltelt napok számításához, „mgcv”-t (Wood 2006; Wood 2011) az általánosított additív és általánosított additív kevert modellekhez, az „spdep”-t (Bivand 2014) a Moran próbához használtuk.

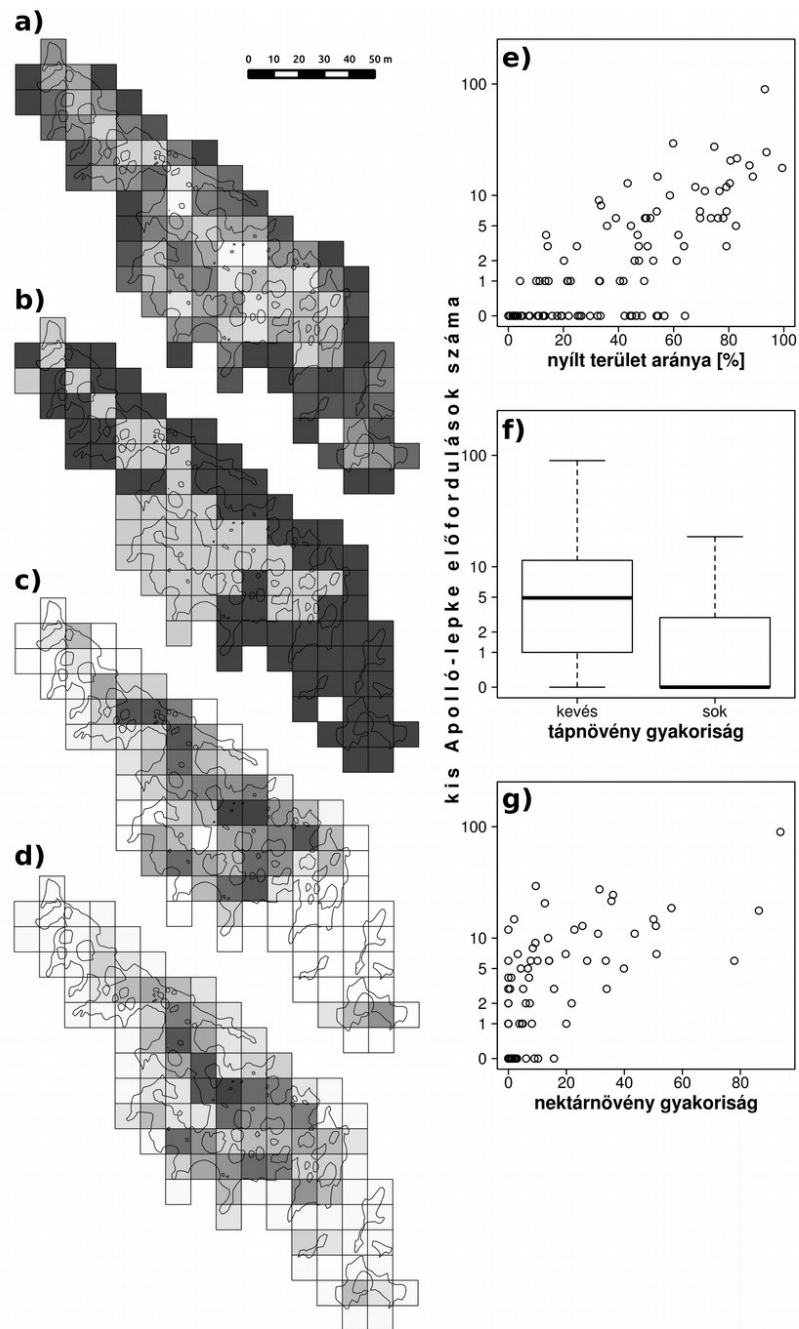
#### **4.6.2 Eredmények**

A Hegyesden, 2014-ben, 208 egyedet jelöltünk, melyekről összesen 2841 megfigyelésünk van. A vizsgált rét heterogén élőhely, változatos a kvadrátonkénti nyílt-zárt területek aránya (14.a ábra); foltos a tápnövény (14.b ábra), a nektárnövény (14.c ábra) és a kis Apolló-lepkék réten belüli előfordulása (14.d ábra). A lepkék térbeli előfordulása változik az idővel (3. táblázat: 1. modell). Megfigyeléseink során gyűjtött adatok között több volt a hím, mint a nőstény, és a nem táplálkozó, mint a táplálkozó egyed, de ezen kategóriák mentén nem találtunk jelentős különbséget a térbeli előfordulásban (3. táblázat: 2-3. modell, az interakció nem szignifikáns), így a további modellekbe ezeket a hatásokat nem építettük be. A tápnövény gyakorisága csökkent a nyílt területek arányával (14.e ábra; 3. táblázat: 4. modell), míg a nektárnövény (14.f ábra; 3. táblázat: 5. modell) és a lepkék gyakorisága (14.g ábra; 3. táblázat: 6. modell) nőtt a nyílt területek arányával. A leggyakrabban látogatott nektárnövény gyakorisága szintén helyfüggő és változott térben az idő függvényében (3. táblázat: 5. modell; Mellékletek: 13. ábra). A lepkék gyakorisága csökkent a tápnövény

gyakoriságával (3. táblázat: 7. modell) és nőtt a nektárnövény gyakoriságával (3. táblázat: 8. modell). A végső, 9. modellben a lepkék előfordulására a nyíltságnak, a térbeli előfordulás időbeli változásának, a nektárnövény térbeli előfordulásának, valamint az utóbbi időbeli változásának volt szignifikáns hatása ( $R^2= 0,846$ ; 3. táblázat és Mellékletek: 13. ábra).

#### **4.6.3 Diskusszió**

Élőhelyükön belül a kis Apolló-lepkék és forrásaik térben változatosan fordulnak elő (jelen vizsgálat mellett ezt tapasztaltuk minden más általunk bejárt élőhelyen is; és ez jellemző a lepkékre és azok forrásaira általában, Dennis 2010). A nyílt területek élőhelyen belüli előfordulási aránya a tápnövény, a nektárnövény és a kis Apolló-lepkék élőhelyen belüli gyakoriságára is hatással van. A lepkegyakoriság szempontjából nehéz szétválasztani, hogy a három vizsgált forrás (nyíltság, tápnövény, nektárnövény) közül melyek hatnak közvetlenül és melyek közvetetten a lepkére. A lárvális tápnövény negatív hatása valószínűleg a nyíltság közvetett hatása, ugyanis az biológiailag nem reális, hogy a tápnövény gyakorisággal csökkenjen a lepkegyakoriság, mivel a tápnövényben gyakori helyeknek vonzania kellene a lepkéket (elsősorban a nőstényeket; Bergström 2005; Sang 2007). A tápnövény megléte a lepke jelenlétének alapfeltétele. A lepke gyakoriság és a tápnövény gyakoriság közti negatív szignifikáns összefüggés abból adódhat, hogy a nyílt területek jobban vonzzák a lepkéket (és ott nagyobb eséllyel is figyelhetőek meg), míg a tápnövény az árnyékosabb területeken nő. A lepkék nem kerülik el a tápnövényüket, csak kevés időt töltenek tojásrakással, és/vagy kis mértékben került be ilyen viselkedés a mintánkba: összesen négy tojásrakási megfigyelésünk volt. Nagyobb térléptéken a tápnövény vonzó hatását várjuk, mivel a kis Apolló-lepke populációk csak ott életképesek, ahol jelen van a tápnövény (Bergström 2005). Emellett az élőhely típusa is fontos magyarázó változó lehet, ugyanis van, ahol a lárvális tápnövény a nyíltabb gyepfoltokban is megtalálható, így az ilyen élőhelyeken valószínűleg a nőstények viselkedése, térbeli mozgása eltér a mi vizsgálatunkban találtaktól (Heikkinen et al. 2005).



14. ábra: A kis Apolló-lepkék és forrásaik élőhelyen belüli előfordulása. A–D: Hegyesd kvadrátokkal fedett vizsgálati területén: A: nyílt-zárt területek aránya, B: tápnövény-, C: nektárnövény-, és D: lepkegyakoriság. A sötétebb kvadrátok zártabb élőhelyet vagy nagyobb gyakoriságot jelölnek. E–G: összefüggés a lepkegyakoriság és E: a nyílt területek aránya, F: a tápnövény gyakorisága, G: a nektárnövény gyakorisága között. A nektárnövény- és lepkegyakoriságokat a 2014-05-05. adatokkal szemléltetjük. Az y-tengelyek 10-es alapú logaritmus skálázottak.

3. Táblázat: A kis Apolló-lepkék előfordulása a források függvényében: modellillesztések eredményei. (Az első oszlop a modellek sorszámát mutatja; rövidítések: tápn.: tápnövény gyakoriság; nektárn.: nektárnövény gyakoriság; lepke: lepke gyakoriság; nyíltság: nyílt terület aránya; s(): a zárójelben szereplő változók együttes simított függvénye; x, y: x, y koordináták (azaz a térbeliség); idő: mintavétel dátuma; N.S.: nem szignifikáns; a kettőspont interakciót jelöl.) A független változók alatt szerepel a *P*-érték, egy sorral lejjebb pedig a hozzá tartozó becsült hatás, a legalsó sorban ± a standard hiba. A 4. modellnél binomiális GAM, a többi modell esetében kvázi-Poisson GAMM modelleket használtunk, a random faktor a kvadrátazonosító volt. A 4. modellben a térbeliség ugyan nem szignifikáns, de a térbeliség bevételel tudjuk elérni, hogy ne legyen autokorreláció az elemzésben, valamint így jóval nagyobb az *R*<sup>2</sup>-érték (a nyíltság hatása a térbeliség beépítésével és kihagyásával is megmarad).

	Függő változó	Független változók					R <sup>2</sup>
1.	Lepke	idő N.S.	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001			0,602
2.	Lepke	ivar <0,001 +0,802 ±0,102	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001	s(x, y):ivar N.S.		0,597
3.	Lepke	viselkedés <0,001 +0,526 ±0,109	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001	s(x, y):viselkedés N.S.		0,568
4.	Tápn.	nyíltság <0,05 -4,714 ±1,976	s(x, y) 0,17				0,694
5.	Nektárn.	nyíltság <0,001 +4,148 ±0,406	idő N.S.	s(x, y) <0,01	s(x, y):idő <0,001		0,769
6.	Lepke	nyíltság <0,001 +3,602 ±0,396	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001			0,611
7.	Lepke	tápn. <0,05 -0,679 ±0,342	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001			0,603
8.	Lepke	nektárn. <0,001 +0,012 ±0,002	s(x, y) <0,001	s(x, y):idő <0,001			0,645
9.	Lepke	nyíltság <0,001 +2,965	s(x, y) N.S.	s(x, y):idő <0,001	s(x, y, nektárn.) <0,001	s(x, y, nektárn.):idő <0,001	0,846

A kis Apolló-lepkék élőhelyhasználatát a nyílt területek aránya és a nektárnövény gyakoriság is pozitívan befolyásolja. Ezt a két hatást nehéz szétválasztani, mivel egyrészt a nektárforrások elsősorban a nyílt gyepekben fordulnak elő, másrészt a kis Apolló-lepkék inkább a napsütötte növényeken táplálkoznak, így táplálkozás közben gyakran napoznak is, (nyitott szárnyal a Nap irányába fordulva táplálkoznak). Segíthet a nyíltság és a nektárnövény gyakoriság együttes hatásának megértésében az, hogy a térhasználat változott a repülési időszak alatt, és ez a nektárnövények térbeli előfordulásának változásával volt összefüggésben, így valószínűsíthető, hogy a nektárkínálat térbeli előfordulásának önmagában is van szerepe, nem csak a nyíltság közvetett szerepét láthatjuk. Feltételezésünk szerint a kis Apolló-lepkék tájékozódása hierarchikus: először a nyílt területeket keresik, ahol napozni, így repülni és táplálkozni lehet, a nyílt területeken belül pedig a színes foltok vonzzák őket, amik a táplálékforrást jelentik az imágók számára. Ez jelentősen meghatározza területi előfordulásukat. Korábban is megfogalmazódott már, hogy a nyílt területek a megfelelő élőhelyek a kis Apolló-lepkék számára, természetesen csak abban az esetben, ha a közelben megtalálható a lárvális tápnövény és a preferált nektárnövények, valamint ahol a klimatikus feltételek is adottak. Erről eddig csak nagyobb léptékű vizsgálatok folytak (Meglécz et al. 1999; Luoto et al. 2001; Välimäki & Itämies 2003; Heikkinen et al. 2005). Jelen vizsgálattal sikerült először kimutatni azt, hogy a nyíltság és a nektárnövények hatása élőhelyen belül is erősen befolyásolja a lepkék területhasználatát, míg a lárvális tápnövénynek ilyen léptéken nincs pozitív hatása (vagy az nem kimutatható, valószínűleg a nyíltság és a mintavételi módszer közvetett hatása miatt).

Mivel a kis Apolló-lepkék elsődleges forrásai élőhelyük szerkezetileg különböző részein fordulnak elő (valószínűleg igaz ez a mérsékelt övi középhegységi erdős élőhelyek többségére), így más szerzőkhöz (Konvička & Kuras 1999; Kuusemets et al. 2005; Liivamägi et al. 2013) hasonlóan úgy véljük, hogy a jó élőhelyek olyan mozaikos területek, ahol egymáshoz közel található nyílt (nektárforrás és napozó) és zárt (lárvális tápnövény) foltok. Az általunk vizsgált terület egy nagyon kis rét (0,5 hektár), ahol a teljes terület egyfajta szegélyként működik, így itt az élőhelyen belül szinte mindenhol van közel nektárforrás és potenciális tojásrakó hely is. Az ilyen élőhelyeken a nőtények repülési költsége a táplálkozó és tojásrakó területek közt minimális, így több idő és energia marad táplálkozásra és a tojások készítésére is, ennek következtében az ilyen mozaikos élőhelyen valószínűleg nagyobb populációk maradhatnak fenn. Vagy, amennyiben a kis Apolló-lepke nőtények véletlenszerűen szórják szét a tojásokat azokon a területeken, ahol sokat tartózkodnak (Wiklund 1984), akkor a kikelő hernyóknak nem kell nagy távolságokat megtenniük. A nagy távolságok megtétele azért lehet gond, mert bár a hernyók valószínűleg képesek megtalálni a jó tápnövényfoltokat, a kikelő lárvák valószínűleg még nem elég mobilisak a nagy

távolságok megtételéhez (Valimaki & Itamies 2005), a gyors tápnövény életciklus miatt minden idő- és energiaveszteség csökkentheti a túlélésüket. Konvička & Kuras (1999), Bergström (2005), Sang (2007) és a mi terepi megfigyeléseink sem támasztják alá, hogy a kis Apolló-lepkék véletlenszerűen szórják szét a tojásaikat, és általában a tojások lerakási helyének – tápnövény előfordulása alapján történő – kiválasztása nagyobb lárvatúléléssel jár a véletlen választáshoz képest (Grossmueller & Lederhouse 1987). Mindez valószínűleg élőhely függő is, a mi vizsgálati területünkön (Magyarországon) az erdőben nő a lárvális tápnövény, míg más élőhelyeken a nyílt területeken is nagyobb arányban előfordulhat (Konvička & Kuras 1999).

A nyílt, napsütéses területek meglehetősen elengedhetetlen a kis Apolló-lepkék számára a lárva, a báb, a kelési (Konvička & Kuras 1999; Valimäki et al. 2005), és – eredményeink alapján – az imágó stádiumban is. A nyílt területek ilyen erős hatása természetvédelmi kockázatot rejthet: forráshiányos nyílt területek (pl. tarvágások, intenzív mezőgazdasági területek) ökológiai csapdaként működhetnek, mivel elvonnák a lepkéket a jó élőhelyekről (Konvička et al. 2006). Emellett veszélyes lehet a lepke élőhelyét adó tisztások, ligetes területek beerdősülése, záródása, a nyílt foltok eltűnése is (Valimäki & Itamies 2003; Liivamägi et al. 2013). A kis Apolló-lepke élőhelyeinek feldarabolódása és eltűnése, populációik összekötöttségének megszűnése az egyik legnagyobb veszély (Liivamägi et al. 2013), mert e lepke élőhelyei erőteljesen izoláltak, egyrészt a faj környezeti igénye, másrészt mindkét ivar kis diszperziós képessége miatt (Konvička & Kuras 1999; Valimäki & Itamies 2003; Kuussaari et al. 2016). Ennél a fajnál a meglévő élőhelyek megőrzése kiemelten fontos. Amennyiben egy korábban jó élőhely leromlik (pl. beerdősül), akkor elég nagy az esély arra, hogy lokálisan eltűnik a faj, mert nem tudnak kivándorolni, és egy későbbi rekolonizáció is valószínűtlen (Konvička & Kuras 1999). Vizsgálatunkban az élőhelyen belül változott a repülési időszak alatt, hogy mely kvadrátokban volt sok lepke: a nektárnövény gyakoriság időfüggő térbeli változásával magyarázható az, hogy a repülési időszak folyamán a réten belül változik a lepkék térbeli előfordulása, tehát az időbeliségnek az élőhelyen belüli térhasználatra is hatása lehet. Ez azt jelenti, hogy a faj élőhelyen belül rövid távon képes alkalmazkodni a források térbeli változásaihoz. A kis Apolló-lepke élőhelyeinek kezelésével kapcsolatos néhány további kitekintő gondolatunk a Mellékletek 150. oldalán találhatóak.

A faj a zonalitástól és a földrajzi szélességtől függően olyan különböző élőhelyeken, és így eltérő ökológiai viszonyok között fordul elő (Bolotov et al. 2013), ahol a tápnövény-fajoknak (*Corydalis spp.*) és a jó nektárnövényfajoknak is eltérhetnek egyes ökológiai igényei. Ez eltérő niche-terjedelmekhez vezethet a lepkénél is (Bolotov et al. 2013), valamint befolyásolhatja a kis Apolló-lepkék élőhelyen belüli viselkedését. Ezért véleményünk szerint az itt bemutatotthoz hasonló vizsgálatokat regionálisan érdemes tervezni és megismételni,

ezek mentén a konzervációs kezelési stratégiákat regionálisan, vagy lokálisan kell adaptálni a helyi viszonyoknak, eredményeknek megfelelően (Settele et al. 2009).

Noha a korábbi kutatások céljai között is szerepelt a faj védelmének megalapozása, még mindig nem rendelkezünk elég alapos ismeretekkel a természetvédelmi kezelések tervezéséhez. Számos erdei tisztáson élő rovarnak, köztük több lepkefajnak hasonló élőhelyi igényei és problémái lehetnek, mint a kis Apolló-lepkének (Settele et al. 2009), ezek hasonló kezelési stratégiákkal valószínűleg megoldhatóak, akár egy „ernyőfaj” (pl. a kis Apolló-lepke) élőhelyi védelmén keresztül (New et al. 1995). Mivel a kis Apolló-lepkének az eltérő lárvális és imágó igényei miatt mozaikos élőhelyekre van szüksége, ezért ezek fenntartását, létrehozását szorgalmazni kell (lásd még Mellékletek 150. oldalán). Magyarországon ez azt jelenti, hogy a zártabb (árnyékosabb), vagy záródó foltok közelében, ahol a lepke lárvális tápnövénye nő, kell, hogy legyenek nyílt, nektárforrásban, vagyis virágokban gazdag gyepterületek (pl. erdei kaszálórét, ligeterdők nyíltabb foltjai). A cél a nagy genetikai poollal rendelkező, csapda élőhelyeket nem tartalmazó, egymással összefüggő metapopulációk fenntartása lenne, minél több kis, heterogén és egymással jól összekötött élőhelyi folt létrehozásával (Meglécz et al. 1999; Battin 2004).



#### 4.7 Konklúzió

A közép-európai természetes réteken viszonylag nagy diverzitásban és heterogenitásban találunk rovarporozta virágos növényeket, akár egyetlen lepkefaj kis élőhelyének rövid, egy hónapos repülési időszaka alatt is. Mivel a táplálkozás jelentős hatással van a túlélésre és szaporodási sikerre (Goulson 1999; Stephens et al. 2007; Erhardt & Mevi-Schütz 2009), így a viráglátogató rovaroknak érdemes válogatniuk a kínálatból, optimalizálniuk tér- és időbeli megjelenésüket, valamint tanulniuk, hogy hogyan kell a különböző virágszerkezetekből nektárhoz jutni. Viszonylag keveset tudunk a beporzók, és azon belül a lepkék imágókori táplálkozási stratégiáinak mechanizmusairól (pl. Jennersten 1984; Ezzeddine & Matter 2008; Thomas & Schultz 2016). Értékezésemben terepi megfigyeléses adatokra támaszkodó ismeretekkel egészítettük ki ezen tudáshalmazt egy faj, a kis Apolló-lepke esetében. Eredményeinkből a növény-beporzó kapcsolatokra nézve általános következtetéseket is levonhatunk: számos más növény-beporzó közösségben az itt találtakhoz hasonló eredményekre (pl. a forrásokat mintavételező, források között élettartam alatt váltó beporzó fajok) és összefüggésekre (pl. tér- és időbeli forrásváltozás követése) lehet számítani, mivel más közösségekben is hasonlóan gyorsan változik a virágok nyújtotta források elérhetősége és vannak hasonlóan rövid életű beporzók is.

Kimutattuk, hogy a kis Apolló-lepkék válogatnak a rendelkezésre álló számos növényfaj közül: néhány növényfajt látogatnak nagy arányban, sokat fogyasztanak alkalmanként, ellenben egyes gyakori fajokat elkerülnek. Az adott pillanatban elérhető kínálatból valószínűleg a leggyakrabban látogatott fajok az aktuálisan optimális táplálékforrások. A számos további, adott pillanatban szuboptimális növényfaj alkalmankénti látogatása feltehetően a forráskínálat mintavételezése miatt fontos (Heinrich 1979; Chittka et al. 1999; Goulson 1999). A kis Apolló-lepke esetében fontos növényfajok közti választást befolyásoló tényező a virággyakoriság, a virágszín és típus, de a választást valószínűleg több további, itt részletesen fel nem tárt tényező is befolyásolja. A terepi megfigyeléses vizsgálatoknak elsősorban feltáró szerepe van, képesek jelezni a potenciális összefüggéseket, valamint eredeti környezetében vizsgálják a rendszert, így több fontos információ gyűjthető egyszerre, és ezek alapján tervezhetőek az ok-okozati összefüggéseket feltáró kísérletek. Jelen esetben például a lepkék örökölt színpreferenciájának és tanulási képességeinek megértése érdekében laborkísérletekre lenne szükség, ahol csökkenteni lehet a terepen egyszerre felmerülő és egymással interakcióban lévő befolyásoló tényezők számát. Ilyen vizsgálatokba belekezdtünk, de egyelőre a lepke tartásával, szaporításával is vannak nehézségek, így nem jutottunk oda, hogy megfelelően értékelhető eredményeket kapjunk.

Az általunk vizsgált élőhelyen időben jelentősen változott a forráskompozíció,

valamint évek között és éven belül változott az is, hogy a kis Apolló-lepkék mely fajokat milyen arányban látogattak. Vizsgálatunk világosan mutatja, hogy a lepkék imágókori táplálkozását nagymértékben meghatározhatja néhány kedvelt növényfaj jelenléte, és gyakorisága, ezek nem minden esetben a leggyakrabban előforduló fajok, de valószínűleg energiabefektetés-arányosan a kinyerhető legtöbb és/vagy legjobb nektárt nyújtó fajok. A virággyakoriság tér- és időbeli változása fontos tényező a viráglátogatás populációs, évek-közi és egyedszintű érendbeli különbségek, valamint az élőhelyen belüli előfordulás alakításában. Az itt kimutatott időbeli változatossághoz hasonlóan területek (populációk, élőhelyek, régiók) között is lehetnek eltérések az imágókori érendben, legalábbis erre juthatunk, ha az itt és más publikációkban közölt (Kudrna & Seufert 1991; van Helsdingen et al. 1998; Vojnits & Ács 2000; Konvička et al. 2001; Luoto et al. 2001; Konvička et al. 2006; Lara Ruiz 2011), vagy a két általunk vizsgált élőhely kis Apolló-lepke által látogatott növényfajainak listáit összevetjük (Mellékletek: 4. és 5. táblázat). A források térbelisége több szempontból is befolyásolja ennek a lepkefajnak a viselkedését és valószínűleg a populációinak előfordulását, méretét is. Míg az általunk vizsgált élőhelyen belül, kis térléptéken a nyílt területek aránya és a nektárnövények gyakorisága jobban meghatározzák előfordulásuk gyakoriságát, mint a lárvális tápnövény előfordulása, addig nagyobb léptéken a lárvális tápnövény előfordulása és a klimatikus tényezők jobban prediktálják a kis Apolló-lepkék előfordulását (Settele 2008).

A kis Apolló-lepkék „szekvenciális specialisták” (Warburton et al. 1998), azaz rövid időintervallumon (néhány napon belül) specialistaként az aktuálisan legtöbbet nyújtó forrást fogyasztják, míg a teljes életük során (valamint populációs és faj szinten) váltanak a forrásaik között, valószínűleg a kifizetődés függvényében, így tágabb időintervallumon generalisták (Lewis 1989; Warburton et al. 1998; Kobayashi-Kidokoro & Higashi 2010; Muller et al. 2010; Fodrie et al. 2015). A beporzóknál valószínűleg a legtöbb esetben hasonló stratégiákat találhatnánk (pl. Lewis 1986; Muller et al. 2010; Brosi 2016). Bolnick et al. (2003) szerint a hosszútávú specialisták képtelenek a dinamikus, gyorsan változó forrásváltozásokat követni, és ki vannak téve a gyakoriságfüggő hatásoknak, így a gyorsan változó környezet kedvez a plasztikus tanulási képességek, és ezen keresztül a generalista táplálkozás fennmaradásának (Snell-Rood 2013; Tur et al. 2014). Snell-Rood (2013) szerint a hosszú életű fajok élettartam alatti környezeti változásai különösen nagyok lehetnek, számos különböző környezeti hatás érheti őket, ami szükségessé teszi, hogy a viselkedésük rugalmas legyen. Mi arra mutattunk példát, hogy a viszonylag rövid élettartamú fajoknál is lehetnek olyan gyors változások, melyekre a viselkedésük megváltoztatásával kell reagálniuk. Olyan fajoknál, melyeknél a potenciálisan hasznosítható táplálékforrások tárháza változatos, valószínűleg nem a hosszú, vagy a rövid élettartam határozza meg, hogy egy-

egy faj egyedei generalisták, vagy specialisták, hanem az élettartam hosszának és a források változási sebességének egymáshoz viszonyított aránya.

Az évek, a területek, valamint az egyedek közti különbségek valószínűleg a lepkefaj nektárnövény preferenciájának plaszticitásából adódnak, és nem a különböző térben és időben élő populációk (egyedek) erőteljes és eltérő specializációjából (Kudrna & Seufert 1991; Blüthgen & Klein 2011). Irodalmi ismereteink alapján a miénk az első vizsgálat, amely részletes terepi vizsgálattal mutatja be egy lepkefaj viráglátogatási mintázata és a virággyakoriság közti összefüggést. Jelen értekezés keretében ezt több időskálán, valamint populációs és egyed szinten is bemutattuk.

A növény-beporzó rendszerek az emberi behatásoknak különösen kitett (sebezhető) közösségek (Potts et al. 2010; Burkle et al. 2013; Nilsson et al. 2013). Számos faj, köztük a legtöbb rovar ökológiai igényeiről alig van ismeretünk (New 2012). A kis Apolló-lepke veszélyeztetett, a Berni Egyezmény által védett, és élőhelyi védelem alatt is áll (van Swaay et al. 2010). A monofág lárvális táplálkozása mellett az imágókori szűk táplálékspektrum is támogatja a védettségi státusz jogosultságát. Az imágókori táplálékok elérhetőségének (pl. klímaváltozás okozta) változása erőteljes hatással lehet populációira (Memmott et al. 2007; Potts et al. 2010), de a komplementer források és a jelen tanulmányban kimutatott plasztikus táplálkozási viselkedés együttesen enyhíthetik ezeket a problémákat (Goulson 1999; Blüthgen & Klein 2011; Bartomeus et al. 2013). Kis térléptékű vizsgálatunk alapján feltételezésünk más korábbi kis Apolló-lepkével foglalkozó tanulmányokkal (Välimäki & Itämielä 2003; Liivamägi et al. 2013) együtt az, hogy a kis Apolló-lepkék számára a jó élőhelyek az olyan mozaikos területek, ahol egymáshoz közel található nyílt (nektárforrás, napozó hely) és zárt (lárvális tápnövény) foltok. A nem megfelelő, forráshiányos de nyílt élőhelyek csapda élőhelyként funkcionálhatnak, de ugyanígy a betöltött élőhelyek beerdősülése is veszélyt jelent e fajra (a kis Apolló-lepke élőhelyeinek kezelésével kapcsolatos néhány további kitekintő gondolatunk a Mellékletekben a 150. oldalon találhatóak). A kis Apolló-lepke állományainak száma Európa szerte csökkenő tendenciát mutat és a jövőbeli jóslások sem túl kedvezőek, számos helyen várható a populációinak eltűnése, pl. 2080-ra Magyarországról eltűnhet a faj (Settele 2008), ugyanis mind a déli, mind az északi elterjedési határ északabbra tolódott az elmúlt néhány évtizedben és ez a folyamat a közeljövőben nagy valószínűséggel folytatódni fog (Parmesan et al. 1999). Ennek ellenére állományainak száma nem mindenhol csökken, Észtországból például egyre nagyobb területen fordul elő, ami Liivamägi et al. (2013) szerint épp a megfelelő, mozaikos táji struktúrák, a metapopulációk számára elérhető és betölthető közel-természetes gyepek meglétének tudható be, még úgy is, hogy jelentősen csökkent az extenzív mezőgazdasági beavatkozás ezeken a területeken.

Magyarországon a dombsági és hegyvidéki rétek kis Apolló-lepke szempontból kiemelendő értéket képviselnek, és jelenleg csak emberi behatással (legeltetés, kaszálás) tarthatók fent, ennek hiányában ezek a nagy biodiverzitású élőhelyek eltűnnek (Välimäki & Itämies 2003; Mašková et al. 2009; Liivamägi et al. 2013; Lengyel et al. 2016). A beavatkozás mértékének megállapításához további lokálisan adaptált vizsgálatokra van szükség (Välimäki & Itämies 2003; Kuusemets et al. 2005; New 2012). Fontos, hogy minél több részletet tudjunk a faj ökológiai igényeiről, hogy megfelelő védelmi stratégiákat tudjunk kidolgozni (Luoto et al. 2001; Bergström 2005). Véleményünk szerint a kis Apolló-lepkék esetében a jövőben több kis léptéken megalapozott ismeretre támaszkodó természetvédelmi beavatkozásra lenne szükség, melyeket jó monitoring vizsgálatokkal kellene nyomon követni, ezekben több élőhelyet, teljes metapopulációkat kellene vizsgálni, a korábbi kutatási módszereket kombináltan használva (pl. populációgenetikai (Meglécz et al. 1999), diszperziós (Välimäki & Itämies 2003; Kuussaari et al. 2016) és a forráshasználatot feltáró vizsgálatokkal (Heikkinen et al. 2005; Bergström 2005; Sang 2007; Szigeti et al. 2015).

## 5 Általános következtetések és kitekintés

A rovarporozta virágos növények és a hozzájuk kötődő beporzók közti ökológiai összefüggések a komplexitásuk miatt sokféle nézőpontból vizsgálhatóak. A természetes közösségekben rengeteg egyszerre jelenlevő tényező nem csak a beporzó állatokat befolyásolja, hanem a kutatók számára is kihívást jelent. A mintázatok megértéséhez az ilyen rendszerek számos komponensét egyszerre, minél jobb módszerekkel kellene mintavételezni (Kearns & Inouye 1993; Burkle et al. 2013; Dicks et al. 2013). Ehhez képest a terepi módszerek és az elemzések terén még számos hiányosságot találhatunk (Mortelliti et al. 2010; Dicks et al. 2013; Szigeti et al. 2016b), még annak ellenére is, hogy rohamosan nő a pollinációs kérdésekkel foglalkozó tanulmányok száma (1. ábra; Hegland & Totland 2005; Henry et al. 2012).

Fontosnak tartjuk az ökológiai terepi vizsgálatok terén az egyre korrektebb és megalapozottabb mintavételekre való törekvést, ezért szeretnénk felhívni a figyelmet néhány olyan módszertani problémára, ami az értekezés által körüljárt témák kapcsán felmerült. (i) A növény-beporzó kapcsolatokat vizsgáló tanulmányok sok esetben nem megfelelő módon mintavételezik a beporzók táplálékforrásait, ahol mintavételezik is valamilyen módszerrel, a legtöbb esetben ott sem alkalmazzák az általános mintavételezési protokollokat (lásd pl. Elzinga et al. 1998). Az idő- és munkaráfordítás limitáltsága, valamint a mintavétel különböző tényezői között található csereviszonyok miatt térben és/vagy időben túl ritkán mintavételezik a források elérhetőségét, azok heterogenitásához képest. (ii) A növények és beporzóik közti összefüggéseket sok esetben csak egy-egy adott térléptéken (*táj/élőhely/táplálékfolt/táplálékegység*), időléptéken (*év/szezon/egyedi élettartam/nap/egy táplálkozási megfigyelés*) és szerveződési szinten (*ökoszisztéma/közösség/populáció/egyed/allél*) vizsgálják. Van, amikor nem teljes az egyezés a léptékek, a célok, a mintavételek, az elemzések és a következtetések között. Ritkán vizsgálnak egyszerre több szintet, hogy azok eredményeit egymással megfeleltessék (pl. Tur et al. 2014). (iii) A természetvédelmi célú vizsgálatok során nem mindig vesznek figyelembe minden fontos tényezőt (pl. a források tér- és időbeli változásainak hatását). Így, bár az európai lepkék fenológiájáról és elterjedéséről egész sok adattal rendelkezünk (pl. Weiss 1999; Settele 2008; Tolman & Lewington 2008), sok faj ökológiai igényeit nem ismerjük még eléggé ahhoz, hogy megfelelően alátámasztott konzervációs stratégiákat tudjunk kidolgozni (New et al. 1995; Settele et al. 2009). A lepkék élőhelyminőségének vizsgálatát sokszor nagy léptékű mintavétellel végzik, míg a valódi hatás sok esetben kis léptéken, vagy egyszerre több léptéken is jelentkezik. Összességében az a tapasztalat, hogy a mintavétel sarkalatos pontjait a kutatók sokszor nem látják át, vagy nem veszik komolyan azok fontosságát, így a mintavételek nem elég jó minőségűek, ami megkérdőjelezi az ökológiában publikált eredmények egy részének korrektségét (Mortelliti et

al. 2010; Dicks et al. 2013).

Jelen dolgozatban célunk volt pár új gondolattal, ismerettel és fejlesztéssel hozzájárulni a fent megemlített mintavételi és elemzési problémák orvosolásához: (i) ajánlásokat tettünk a megfelelőbb beporzó-táplálékkínálat mintavételezéshez. Szerintünk a cél a beporzók által elfogyasztott táplálékegységek (víz, cukrok, aminosavak) aktuális elérhetőségének mérése lenne, de a pillanatról-pillanatra és centiméterről-centiméterre változó forráskínálat miatt ezeket gyakran csak rosszul, és/vagy rettentő munkaigényesen lehet becsülni. Belátható, hogy egyszerűsítésekre van szükség, de a vizsgálat céljának tér- és időbeli skáláján belül maradva. Mivel az összes viráglátogatást befolyásoló tényezőt egy-egy terepi vizsgálat esetén közel lehetetlen egyszerre mintavételezni, szükség lenne a növényfajok beporzó szempontú tulajdonságait (pl. nektár- és pollenmennyiség / virág, virágszín, méret) gyűjtő adatbázisokra és azok továbbfejlesztésére (pl. „Bioflor” (Klotz et al. 2002), vagy „Fred” (Arnold et al. 2010) adatbázis). Az adott vizsgálatban nem mintázott tulajdonságokat ilyen adatbázisokból lehetne kiegészíteni. A mintavételezés módja minden esetben függ a vizsgálati kérdéstől. A legtöbb esetben a virágkínálatot a beporzók preferenciájától függetlenül érdemes mintavételezni, mert még jelentős idő- és energiabefektetést igénylő laboratóriumi körülmények között végzet preferencia tesztekkel sem kaphatunk olyan pontos eredményeket, melyekből következtetni lehet arra, hogy terepen mely növényfajokat milyen mértékben preferál egy beporzó. A források „preferált” és „nem preferált” kettéválasztása és csak a preferáltak terepi mintavételezése túl kategorikus csoportosítás, a preferencia folytonos skálán értelmezhető. Amennyiben egy beporzó faj egyedeinek a táplálkozási stratégiáját kívánjuk vizsgálni, úgy érdemes lehet csak a gyakran látogatott növényfajok virággyakoriságát számszerűsíteni, ugyanis a táplálkozásról is csak ezeknél a növényfajoknál lesz elég adatunk a forrásmennyiségekkel való megfelelő összevetésekhez, míg a ritkán látogatott virágok esetén keveset tudunk mondani a néhány véletlenszerű megfigyelés alapján. Amennyiben közösségeket, növény-beporzó hálózatokat vizsgálunk úgy minden forrást és minden beporzót érdemes mintavételezni, mert ilyenkor egy tágabb spektrumot, az összes potenciális résztvevő szerepét vizsgáljuk. Véleményünk szerint a jelenleg használtknál jobb mintavételi módszerek kidolgozásához szükség lenne olyan terepi vizsgálatra, amiben közösségszinten összehasonlítható számos beporzó-táplálékforrás mintavételi módszert. (ii-a) A dolgozat második felében egy viráglátogató faj (a kis Apolló-lepke) táplálkozási viselkedését vizsgáltuk, amihez több éven keresztül olyan intenzív terepi mintavételi módszereket használtunk (pl. egyedek színkódos jelölése és visszalátása), melyekkel nagy részletességű, egyedszintű adatokat tudtunk gyűjteni, és egy-egy szempontból olyan részletességű eredményeket kaptunk, melyeket a beporzók táplálkozásával kapcsolatban nem publikáltak még. Véleményünk szerint a megfelelő

adatminőség elengedhetetlen a terepi viselkedésökológiai vizsgálatokhoz, ugyanis csak így lehet bonyolult összefüggéseket megfelelően elemezni és ritka mintázatokat, viselkedési elemeket észrevenni. (ii-b) Az egyedi étrendek elemzése során a korábban használt egyedszintű specializációs indexeket úgy alkalmaztuk, hogy az időbeliséget is figyelembe tudjuk venni. Erre alapozva ezeket az indexeket és az ehhez kapcsolódó elemzéseket érdemes lenne a jövőben tovább fejleszteni. (ii-c) Több év populációs és egy év egyedszintű adatait is elemeztük, ezek együtt világosabb képet nyújtanak a kis Apolló-lepkék imágókori táplálkozásáról, mint külön-külön. Az évek közti és éven belüli populációs mintázatok megmutatják, hogy középtávon hogyan képes a változó forrásokhoz alkalmazkodni egy populáció, és hogy a viráglátogatás függ a virágkínálatbeli változásoktól. Felvetődik a kérdés, hogy a populációs eredményeket az egyedek élettartam alatti plasztikus táplálkozási viselkedése vagy az egyedek időbeli jelenlétében található variabilitás okozza-e? Az egyedszintű eredményeink rávilágítanak arra, hogy ebben mindkét tényező fontos szerepet játszhat. A populációs és egyedszintű vizsgálatok mellett a megfelelő következtetések levonásához szükség van más populációk korábbi vizsgálata során gyűjtött adatokra is. A fajszintű, a populációs és az egyedszintű adatokból vonható le az a következtetés, hogy a kis Apolló-lepkék szekvenciális specialisták (míg a fajszintű adatok egy inkább generalista, az egyedszintű adatok pedig egy specialista faj képét mutatnák). Önmagában csak egy-egy szerveződési szinten, tér- vagy időbeli léptéken való vizsgálat félreértelmezésekhez vezethet. (iii) A lepkék élőhelyhasználatát kis léptéken, nagy részletességgel vizsgáló tanulmányunkból természetvédelmi következtetéseket vontunk le, aminek konklúziójaként hangsúlyozzuk, hogy ilyen kis léptékű vizsgálatok elsődlegesek az ökológiai igények pontos felderítésében. Néhány korábbi tanulmány is foglalkozik hasonló kérdésekkel, akár lepkék esetében is, de véleményünk szerint az alacsony mintaelemszámok kérdéssé teszik, hogy mennyire biztosak a következtetések. Az általunk alkalmazott táplálékforrás- és lepke-térképezési módszereket (vagy ahhoz hasonlót lásd: Heikkinen et al. 2005) érdemes lenne hosszútávon, több élőhelyen és más fajokon is alkalmazni, mivel ezzel a módszerrel a tér- és időbeli változások is jól követhetőek. Összességében a lepkék monitorozása önmagában kevés, a táp- és nektárnövények monitorozása legalább annyira fontos, mivel fényt deríthet egy-egy élőhely degradációjára, csapda-élőhelyként funkcionálására.

A mi vizsgálatunknak is vannak a biztos következtetések levonását korlátozó pontjai: csak egy-egy kis területű élőhely populációját vizsgáltuk; az eredményeink elsősorban leíró jellegűek, a vizsgálataink megfigyeléses terepi adatokra támaszkodnak; valamint egyes fejezeteknél a virágkínálatot egy ordinális skálán alapuló gyakoriság érték jellemezte. Mindez behatárolja az alkalmazható elemzési módszerek tárházát. Így több esetben elsősorban a megfigyelt mintázatokat mutattuk be, leíró elemzésekre alapoztuk a mondanivalónkat, és

nem végeztünk statisztikai hipotézisvizsgálatot.

A beporzó rovaroknak sokszor rendkívül diverz növényközösségekben kell megtalálniuk a túlélésükhöz szükséges táplálékot, a fajdiverzításhoz képest a beporzók számára fontos, funkcionális növényi tulajdonságok diverzitása is jelentős (Willmer 2011), és utóbbinak van igazából hatása az egyedi döntésekre, a fajdiverzítés ennek csak alacsony felbontású közelítése lehet (lásd: „funkcionális diverzitás” a növény-beporzó rendszerekben, Blüthgen & Klein 2011; Junker et al. 2015; Kuppler et al. 2016). A fogyasztó szempontjából egy ilyen sokváltozós rendszerben valószínűleg nehéz minden változóhoz egyszerre optimalizálni a táplálkozást, ez valószínűleg befolyásolja az evolúciós folyamatokat, aminek következményében a növény-beporzó közösségekben rengeteg fajt és jelentős számú funkcionális különbséget, tulajdonságot találunk (Gomez et al. 2014; Junker et al. 2015). A rendszer komplexitása és a magyarázó változók számossága miatt még korántsem ismerünk minden itt fellelhető folyamatot. Az értekezés keretében néhány részletet próbáltunk kibontani. A kis Apolló-lepke esetében kimutattuk (i) a diverz virágkínálattal párhuzamosan néhány növényfaj nagyarányú preferenciáját, (ii) a forráskompozíció és viráglátogatás tér- és időbeli változását és a köztük található összefüggéseket, (iii) hogy az egyedszintű éntrendre hat a populáció időbeli fragmentáltsága.

Bár nincs információnk arról, hogy a különböző nektárforrások hogyan hatnak a kis Apolló-lepkék fitnessére, az, hogy sok időt töltenek táplálkozással azt sugallja, hogy az imágókori táplálkozásnak fontos szerepe lehet, ugyanis az elért táplálékforrásoknak jelentős hatása van az élettartamra és a szaporodási sikerre (Boggs 1997; O'Brien et al. 2004; Cahenzli & Erhardt 2013). A lárvális életmenet jelentősen befolyásolja az egyedek túlélését és szaporodási sikerét, de arról nincs ismeretünk, hogy mely változóknak (pl. hőmérsékletnek, lárvális tápnövény mennyiségének, minőségének) milyen szerepe van a kis Apolló-lepke fejlődésében. Természetben a kis Apolló-lepke hernyók észlelése esetleges (Kis János terepi megfigyelése), így megfigyeléses vizsgálatokat nem érdemes velük tervezni. Az izgalmas lárvális forráshasználattal kapcsolatos kérdések (pl. imágókori testméret és lárvális táplálkozás, vagy napfényes órák száma és aktivitás közti összefüggés) vizsgálatához egy stabil tenyészet létrehozására lenne szükség. A táplálkozás és az abban található egyedek közti különbségek a faj, valamint a különböző genetikai változatok fennmaradását befolyásolják. Ez persze nem újdonság (Darwin 1859), de egy sokváltozós rendszer esetén a konkrét mintázatok bemutatása és azok értelmezése egyaránt hozzájárul az evolúciós folyamatok, a viselkedési stratégiák, valamint ökológiai összefüggések megértéséhez.

Noha az ökológiai vizsgálatok során általánosan használt frekventista statisztikai megközelítés az értekezésben bemutatotthoz hasonlóan összetett rendszerek vizsgálatára csak korlátozottan alkalmazható, az itt felhasznált leíró statisztikák és ábrák fontos



mintázatok feltárását teszik lehetővé. Véleményünk szerint az ilyen bonyolult rendszerek vizsgálata, a mintázatok feltárása (a mai kor módszereivel) sokkal jobb tudományos megközelítés, mint a kérdések vizsgálatának félretétele, mert a tudományos kutatómunka természete ilyen. Később a mi kérdésfelvetésünk, a kapott mintázataink szerepet játszhatnak a majdani hatékonyabb módszerek kidolgozásában, korrektebb kivitelezésben. A fent bemutatott kis Apolló-lepkével foglalkozó vizsgálataink mellett az elmúlt pár évben számos további érdekes és a kis Apolló-lepkén valószínűleg jól modellezhető kérdés merült fel bennünk. Elkezdtük vizsgálni, hogy az egyedek közti táplálkozásbeli eltéréseket az időbeliségen túl mi magyarázhatja még. Azt találtuk, hogy lehet magyarázat a lepkék pödörnyelv hosszában található intra-specifikus különbség (lásd: Vajna 2016). Belekezdünk a térhasználat egyedszintű elemzésébe is (lásd: Szigeti et al. 2016 poszter), kérdés, hogy egyedek között vannak-e olyan eltérések, például eltérő kelési pozíciók, különböző mozgáskörzetek, vagy egyedi fiziológiai különbségek, melyek befolyásolják a személyes tapasztalatot és a tanulási lehetőségeket, különbségeket okozva az egyedek érendjében. Az egyedek közötti testméretbeli különbségek összefügghetnek az egyedek energiaszükségletével, ami befolyásolhatja a táplálkozást, ezért mérjük a lepkék különféle testméreteit (pl. testtömeg, torsiúség, szárnyhossz) is. A viráglátogatók (a kis Apolló-lepke) táplálkozási stratégiáinak megértéséhez még további hosszú távú intenzív terepi megfigyelés-, laboratóriumi kísérletes-, valamint szimulációs vizsgálatok szükségesek.

## 6 Új tudományos eredmények

1. Áttekintettük a növény-beporzó kapcsolatokat vizsgáló tanulmányokban található beporzó-táplálékforrás mintavételi módszereket. Rávilágítottunk a módszertani hiányosságokra. Csereviszonyokat mutattunk ki a mintavételi módszerek tér- és időbeliségét jellemző változóiban. (3.2. fejezet)
2. Összehasonlítottunk két terepi beporzó-táplálékforrás mintavételi módszert. Kimutattuk, hogy a fajok megtalálása, a virággyakoriság- és a virágzási fenológiák becslése terén két különböző módszer és két személy egymáshoz képest nagy szórással becsli – az időben és térben heterogén – virágkínálatot. (3.3. fejezet) Ajánlásokat tettünk a beporzó-táplálékforrás mintavételi módszerekkel kapcsolatban, a jövőbeli megfelelőbb mintavételek kivitelezésének érdekében (pl. nagyobb figyelmet kellene szentelni a mintavételbe fektetett munka megfelelőbb elosztására: a vizsgált területek nagyobb mintavételi borítása, valamint gyakoribb mintavételezés lenne szükséges). (3.4. fejezet)
3. Kimutattuk, hogy a kis Apolló-lepkék válogatnak a nektárnövények között, amit a virággyakoriság, a virágszín és a virágtípus magyaráz leginkább a vizsgált változók közül. (4.3. fejezet)
4. Részletes terepi adatok alapján bemutattuk, hogy a növényfajok közti különbségek, a virággyakoriság évek közti és repülési időszak alatti változásai (elsősorban a leggyakrabban látogatott fajok esetén) befolyásolják a kis Apolló-lepkék viráglátogatását. (4.4. fejezet)
5. Eltérő viráglátogatási arányokat találtunk egyedek között. Ezt nagyrészt az egyedek különböző időben való jelenléte, és a gyakran látogatott növényfajok virágzásának repülési időszakon belüli változása okozza, mert az időbeli kínálatváltozás következtében az egyedek eltérő forrásokkal találkoznak. Bemutattuk, hogy a viráglátogatás egy egyed élettartama alatt is változhat. A kapott mintázatok alapján a kis Apolló-lepkék szekvenciális specialisták: az egyedek rövid időablakban szemlélve egy-egy faj virágait látogatják, míg a teljes életük során, illetve populációs és faj szinten plasztikusan váltanak a forrásaik között. (4.5. és 4.7. fejezet)
6. A kis Apolló-lepke imágók élőhelyen belüli térbeli előfordulását a virággyakoriság és a nyílt területek aránya magyarázza. A virággyakoriság repülési időszak alatti térbeli változása befolyásolja a lepke élőhelyen belüli előfordulását. (4.6. fejezet)

## 7 Irodalom

- Abrol, D.P. (szerk.): **Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production**, Springer, 2011.
- Adamski, P. **Sex ratio of apollo butterfly *Parnassius apollo* (Lepidoptera: Papilionidae) - facts and artifacts**, Eur. J. Entomol., 101. 341–344, 2004.
- Alanen, E.-L., Hyvönen, T., Lindgren, S., Härmä, O., Kuussaari, M. **Differential responses of bumblebees and diurnal Lepidoptera to vegetation succession in long-term set-aside**, J. Appl. Ecol., 48. 1251–1259, 2011.
- Alarcón, R., Riffell, J.A., Davidowitz, G., Hildebrand, J.G., Bronstein, J.L. **Sex-dependent variation in the floral preferences of the hawkmoth *Manduca sexta***, Anim. Behav., 80. 289–296, 2010.
- Alarcón, R., Waser, N., Ollerton, J. **Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network**, Oikos, 117. 1796–1807, 2008.
- Albrecht, M., Duelli, P., Müller, C., Kleijn, D., Schmid, B. **The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland**, J. Appl. Ecol., 44. 813–822, 2007.
- Alexandersson, R., Johnson, S.D. **Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae)**, Proc. Biol. Sci., 269. 631–636, 2002.
- Andersson, S. **Foraging responses in the butterflies *Inachis io*, *Aglais urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents**, Chemoecology, 13. 1–11, 2003.
- Araújo, M., Luoto, M. **The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change**, Glob. Ecol. Biogeogr., 16. 743–753, 2007.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A. **The ecological causes of individual specialisation**, Ecol. Lett., 14. 948–958, 2011.
- Araújo, M.S., Guimarães, P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Dos Reis, S.F., Bolnick, D.I. **Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets**, Ecology, 89. 1981–1993, 2008.
- Arnold, S.E.J., Faruq, S., Savolainen, V., McOwan, P.W., Chittka, L. **FReD: the floral reflectance database - a web portal for analyses of flower colour.**, PLoS One, 5. e14287, 2010.
- Aronne, G., Giovanetti, M., Guarracino, M.R., de Micco, V. **Foraging rules of flower selection applied by colonies of *Apis mellifera*: ranking and associations of floral sources**, Funct. Ecol., 26. 1186–1196, 2012.
- Awata, H., Matsushita, A., Wakakuwa, M., Arikawa, K. **Eyes with basic dorsal and specific ventral regions in the glacial Apollo, *Parnassius glacialis* (Papilionidae).**, J. Exp. Biol., 213. 4023–4029, 2010.
- Bagella, S., Satta, A., Floris, I., Caria, M.C., Rossetti, I., Podani, J. **Effects of plant community composition and flowering phenology on honeybee foraging in Mediterranean sylvo-pastoral systems**, Appl. Veg. Sci., 16. 689–697, 2013.
- Baker, H.G., Baker, I. **Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type.**, C. E. Jones & T. J. Little (szerk.): *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, 117–141. 1983.

- Bakó, G., Tolnai, M., Takács, Á. **Introduction and testing of a monitoring and colony-mapping method for waterbird populations that uses high-speed and ultra-detailed aerial remote sensing**, *Sensors*, 14. 12828–12846, 2014.
- Bąkowski, M., Boroń, M. **Flower visitation patterns of some species of Lycaenidae (Lepidoptera)**, *Biological Lett.*, 42. 13–19, 2005.
- Bąkowski, M., Filipiak, A., Fric, Z. **Foraging behaviour and nectar use in adult Large copper butterflies, *Lycaena dispar* (Lepidoptera: Lycaenidae)**, *Entomol. Fenn.*, 21. 49–57, 2010.
- Bandai, K., Arikawa, K., Eguchi, E. **Localization of spectral receptors in the ommatidium of butterfly compound eye determined by polarization sensitivity**, *J. Comp. Physiol. A*, 171. 289–297, 1992.
- Bartomeus, I., Park, M.G., Gibbs, J., Danforth, B.N., Lakso, A.N., Winfree, R. **Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change**, *Ecol. Lett.*, 16. 1331–1338, 2013.
- Bartonova, A., Benes, J., Konvicka, M. **Generalist-specialist continuum and life history traits of Central European butterflies (Lepidoptera) - are we missing a part of the picture?**, *Eur. J. Entomol.*, 111. 543–553, 2014.
- Basille, M., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J.P., Courtois, R. **Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions**, *Ecography*, 36. 220–229, 2013.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. **Fitting linear mixed-effects models using {lme4}**, 2015. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Battin, J. **When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations**, *Conserv. Biol.*, 18. 1482–1491, 2004.
- Bauder, J.A.S., Lieskonig, N.R., Krenn, H.W. **The extremely long-tongued neotropical butterfly *Eurybia lycisca* (Riodinidae): proboscis morphology and flower handling**, *Arthropod Struct. Dev.*, 40. 122–127, 2011.
- Baz, A. **Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain**, *Biol. Conserv.*, 103. 277–282, 2002.
- Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H.-J., Blüthgen, N. **Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient**, *J. Anim. Ecol.*, 83. 639–650, 2014.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. **Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing**, *J. R. Stat. Soc. Ser. B*, 57. 289–300., 1995.
- Bergström, A. **Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* – implications for conservation**, *J. Insect Conserv.*, 9. 21–27, 2005.
- Binckenstein, J., Renoult, J.P., Schaefer, H.M. **Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands**, *Oecologia*, 173. 461–471, 2013.
- Bivand, R. **spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models**, 2014. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=spdep>.
- Blackiston, D., Briscoe, A.D., Weiss, M.R. **Color vision and learning in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Nymphalidae)**, *J. Exp. Biol.*, 214. 509–520, 2011.
- Bloch, D., Werdenberg, N., Erhardt, A. **Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*?**, *New Phytol.*, 169. 699–706, 2006.

- Blüthgen, N., Klein, A.-M. **Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions**, *Basic Appl. Ecol.*, 12. 282–291, 2011.
- Boggs, C.L. **Rates of nectar feeding in butterflies: effects of sex, size, age and nectar concentration**, *Funct. Ecol.*, 2. 289–295, 1988.
- Boggs, C.L. **Reproductive allocation from reserves and income in butterfly species with differing adult diets**, *Ecology*, 78. 181–191, 1997.
- Boggs, C.L., Freeman, K.D. **Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness.**, *Oecologia*, 144. 353–361, 2005.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J. a, Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L. **The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization**, *Am. Nat.*, 161. 1–28, 2003.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M., Svanbäck, R. **Measuring individual-level resource specialization**, *Ecology*, 83. 2936–2941, 2002.
- Bolotov, I.N., Gofarov, M.Y., Rykov, A.M., Frolov, A.A., Kogut, Y.E. **Northern boundary of the range of the Clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* (L.) (Papilionidae): climate influence or degradation of larval host plants?**, *Nota Lepidopterol.*, 36. 19–33, 2013.
- Bonham, C.D. (szerk.): **Measurements for terrestrial vegetation**, Wiley, Fort Collins, Colorado, 2013.
- Borhidi, A. (szerk.): **Magyarország növénytársulásai [Plant communities of Hungary]**, Akadémiai Kiadó, Budapest, 2003.
- Bosch, J., González, A.M.M., Rodrigo, A., Navarro, D. **Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective**, *Ecol. Lett.*, 12. 409–419, 2009.
- Briscoe, A.D., Chittka, L. **The evolution of color vision in insects**, *Annu. Rev. Entomol.*, 46. 471–510, 2001.
- Briscoe, A.D., Macias-Munoz, A., Kozak, K.M., Walters, J.R., Yuan, F., Jamie, G.A., Martin, S.H., Dasmahapatra, K.K., Ferguson, L.C., Mallet, J., et al. **Female behaviour drives expression and evolution of gustatory receptors in butterflies**, *PLoS Genet.*, 9. 2013.
- Brosi, B.J. **Pollinator specialization: from the individual to the community**, *New Phytol.*, 2010. 1190–1194, 2016.
- Brown, J.H., Kodric-Brown, A. **Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction**, *Ecology*, 58. 445–449, 1977.
- Bubová, T., Kulma, M., Vrabec, V., Nowicki, P. **Adult longevity and its relationship with conservation status in European butterflies**, *J. Insect Conserv.*, 20. 1021–1032, 2016.
- Burkle, L.A., Marlin, J.C., Knight, T.M. **Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function**, *Science*, 339. 1611–1615, 2013.
- Cahenzli, F., Erhardt, A. **Nectar amino acids enhance reproduction in male butterflies**, *Oecologia*, 171. 197–205, 2013.
- Calabrese, J.M., Fagan, W.F. **Lost in time, lonely, and single: reproductive asynchrony and the Allee effect**, *Am. Nat.*, 164. 25–37, 2004.
- Carreck, N.L., Williams, I.H. **Food for insect pollinators on farmland: Insect visits to flowers of annual seed mixtures**, *J. Insect Conserv.*, 6. 13–23, 2002.

- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., Nowakowski, M. **Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins**, *J. Appl. Ecol.*, 44. 29–40, 2007.
- Chittka, L., Gumbert, A., Kunze, J. **Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species**, *Behav. Ecol.*, 8. 239–249, 1997.
- Chittka, L., Skorupski, P., Raine, N. **Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making**, *Trends Ecol. Evol.*, 24. 400–407, 2009.
- Chittka, L., Thomson, J.D., Waser, N.M. **Flower constancy, insect psychology, and plant evolution**, *Naturwissenschaften*, 86. 361–377, 1999.
- Clarke, D., Whitney, H., Sutton, G., Robert, D. **Detection and learning of floral electric fields by bumblebees**, *Science*, 340. 66–69, 2013.
- Conner, J.K., Davis, R., Rush, S. **The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators**, *Oecologia*, 104. 234–245, 1995.
- Corbet, S. **Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field**, *Apidologie*, 34. 1–10, 2003.
- Costello, M.J., Beard, K.H., Corlett, R.T., Cumming, G.S., Devictor, V., Loyola, R., Maas, B., Miller-Rushing, A.J., Pakeman, R., Primack, R.B. **Field work ethics in biological research**, *Biol. Conserv.*, 203. 268–271, 2016.
- Cowgill, S.E., Wratten, S.D., Sotherton, N.W. **The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) on farmland**, *Ann. Appl. Biol.*, 122. 223–231, 1993.
- Crimmins, M., Crimmins, T. **Monitoring plant phenology using digital repeat photography**, *Environ. Manage.*, 41. 949–958, 2008.
- Curtis, R.J., Brereton, T.M., Dennis, R.L.H., Carbone, C., Isaac, N.J.B. **Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits**, *J. Appl. Ecol.*, 52. 1676–1684, 2015.
- Cusser, S., Goodell, K. **Diversity and distribution of floral resources influence the restoration of plant-pollinator networks on a reclaimed strip mine**, *Restor. Ecol.*, 21. 713–721, 2013.
- Dall, S.R.X., Bell, A.M., Bolnick, D.I., Ratti, F.L.W. **An evolutionary ecology of individual differences**, *Ecol. Lett.*, 15. 1189–1198, 2012.
- Dalmazzo, M., Vossler, F.G. **Pollen host selection by a broadly polylectic halictid bee in relation to resource availability**, *Arthropod-Plant. Inte.*, 9. 253–262, 2015.
- Darwin, C.: **On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life**, J. Murray, 1859.
- Dauber, J., Biesmeijer, J.C., Gabriel, D., Kunin, W.E., Lamborn, E., Meyer, B., Nielsen, A., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Söber, V., et al. **Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach**, *J. Ecol.*, 98. 188–196, 2010.
- De'Ath, G., Fabricius, K.D.A. **Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis**, *Ecology*, 81. 3178–3192, 2000.
- Debinski, D.M., Holt, R.D. **A survey and overview of habitat fragmentation experiments**, *Conserv. Biol.*, 14. 342–355, 2000.

- Dennis, R.L.H. (szerk.): **A resource-based habitat view for conservation: butterflies in the British landscape**, Wiley-Blackwell, Oxford, 2010.
- Descimon, H., Napolitano, M. **Enzyme polymorphism, wing pattern variability, and geographical isolation in an endangered butterfly species**, *Biol. Conserv.*, 42. 117–123, 1993.
- Dicks, L., Abrahams, A., Atkinson, J., Biesmeijer, J., Bourn, N., Brown, C., Brown, M.J.F., Carvell, C., Connolly, C., Cresswell, J.E., et al. **Identifying key knowledge needs for evidence-based conservation of wild insect pollinators: a collaborative cross-sectoral exercise**, *Insect Conserv. Divers.*, 6. 435–446, 2013.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., et al. **Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review**, *Ecography*, 30. 609–628, 2007.
- Dukas, R. **Life history of learning: performance curves of honeybees in the wild**, *Ethology*, 114. 1195–1200, 2008.
- Dukas, R., Visscher, P. **Lifetime learning by foraging honey bees**, *Anim. Behav.*, 48. 1007–1012, 1994.
- Dupont, Y.L., Trøjelsgaard, K., Olesen, J.M. **Scaling down from species to individuals: a flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants**, *Oikos*, 120. 170–177, 2010.
- Van Dyke, F. (szerk.): **Conservation biology: foundations, concepts, applications**, Springer, 2008.
- Ebeling, A., Klein, A.-M., Schumacher, J., Weisser, W.W., Tschardt, T. **How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?**, *Oikos*, 117. 1808–1815, 2008.
- Elzinga, C.L., Salzer, D.W., Willoughby, J.W. (szerk.): **Measuring & monitoring plant populations**, U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Land Management, Denver, 1998.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E., Bernasconi, G. **Time after time: flowering phenology and biotic interactions.**, *Trends Ecol. Evol.*, 22. 432–439, 2007.
- Epskamp, S., Cramer, A.O.J., Waldorp, L.J., Schmittmann, V.D., Borsboom, D. **{qgraph}: Network visualizations of relationships in psychometric data**, *J. Stat. Softw.*, 48. 1–18, 2012.
- Erhardt, A. **Preferences and non-preferences for nectar constituents in *Ornithoptera priamus poseidon* (Lepidoptera, Papilionidae)**, *Oecologia*, 90. 581–585, 1992.
- Erhardt, A., Mevi-Schütz, J. **Adult food resources in butterflies**, J. Settele et al. (szerk.): *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 9–16. 2009.
- Everson, C.S., Clarke, G.P.Y. **A comparison of six methods of botanical analysis in the montane grasslands of Natal**, *Vegetatio*, 73. 47–51, 1987.
- Ezzeddine, M., Matter, S.F. **Nectar flower use and electivity by butterflies in sub-alpine meadows**, *J. Lepid. Soc.*, 62. 138–142, 2008.
- Farkas, Á., Molnár, R., Morschhauser, T., Hahn, I. **Variation in nectar volume and sugar concentration of *Allium ursinum* L. ssp. *ucrainicum* in three habitats**, *Sci. World J.*, 2012. 1–7, 2012.

- Farnsworth, E.J., Rosovsky, J. **The ethics of ecological field experimentation**, *Conserv. Biol.*, 7. 463–472, 1993.
- Feltham, H., Park, K., Goulson, D. **Field realistic doses of pesticide imidacloprid reduce bumblebee pollen foraging efficiency**, *Ecotoxicology*, 23. 317–323, 2014.
- Filella, I., Primante, C., Llusà, J., Martín González, A.M., Seco, R., Farré-Armengol, G., Rodrigo, A., Bosch, J., Peñuelas, J. **Floral advertisement scent in a changing plant-pollinators market**, *Sci. Rep.*, 3:3434. 1–6, 2013.
- Fodrie, F.J., Yeager, L.A., Grabowski, J.H., Layman, C.A., Sherwood, G.D., Kenworthy, M.D. **Measuring individuality in habitat use across complex landscapes: approaches, constraints, and implications for assessing resource specialization**, *Oecologia*, 178. 75–87, 2015.
- Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A., Sibert, J. **AD model builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models**, *Optim. Methods Softw.*, 27. 233–249, 2012.
- Frankl, R., Wanning, S., Braun, R. **Quantitative floral phenology at the landscape scale: is a comparative spatio-temporal description of “flowering landscapes” possible?**, *J. Nat. Conserv.*, 13. 219–229, 2005.
- Franzén, M., Nilsson, S.G., Johansson, V., Ranius, T. **Population fluctuations and synchrony of grassland butterflies in relation to species traits**, *PLoS One*, 8. e78233, 2013.
- Fred, M.S., O’Hara, R.B., Brommer, J.E. **Consequences of the spatial configuration of resources for the distribution and dynamics of the endangered *Parnassius apollo* butterfly**, *Biol. Conserv.*, 130. 183–192, 2006.
- Frühwirth-Schnatter, S., Pamminer, C., Winter-Ebmer, R., Weber, A. **Model-based clustering of categorical time series with multinomial logit classification**, T. E. Simos, G. Psihoyios, & C. Tsitouras (szerk.): *AIP Conference Proceedings*. American Institute of Physics, 1897–1900. 2010.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Tschardt, T. **Linné’s floral clock is slow without pollinators - flower closure and plant-pollinator interaction webs**, *Ecol. Lett.*, 14. 896–904, 2011.
- Fryxell, J.M., Wilmshurst, J.F., Sinclair, A.R.E., Haydon, D.T., Holt, R.D., Abrams, P.A. **Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers**, *Ecol. Lett.*, 8. 328–335, 2005.
- Galetto, L., Bernardello, G. **Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six Ipomoea species (Convolvulaceae) in relation to pollinators**, *Ann. Bot.*, 94. 269–280, 2004.
- Gamer, M., Lemon, J. **irr: Various coefficients of interrater reliability and agreement**, 2012. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=irr>.
- García-Magariños, M., Vilar, J.A. **A framework for dissimilarity-based partitioning clustering of categorical time series**, *Data Min. Knowl. Discov.*, 29. 466–502, 2014.
- Ghazoul, J. **Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis**, *Trends Ecol. Evol.*, 20. 367–373, 2005.
- Gibson, D.J. (szerk.): **Methods in comparative plant population ecology**, Oxford University Press, Oxford, 2002.



- Gilbert, F., Haines, N., Dickson, K. **Empty flowers**, *Funct. Ecol.*, 5. 29–39, 1991.
- Gomez, J.M., Perfectti, F., Klingenberg, C.P. **The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade**, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 369. 20130257, 2014.
- Gór, Á. **Kis Apolló-lepkék (Parnassius mnemosyne) táplálkozási stratégiáinak vizsgálata egyedi nyomonkövetéssel**, BSc Szakdolgozat. Állatorvostudományi Egyetem. 2017.
- Gór, Á., Csintalan, Z., Szigeti, V., Kis, J. **A kis Apolló-lepkék (Parnassius mnemosyne) virágszín preferenciája lepke-látás alapján**, Magyar Etológiai Társaság XIX. Kongresszusa, Absztrakt-kötet, 40–41, 2017.
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G., Clarke, R.T., West, A.D. **Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. II. Model tests and population parameters**, *J. Anim. Ecol.*, 64. 277–289, 1995.
- Goulson, D. **Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution**, *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 2. 185–209, 1999.
- Goulson, D., Cory, J. **Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi***, *Ecol. Entomol.*, 315–320, 1993.
- Goulson, D., Darvill, B. **Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers?**, *Apidologie*, 35. 55–63, 2004.
- Goulson, D., Ollerton, J., Sluman, C. **Foraging strategies in the small skipper butterfly, *Thymelicus flavus*: when to switch?**, *Anim. Behav.*, 53. 1009–1016, 1997.
- Goulson, D., Wright, N. **Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae)**, *Behav. Ecol.*, 9. 215–219, 1998.
- Goverde, M., Bazin, A., Kéry, M., Shykoff, J., Erhardt, A. **Positive effects of cyanogenic glycosides in food plants on larval development of the common blue butterfly**, *Oecologia*, 157. 409–418, 2008.
- Graham, P., Jackson, R. **The analysis of ordinal agreement data: beyond weighted kappa.**, *J. Clin. Epidemiol.*, 46. 1055–1062, 1993.
- Grant, P.R., Grant, R.B. (szerk.): **40 years of evolution: Darwin's finches on Daphne Major Island**, Princeton University Press., 2014.
- Gratton, P., Konopiński, M., Sbordoni, V. **Pleistocene evolutionary history of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): genetic signatures of climate cycles and a “time-dependent” mitochondrial substitution rate**, *Mol. Ecol.*, 17. 4248–4262, 2008.
- Grossmueller, D.W., Lederhouse, R. **The role of nectar source distribution in habitat use and oviposition by the tiger swallowtail butterfly**, *J. Lepid. Soc.*, 41. 159–165, 1987.
- Grüter, C., Moore, H., Firmin, N., Helanterä, H., Ratnieks, F.L.W. **Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards.**, *J. Exp. Biol.*, 214. 1397–1402, 2011.
- Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. **Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*)**, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 278. 628–633, 2011.
- Hagbery, J., Nieh, J.C. **Individual lifetime pollen and nectar foraging preferences in bumble bees**, *Naturwissenschaften*, 99. 821–832, 2012.

- Hagen, M., Wikelski, M., Kissling, W.D. **Space use of bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by radio-tracking.**, PLoS One, 6. e19997, 2011.
- Hahn, I., Scheuring, I. **The effect of measurement scales on estimating vegetation cover: a computer-assisted experiment**, Community Ecol., 4. 29–33, 2003.
- Halmágyi, L., Keresztesi, B. (szerk.): **Méhlegelő**, 2. kiadás, Akadémia Kiadó, Budapest, 1991.
- Hantson, S., Baz, A. **Seasonal change in nectar preference for a mediterranean butterfly community**, J. Lepid. Soc., 67. 134–142, 2011.
- Harder, L.D., Cruzan, M.B. **An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production**, Funct. Ecol., 4. 559–572, 1990.
- Hardin, G. **The competitive exclusion principle**, Science, 131. 1292–1297, 1960.
- Hardy, P., Sparks, T., Isaac, N., Dennis, R. **Specialism for larval and adult consumer resources among British butterflies: implications for conservation**, Biol. Conserv., 138. 440–452, 2007.
- Hassall, C., Thompson, D.J. **Study design and mark-recapture estimates of dispersal: a case study with the endangered damselfly *Coenagrion mercuriale***, J. Insect Conserv., 16. 111–120, 2011.
- Hatfield, R., Lebuhn, G. **Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae), in montane meadows**, Biol. Conserv., 139. 150–158, 2007.
- Hegland, S.J., Boeke, L. **Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community**, Ecol. Entomol., 31. 532–538, 2006.
- Hegland, S.J., Dunne, J., Nielsen, A., Memmott, J. **How to monitor ecological communities cost-efficiently: the example of plant–pollinator networks**, Biol. Conserv., 143. 2092–2101, 2010.
- Hegland, S.J., Totland, Ø. **Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland**, Oecologia, 145. 586–594, 2005.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M., Pöyry, J. **New insights into butterfly–environment relationships using partitioning methods**, Proc. R. Soc. B, 272. 2203–2210, 2005.
- Heinrich, B. **“Majoring” and “minoring” by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis**, Ecology, 60. 245–255, 1979.
- Hejcman, M., Hejcmanová, P., Pavlů, V., Beneš, J. **Origin and history of grasslands in central europe - a review**, Grass Forage Sci., 68. 345–363, 2013.
- van Helsdingen, P.J.J., Willemse, L., Speight, M.C.D. (szerk.): **Background information on invertebrates of the habitats directive and the Bern Convention: Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera**, Council of Europe Publishing, Strasbourg, 1996.
- Henry, M., Fröchen, M., Maillet-Mezeray, J., Breyne, E., Allier, F., Odoux, J.-F., Decourtye, A. **Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency**, Ecol. Modell., 225. 103–114, 2012.

- Hicks, D.M., Ouvrard, P., Baldock, K.C.R., Baude, M., Goddard, M.A., Kunin, W.E., Mitschunas, N., Memmott, J., Morse, H., Nikolitsi, M., et al. **Food for pollinators: quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows**, *PLoS One*, 11. 1–37, 2016.
- Hilgartner, R., Raoilison, M., Büttiker, W., Lees, D.C., Krenn, H.W. **Malagasy birds as hosts for eye-frequenting moths**, *Biol. Lett.*, 3. 117–120, 2007.
- Hill, C. **The effect of adult diet on the biology of butterflies 2. The common crow butterfly, *Euploea core corinna***, *Oecologia*, 81. 258–266, 1989.
- Hines, H.M., Hendrix, S.D. **Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources**, *Environ. Entomol.*, 34. 1477–1484, 2005.
- Hinners, S., Hjelmroos-Koski, M. **Receptiveness of foraging wild bees to exotic landscape elements**, *Am. Midl. Nat.*, 162. 253–265, 2009.
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M.A., Zeileis, A. **Implementing a class of permutation tests: the {coin} package**, *J. Stat. Softw.*, 28. 1–23, 2008.
- Hothorn, T., Hornik, K., Zeileis, A. **Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework**, *J. Comput. Graph. Stat.*, 15. 651–674, 2006.
- Høye, T., Post, E., Meltofte, H. **Rapid advancement of spring in the High Arctic**, *Curr. Biol.*, 17. 449–451, 2007.
- Jaccard, P. **The distribution of the flora in the alpine zone**, *New Phytol.*, 11. 37–50, 1912.
- de Jager, M.L., Ellis, A.G. **Gender-specific pollinator preference for floral traits**, *Funct. Ecol.*, 26. 1197–1204, 2012.
- James, D., Hornik, K. **chron: Chronological objects which can handle dates and times**, 2013. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=chron>.
- Jennersten, O. **Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies**, *Oecologia*, 63. 80–89, 1984.
- Jennersten, O. **Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set**, *Conserv. Biol.*, 2. 359–366, 1988.
- Johnson, S., Bond, W.J. **Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa**, M. Arianoutsou & R. Groves (szerk.): *Plant–animal interactions in Mediterranean-type ecosystems*. Springer, Dordrecht, 137–148. 1994.
- Jones, P.L., Ryan, M.J., Chittka, L. **The influence of past experience with flower reward quality on social learning in bumblebees**, *Anim. Behav.*, 101. 11–18, 2015.
- Junker, R.R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H., Stang, M. **Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks**, *Funct. Ecol.*, 27. 329–341, 2013.
- Junker, R.R., Blüthgen, N., Keller, A. **Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower-visitor interactions and reveal convergences in floral traits**, *Evol. Ecol.*, 29. 437–450, 2015.
- Kandori, I., Ohsaki, N. **The learning abilities of the White cabbage butterfly, *Pieris rapae*, foraging for flowers**, *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*, 38. 111–117, 1996.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. (szerk.): **Techniques for pollination biologists**, University Press of Colorado, Niwot, Colorado, 1993.

- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. **Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions**, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 29. 83–112, 1998.
- Kelber, A. **Why “false” colours are seen by butterflies**, *Nature*, 402. 251, 1999.
- Kernaléguen, L., Arnould, J.P.Y., Guinet, C., Cherel, Y. **Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and subantarctic fur seals**, *J. Anim. Ecol.*, 84. 1081–1091, 2015.
- Kim, W., Gilet, T., Bush, J.W.M. **Optimal concentrations in nectar feeding**, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 108. 16618–16621, 2011.
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G. **Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation**, *Methods Ecol. Evol.*, 4. 811–818, 2013.
- Kinoshita, M., Shimada, N., Arikawa, K. **Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus***, *J. Exp. Biol.*, 202. 95–102, 1999.
- Kissling, D.W., Pattemore, D.E., Hagen, M. **Challenges and prospects in the telemetry of insects**, *Biol. Rev.*, 89. 511–530, 2014.
- Kitahara, M., Yumoto, M., Kobayashi, T. **Relationship of butterfly diversity with nectar plant species richness in and around the Aokigahara primary woodland of Mount Fuji, central Japan**, *Biodivers. Conserv.*, 17. 2713–2734, 2008.
- Klotz, S., Kühn, I., Durka, W. **Biolflor - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland**, *Schriftenr. für Veg.*, 38. 1–334, 2002.
- Knudsen, R., Primicerio, R., Amundsen, P.A., Klemetsen, A. **Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation**, *J. Anim. Ecol.*, 79. 161–168, 2010.
- Kobayashi-Kidokoro, M., Higashi, S. **Flower constancy in the generalist pollinator *Ceratina flavipes* (Hymenoptera: Apidae): an evaluation by pollen analysis**, *Psyche A J. Entomol.*, 2010. 1–8, 2010.
- Konvička, M., Duchoslav, M., Harastova, M., Benes, J., Foldynova, S., Jirku, M., Kuras, T. **Habitat utilization and behaviour of adult *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in the Litovelské Pomoraví, Czech Republic**, *Nota Lepidopterol.*, 25. 39–51, 2001.
- Konvička, M., Kuras, T. **Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví. Czech Republic**, *J. Insect Conserv.*, 3. 211–223, 1999.
- Konvička, M., Vlasanek, P., Hauck, D. **Absence of forest mantles creates ecological traps for *Parnassius mnemosyne* (Papilionidae)**, *Nota Lepidopterol.*, 29. 145–152, 2006.
- Kőrösi, Á., Örvössy, N., Batáry, P., Kövér, S., Peregovits, L. **Restricted within-habitat movement and time-constrained egg laying of female *Maculinea rebeli* butterflies**, *Oecologia*, 156. 455–464, 2008.
- Kralj-Fišer, S., Schuett, W. **Studying personality variation in invertebrates: why bother?**, *Anim. Behav.*, 91. 41–52, 2014.
- Krenn, H.W. **Proboscis musculature in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): settling the proboscis recoiling controversy**, *Acta Zool.*, 81. 259–266, 2000.

- Krenn, H.W., Plant, J.D., Szucsich, N.U. **Mouthparts of flower-visiting insects**, *Arthropod Struct. Dev.*, 34. 1–40, 2005.
- Kubo, M., Kobayashi, T., Kitahara, M., Hayashi, A. **Seasonal fluctuations in butterflies and nectar resources in a semi-natural grassland near Mt. Fuji, central Japan**, *Biodivers. Conserv.*, 18. 229–246, 2008.
- Kudrna, O., Seufert, W. **Ökologie und Schutz von Parnassius mnemosyne (Linnaeus, 1758) in der Rhön**, *Oedippus*, 2. 1–44, 1991.
- Kugler, H. (szerk.): **Blütenökologie**, Fischer, 1970.
- Kunin, W. **Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of Brassica kaber**, *J. Ecol.*, 85. 225–234, 1997.
- Kupper, L., Hafner, K. **How appropriate are popular sample size formulas?**, *Am. Stat.*, 43. 101–105, 1989.
- Kuppler, J., Höfers, M.K., Wiesmann, L., Junker, R.R. **Time-invariant differences between plant individuals in interactions with arthropods correlate with intraspecific variation in plant phenology, morphology and floral scent**, *New Phytol.*, 210. 1357–1368, 2016.
- Kurylo, J. **személyes közlés**, 2016. Elérhető: [https://www.researchgate.net/publication/295095340\\_Measuring\\_floral\\_resource\\_availability\\_for\\_insect\\_pollinators\\_in\\_temperate\\_grasslands\\_-\\_A\\_review](https://www.researchgate.net/publication/295095340_Measuring_floral_resource_availability_for_insect_pollinators_in_temperate_grasslands_-_A_review).
- Kuusemets, V., Meier, K., Liivamägi, A. **Habitat and landscape structure requirements of Clouded Apollo (Parnassius mnemosyne)**, E. Kühn et al. (szerk.): *Studies on the Ecology & Conservation of Butterflies in Europe*. Pensoft, Sofia-Moscow, 18–21. 2005.
- Kuussaari, M., Heliölä, J., Pöyry, J., Saarinen, K. **Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe**, *J. Insect Conserv.*, 11. 351–366, 2007.
- Kuussaari, M., Rytteri, S., Heikkinen, R.K., Helio, J. **Weather explains high annual variation in butterfly dispersal**, *Proc. R. Soc. B*, 18–20, 2016.
- Lara Ruiz, J. **Fuentes nectaríferas de los Papilionidae ibéricos (Lepidoptera)**, *Bol. la SAE*, 18. 68–87, 2011.
- Layman, C.A., Newsome, S.D., Gancos Crawford, T. **Individual-level niche specialization within populations: emerging areas of study**, *Oecologia*, 178. 1–4, 2015.
- Lebeau, J., Wesselingh, R.A., Van Dyck, H. **Floral resource limitation severely reduces butterfly survival, condition and flight activity in simplified agricultural landscapes**, *Oecologia*, 180. 421–427, 2016.
- Lebeau, J., Wesselingh, R.A., Van Dyck, H. **Flower use of the butterfly Maniola jurtina in nectar-rich and nectar-poor grasslands: a nectar generalist with a strong preference?**, *Insect Conserv. Divers.*, 10. 258–270, 2017.
- Lengyel, A., Illyés, E., Bauer, N., Csiky, J., Király, G., Purger, D., Botta-Dukát, Z. **Classification and syntaxonomical revision of mesic and semi-dry grasslands in Hungary**, *Presila*, 88. 201–228, 2016.
- De León, L.F., Rolshausen, G., Bermingham, E., Podos, J., Hendry, A.P. **Individual specialization and the seeds of adaptive radiation in Darwin's finches**, *Evol. Ecol. Res.*, 14. 365–380, 2012.

- Lewis, A. **Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly**, *J. Anim. Ecol.*, 58. 1–13, 1989.
- Lewis, A. **Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae***, *Science*, 232. 863–865, 1986.
- Liivamägi, A., Kuusemets, V., Luig, J., Kask, K. **Changes in the distribution of Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in Estonia**, *Entomol. Fenn.*, 24. 186–192, 2013.
- Luoto, M., Kuussaari, M., Rita, H., Salminen, J., von Bonsdorff, T. **Determinants of distribution and abundance in the Clouded Apollo butterfly: a landscape ecological approach**, *Ecography*, 24. 601–617, 2001.
- Mahoro, S. **Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae)**, *Can. J. Bot.*, 80. 82–92, 2002.
- Makino, T.T., Sakai, S. **Findings on spatial foraging patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) from a bee-tracking experiment in a net cage**, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 56. 155–163, 2004.
- Mašková, Z., Doležal, J., Květ, J., Zemek, F. **Long-term functioning of a species-rich mountain meadow under different management regimes**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 132. 192–202, 2009.
- Matsushita, A., Awata, H., Wakakuwa, M., Takemura, S., Arikawa, K. **Rhabdom evolution in butterflies: insights from the uniquely tiered and heterogeneous ommatidia of the Glacial Apollo butterfly, *Parnassius glacialis***, *Proc. Biol. Sci.*, 279. 3482–3490, 2012.
- Matter, S.F., Roland, J. **Mating failure of female *Parnassius smintheus* butterflies: a component but not a demographic Allee effect**, *Entomol. Exp. Appl.*, 146. 93–102, 2013.
- May, P.P.G. **Flower selection and the dynamics of lipid reserve in two nectarivorous butterflies**, *Ecology*, 73. 2181–2191, 1992.
- Megléc, E., Nève, G., Pecsénye, K., Varga, Z. **Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in north-east Hungary: implications for conservation**, *Biol. Conserv.*, 89. 251–259, 1999.
- Megléc, E., Pecsénye, K., Peregovits, L., Varga, Z. **Allozyme variation in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in North-East Hungary: variation within a subspecies group**, *Genetica*, 101. 59–66, 1997.
- Meier, K., Kuusemets, V., Luig, J., Mander, Ü. **Riparian buffer zones as elements of ecological networks: case study on *Parnassius mnemosyne* distribution in Estonia**, *Ecol. Eng.*, 24. 531–537, 2005.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V. **Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions**, *Ecol. Lett.*, 10. 710–717, 2007.
- Menzel, R. **Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy**, L. Chittka & J. D. Thomson (szerk.): *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution*. 33–44. 2001.
- Mevi-Schütz, J., Erhardt, A. **Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link**, *Am. Nat.*, 165. 411–419, 2005.
- Meyer, D., Hornik, K. **Generalized and customizable sets in {R}**, *J. Stat. Softw.*, 31. 1–27, 2009.

- Miller-Rushing, A.J., Inouye, D.W., Primack, R.B. **How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency**, *J. Ecol.*, 96. 1289–1296, 2008.
- Miller-Struttman, N.E., Geib, J.C., Franklin, J.D., Kevan, P.G., Holdo, R.M., Ebert-May, D., Lynn, A.M., Kettenbach, J.A., Hedrick, E., Galen, C. **Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change**, *Science*, 349. 1541–1544, 2015.
- Monaenkova, D., Lehnert, M.S., Andruk, T., Beard, C.E., Rubin, B., Tokarev, A., Lee, W.-K., Adler, P.H., Kornev, K.G. **Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits**, *J. R. Soc. Interface*, 9. 720–726, 2012.
- Morehouse, N.I., Mandon, N., Christides, J.P., Body, M., Bimbard, G., Casas, J. **Seasonal selection and resource dynamics in a seasonally polyphenic butterfly**, *J. Evol. Biol.*, 26. 175–185, 2013.
- Morant, D.S., Schumann, R., Petit, S. **Field methods for sampling and storing nectar from flowers with low nectar volumes**, *Ann. Bot.*, 103. 533–542, 2009.
- Morrison, L.W. **Observer error in vegetation surveys: a review**, *J. Plant Ecol.*, 9. 367–379, 2016.
- Mortelliti, A., Amori, G., Boitani, L. **The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research**, *Oecologia*, 163. 535–547, 2010.
- Muller, H., Chittka, L. **Animal personalities: the advantage of diversity**, *Curr. Biol.*, 18. R961–R963, 2008.
- Muller, H., Grossmann, H., Chittka, L. **“Personality” in bumblebees: individual consistency in responses to novel colours?**, *Anim. Behav.*, 80. 1065–1074, 2010.
- Naug, D., Arathi, H.S. **Sampling and decision rules used by honey bees in a foraging arena**, *Anim. Cogn.*, 10. 117–124, 2007.
- Ne’eman, G., Shavit, O., Shaltiel, L., Shmida, A. **Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination**, *J. Insect Behav.*, 19. 383–401, 2006.
- Neumayer, J., Spaethe, J. **Flower color, nectar standing crop, and flower visitation of butterflies in an alpine habitat in central Europe**, *Entomol. Gen.*, 29. 269–284, 2007.
- New, T. (szerk.): **Insect conservation: past, present and prospects**, Springer, 2012.
- New, T., Pyle, R., Thomas, A., Thomas, C.D., Hammond, P.C. **Butterfly conservation management**, *Annu. Rev. Entomol.*, 40. 57–83, 1995.
- Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E. (szerk.): **Nectaries and nectar**, Springer, Dordrecht, 2007.
- Nilsson, I.N., Nilsson, S.G. **Experimental estimates of census efficiency and pseudoturnover on islands: error trend and between-observer variation when recording vascular plants**, *J. Ecol.*, 73. 65–70, 1985.
- Nilsson, S.G., Franzén, M., Pettersson, L. **Land-use changes, farm management and the decline of butterflies associated with semi-natural grasslands in southern Sweden**, *Nat. Conserv.*, 6. 31–48, 2013.
- Novak, M., Tinker, M.T. **Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization**, *Oecologia*, 178. 61–74, 2015.

- Nowicki, P., Witek, M., Skórka, P., Settele, J., Woyciechowski, M. **Population ecology of the endangered butterflies *Maculinea teleius* and *M. nausithous* and the implications for conservation**, *Popul. Ecol.*, 47. 193–202, 2005.
- O'Brien, D.M. **Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen to eggs**, *Proc. R. Soc. B*, 270. 2631–2636, 2003.
- O'Brien, D.M., Boggs, C.L., Fogel, M.L. **Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation**, *Oikos*, 105. 279–291, 2004.
- Öckinger, E., Van Dyck, H. **Landscape structure shapes habitat finding ability in a butterfly**, *PLoS One*, 7. e41517, 2012.
- Ogilvie, J.E., Forrest, J.R. **Interactions between bee foraging and floral resource phenology shape bee populations and communities**, *Curr. Opin. Insect Sci.*, 21. 75–82, 2017.
- Olesen, J.M., Stefanescu, C., Traveset, A. **Strong, long-term temporal dynamics of an ecological network.**, *PLoS One*, 6. e26455, 2011.
- Ômura, H., Honda, K. **Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies**, *Oecologia*, 142. 588–596, 2005.
- Ômura, H., Honda, K., Hayashi, N. **Chemical and chromatic bases for preferential visiting by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, to rape flowers**, *J. Chem. Ecol.*, 25. 1895–1906, 1999.
- Orr, A.G. **The evolution of the sphragis in the Papilionidae and other butterflies**, J. Scriber (szerk.): *Swallowtail butterflies: The ecology and evolutionary biology*. Scientific publishers, 155–164. 1995.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Carreck, N.L., Swain, J.L., Knight, M.E., Goulson, D., Hale, R.J., Sanderson, R.A. **Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape**, *J. Anim. Ecol.*, 77. 406–415, 2008.
- Pamminger, C. **bayesMCclust: Mixtures-of-experts markov chain clustering and dirichlet multinomial clustering**, 2012. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=bayesMCclust>.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., et al. **Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming**, *Nature*, 399. 579–583, 1999.
- Peat, J., Tucker, J., Goulson, D. **Does intraspecific size variation in bumblebees allow colonies to efficiently exploit different flowers?**, *Ecol. Entomol.*, 30. 176–181, 2005.
- Peña-Barragán, J., López-Granados, F., Jurado-Expósito, M., García-Torres, L. **Mapping *Ridolfia segetum* patches in sunflower crop using remote sensing**, *Weed Res.*, 47. 164–172, 2007.
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P. **Changed plant and animal life cycles from 1952-2000 in the Mediterranean region.**, *Glob. Chang. Biol.*, 8. 531–544, 2002.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Sgardelis, S.P., Mazaris, A.D., Pantis, J.D., Waser, N.M. **Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch**, *Acta Oecologica*, 59. 104–111, 2014.



- Pohl, N.B., Van Wyk, J., Campbell, D.R. **Butterflies show flower colour preferences but not constancy in foraging at four plant species**, *Ecol. Entomol.*, 36. 290–300, 2011.
- Potts, S., Biesmeijer, J., Kremen, C. **Global pollinator declines: trends, impacts and drivers**, *Trends Ecol. Evol.*, 25. 345–353, 2010.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P.G. **Nectar resource diversity organises flower–visitor community structure**, *Entomol. Exp. Appl.*, 113. 103–107, 2004.
- Pradel, K., Fischer, K. **Living on the edge: habitat and host-plant selection in the butterfly *Lycaena tityrus* (Lepidoptera: Lycaenidae) close to its northern range limit**, *J. Res. Lepid.*, 44. 35–41, 2011.
- Pratt, G.F., Wiesenborn, W.D. **Macneill’s sootywing (*Hesperopsis graciellae*) (Lepidoptera: Hesperiiidae) behaviors observed along transects**, *Proc. Entomol. Soc. Washingt.*, 111. 698–707, 2009.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R., Charnov, E.L. **Optimal foraging: a selective review of theory and tests**, *Q. Rev. Biol.*, 52. 137–154, 1977.
- R Core Team **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.**, 2015. Elérhető: <https://www.r-project.org/>.
- Raine, N., Chittka, L. **Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*)**, *Entomol. Gen.*, 29. 179–199, 2007.
- Ranta, E., Lundberg, H. **Resource partitioning in bumblebees the significance of differences in proboscis length**, *Oikos*, 35. 298–302, 1980.
- Rodrigues, D., Goodner, B.W., Weiss, M.R. **Reversal learning and risk-averse foraging behavior in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae)**, *Ethology*, 116. 270–280, 2010.
- Rodríguez-Gironés, M.A., Santamaría, L. **Why are so many bird flowers red?**, *PLoS Biol.*, 2. 1515–1519, 2004.
- Ronkay, L. (szerk.): **Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer VII. Lepkék**, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 1997.
- Rotenberry, J.T. **Variable floral phenology: temporal resource heterogeneity and its implication for flower visitors**, *Holarct. Ecol.*, 13. 1–10, 1990.
- Roughgarden, J. **Evolution of niche width**, *Am. Nat.*, 106. 683–718, 1972.
- Rusterholz, H.P., Erhardt, A. **Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis Blue butterfly *Lysandra bellargus*?**, *Ecol. Entomol.*, 25. 81–90, 2000.
- Sang, A. **The influence of host plant abundance and landscape connectivity to movement patterns of the clouded apollo (*Parnassius mnemosyne*, Lepidoptera: Papilionidae)**, Szakdolgozat. University of Tartu. 2007.
- Schoener, T.W. **The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna**, *Ecology*, 49. 704–726, 1968.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., Dicke, M. (szerk.): **Insect–plant biology**, 2. kiadás, Oxford University Press, Oxford, 2005.

- Schweiger, O., Heikkinen, R.K., Harpke, A., Hickler, T., Klotz, S., Kudrna, O., Kühn, I., Pöyry, J., Settele, J. **Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics**, *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21. 88–99, 2012.
- Settele, J. (szerk.): **Climatic risk atlas of European butterflies**, Pensoft, Sofia-Moscow, 2008.
- Settele, J., Dover, J., Dolek, M., Konvička, M. **Butterflies of European ecosystems: impact of land use and options for conservation management**, J. Settele et al. (szerk.): *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 353–370. 2009.
- Simberloff, D. **Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?**, *Biol. Conserv.*, 83. 247–257, 1998.
- Simon, T. (szerk.): **A magyarországi edényes flóra határozója: harasztok-virágos növények**, 5. kiadás, Nemzeti Tankönyvkiadó Rt., Budapest, 1994.
- Snell-Rood, E.C. **An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity**, *Anim. Behav.*, 85. 1004–1011, 2013.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L., Waser, N.M., Stang, I., van der Meijden, E. **Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web**, *Ann. Bot.*, 103. 1459–1469, 2009.
- Stanton, M.L., Preston, R.E. **Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae)**, *Am. J. Bot.*, 75. 528–539, 1988.
- Stefanescu, C. **Migration patterns and feeding resources of the Painted Lady butterfly, *Cynthia cardui* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae) in the northeast of the Iberian peninsula**, *Miscel-lània Zoològica*, 20. 31–48, 1997.
- Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T. **Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands: a mini review**, *Biol. Conserv.*, 104. 275–284, 2002.
- Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (szerk.): **Foraging - behavior and ecology**, University of Chicago Press, Chicago, 2007.
- Stephens, P., Sutherland, W. **Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation**, *Trends Ecol. Evol.*, 14. 401–405, 1999.
- Streit, S., Bock, F., Pirk, C.W.W., Tautz, J. **Automatic life-long monitoring of individual insect behaviour now possible**, *Zoology*, 106. 169–171, 2003.
- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A., Hothorn, T. **Bias in random forest variable importance measures: illustrations, sources and a solution**, *BMC Bioinformatics*, 8. 1–21, 2007.
- Sutherland, W.J. (szerk.): **The conservation handbook: research, management and policy**, Wiley, 2000.
- Suzuki, R., Shimodaira, H. **pvclust: Hierarchical clustering with p-values via multiscale bootstrap resampling**, 2015. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=pvclust>.
- van Swaay, C., Wynhoff, I., Verovnik, R., Wiemers, M., López Munguira, M., Maes, D., Sasic, M., Verstrael, T., Warren, M., Settele, J. **Parnassius mnemosyne. The IUCN red list of threatened species**, 2010. Elérhető: <http://www.iucnredlist.org/details/174210/1>.

- Symstad, A.J., Wienk, C.L., Thorstenson, A.D. **Precision, repeatability, and efficiency of two canopy-cover estimate methods in northern Great Plains vegetation**, *Rangel. Ecol. Manag.*, 61. 419–429, 2008.
- Szigeti, V., Harnos, A., Kőrösi, Á., Bella, M., Kis, J. **Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) élőhelyhasználata nektárforrásuk és lárvális tápnövényük függvényében**, *Természetvédelmi Közl.*, 21. 311–320, 2015.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Kis, J. **Kis Apolló-lepkék egyedszintű élőhely használata**, II. Országos Lepkészs Találkozó Konf. Poszter, 2016. Elérhető: [http://www.hoi.hu/sites/default/files/szigeti\\_et\\_al.pdf](http://www.hoi.hu/sites/default/files/szigeti_et_al.pdf).
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Kis, J. **Lifelong foraging and individual specialization are influenced by temporal changes of resource availability**, *Oikos*, *bírálat alatt*.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Kis, J. **Temporal changes in floral resource availability and flower visitation in a butterfly**, *Arthropod-Plant. Inte.*, *in press*.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., Kis, J. **Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats**, *Ann. Société Entomol. Fr.*, 52. 289–299, 2016a.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., Kis, J. **Measuring floral resource availability for insect pollinators in temperate grasslands - a review**, *Ecol. Entomol.*, 41. 231–240, 2016b.
- Tepedino, V., Stanton, N. **Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie**, *Oikos*, 36. 35–44, 1981.
- Tepedino, V., Stanton, N. **Estimating floral resources and flower visitors in studies of pollinator-plant communities**, *Oikos*, 38. 384–386, 1982.
- The Plant List **Version 1.1. Published on the internet**, 2013. Elérhető: <http://www.theplantlist.org/>.
- Thomas, R.C., Schultz, C.B. **Resource selection in an endangered butterfly: females select native nectar species**, *J. Wildl. Manage.*, 80. 171–180, 2016.
- Thompson, J. **How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?**, *Oecologia*, 126. 386–394, 2001.
- Tinker, M.T., Bentall, G., Estes, J.A. **Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters**, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105. 560–565, 2008.
- Tiple, A., Khurad, A., Dennis, R. **Adult butterfly feeding-nectar flower associations: constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology**, *J. Nat. Hist.*, 43. 37–41, 2009.
- Tolman, T., Lewington, R. (szerk.): **Collins butterfly guide**, Collins, 2008.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., Da Rocha-Filho, L.C., Bosch, J. **Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size**, *PLoS One*, 9. e97255, 2014.
- Toscano, B.J., Gownaris, N.J., Heerhartz, S.M., Monaco, C.J. **Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level**, *Oecologia*, 182. 55–69, 2016.
- Tremmel, M., Müller, C. **Insect personality depends on environmental conditions**, *Behav. Ecol.*, 24. 386–392, 2013.

- Tudor, O., Dennis, R.L.H., Greatorex-Davies, J.N., Sparks, T.H. **Flower preferences of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern**, *Biol. Conserv.*, 119. 397–403, 2004.
- Tur, C., Vigalondo, B., Trøjelsgaard, K., Olesen, J.M., Traveset, A. **Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals**, *J. Anim. Ecol.*, 83. 306–317, 2014.
- Vajna, F. **Virágmélység és pödörnyelv-hossz kapcsolata a kis Apolló-lepkénél**, Szakdolgozat. Szent István Egyetem. 2016.
- Välimäki, P., Itämies, J. **Migration of the clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* in a network of suitable habitats - effects of patch characteristics**, *Ecography*, 26. 679–691, 2003.
- Välimäki, P., Itämies, J., Valimäki, P., Itämies, J. **Effects of canopy coverage on the immature stages of the Clouded Apollo butterfly with observations on larval behaviour**, *Entomol. Fenn.*, 16. 117–123, 2005.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. (szerk.): **Modern applied statistics with S**, 4. kiadás, Springer, New York, 2002.
- Vittoz, P., Guisan, A. **How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers**, *J. Veg. Sci.*, 18. 413–422, 2007.
- Vlasanek, P., Hauck, D., Konvička, M. **Adult sex ratio in the *Parnassius mnemosyne* butterfly: effects of survival, migration, and weather**, *Isr. J. Ecol.*, 55. 233–252, 2009.
- Vlasanek, P., Konvička, M. **Sphragis in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae): male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight**, *Biologia (Bratisl.)*, 64. 1206–1211, 2009.
- Vojnits, A.M., Ács, E. **Biology and behaviour of a Hungarian population of *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758)**, *Oedippus*, 17. 1–24, 2000.
- Wäckers, F.L. **Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility**, *Biol. Control*, 29. 307–314, 2004.
- Wäckers, F.L., Romeis, J., Rijn, P. van **Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions**, *Annu. Rev. Entomol.*, 52. 301–323, 2007.
- Walker, B.H. **An evaluation of eight methods of botanical analysis on grasslands in Rhodesia**, *J. Appl. Ecol.*, 7. 403–416, 1970.
- Wallis De Vries, M.F., van Swaay, C.A.M., Plate, C.L. **Changes in nectar supply: a possible cause of widespread butterfly decline**, *Curr. Zool.*, 58. 384–391, 2012.
- Wand, M., Ripley, B. **KernSmooth: functions for kernel smoothing for Wand & Jones (1995)**, 2013. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=KernSmooth>.
- Warburton, K., Retif, S., Hume, D. **Generalists as sequential specialists: diets and prey switching in juvenile silver perch**, *Environ. Biol. Fishes*, 51. 445–454, 1998.
- Wardhaugh, C.W. **How many species of arthropods visit flowers?**, *Arthropod-Plant. Inte.*, 9. 547–565, 2015.
- Weiss, J.-C. **The mnemosyne group**, *The Parnassiinae of the world*. Hillside Books, Canterbury, U.K., 177–193. 1999.
- Weiss, M.R., Papaj, D.R. **Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind?**, *Anim. Behav.*, 65. 425–434, 2003.

- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., et al. **Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions**, *Ecol. Monogr.*, 78. 653–671, 2008.
- Whittall, J.B., Hodges, S.A. **Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers**, *Nature*, 447. 706–709, 2007.
- Wiklund, C. **Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants**, *Oecologia*, 63. 23–29, 1984.
- Willmer, P. (szerk.): **Pollination and floral ecology**, Princeton University Press, New Jersey, 2011.
- Wilson, D.S. **Adaptive individual differences within single populations**, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 353. 199–205, 1998.
- Wilson, R.J., Maclean, I.M.D. **Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects**, *J. Insect Conserv.*, 15. 259–268, 2010.
- Wood, S.N. **Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models**, *J. R. Stat. Soc.*, 73. 3–36, 2011.
- Wood, S.N. (szerk.): **Generalized additive models: an introduction with R**, CRC Press, Boca Raton, 2006.
- Woodcock, B.A., Savage, J., Bullock, J.M., Nowakowski, M., Orr, R., Tallwin, J.R.B., Pywell, R.F. **Enhancing floral resources for pollinators in productive agricultural grasslands**, *Biol. Conserv.*, 171. 44–51, 2014.
- Zaccarelli, D.N., Mancinelli, D.G., Bolnick, P.D. **RInSp: R individual specialization (RInSp)**, 2015. Elérhető: <http://cran.r-project.org/package=RInSp>.
- Zimmerman, M., Pleasants, J. **Competition among pollinators: quantification of available resources**, *Oikos*, 38. 381–383, 1982.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (szerk.): **Mixed effects models and extensions in ecology with R**, Springer New York, New York, 2009.

## 8 A doktori kutatás eredményeinek közlései

Lektorált, impakt faktorral bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk:

Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., Kis, J.: **Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats**, *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 52. 289–299, 2016a.

Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Nagy J., Kis J.: **Measuring floral resource availability for insect pollinators in temperate grasslands – a review**, *Ecological Entomology*, 41. 231-240, 2016b.

Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Kis, J. **Temporal changes in floral resource availability and flower visitation in a butterfly**, *Arthropod-Plant Interactions*, *in press*.

Lektorált, impakt faktorral nem bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk:

Szigeti V., Harnos A., Kőrösi Á., Bella M., Kis J.: **Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) élőhelyhasználata nektárforrásuk és lárvális tápnövényük függvényében**, *Természetvédelmi Közlemények*, 21. 311-320, 2015.

Konferencia prezentációk:

Előadások:

Vajna F., Szigeti V., Kis J. **Virágmélység és pödörnyelv hossz kapcsolata a kis Apolló-lepkénél**, II. Lepkésztalálkozó, Szögliget, 2016.

Kis J., Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Vajna F., Sáfrán N., Górné Á. **Kedv, erények, lepkék: viselkedésbiológiai és ökológiai kutatások kis-Apolló lepkénél (*Parnassius mnemosyne*)**, II. Lepkésztalálkozó, Szögliget, 2016.

Vajna F., Szigeti V., Kis J.: **Testméretfüggő táplálékválasztás kis Apolló-lepkénél**, 6. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2016.

Vajna F., Szigeti V., Kis J. **Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) pödörnyelv hosszának kapcsolata nektárforrásaik pártacsóhosszával**, Magyar Etológiai Társaság XVII. Konferenciája, Dobogókő, 2015.

Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Nagy J., Kis J. **Nektárnövény választás a Kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*)**, A Magyar Etológiai Társaság XV. Kongresszusa Kivonat- és programfüzet, 35, 2013.

Szigeti V., Dankó Cs., Nagy J., Kőrösi Á., Kis J. **Nektárnövény fogyasztás és kínálat a kis Apolló-lepkénél *Parnassius mnemosyne***, 9. Magyar Ökológus Kongresszus Keszthely, Programfüzet előadások és posztterek összefoglalói, 98, 2012.

Posztterek:

Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Kis J. **Individual specialization in flower visitation in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne*)**, 3. Student Conference on Conservation Science, Hungary, Tihany, 2017

- Gór Á., Szigeti V., Kis J. **Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) táplálkozási stratégiái**, Magyar Etológiai Társaság XVIII. Kongresszusa, 2016.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Kis J. **Kis Apolló-lepkék egyedszintű élőhely használata**, II. Lepkésztalálkozó, Szögliget, 2016.
- Kis J., Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A. **Flower visit patterns in the Clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne***, Future 4 Butterflies in Europe, International Symposium, Wageningen, 2016.
- Kőrösi Á., Szigeti V., Harnos A., Kis J. **Habitat use of Clouded Apollo butterflies is primarily related to their nectar sources**, Future 4 Butterflies in Europe, International Symposium, Wageningen, 2016.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Kis J. **Egyedszintű táplálkozási mintázatok a kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*)**, 6. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2016.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Kis J. **Egyedszintű táplálkozási mintázatok a kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*)**, Magyar Etológiai Társaság XVII. Konferenciája, Dobogókő, 2015.
- Vajna F., Szigeti V., Kis J. **Virágmélység és pödörnyelv hossz kapcsolata a kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*)**, 10. Magyar Ökológus Kongresszus, Veszprém, Absztrakt-kötet, 157, 2015.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Nagy J., Kis J. **Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) táplálkozási mintázata**, IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia Absztrakt-kötet, 119, 2014.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Bella M., Kis J. **Kis Apolló-lepkék élőhelyhasználata lárvális tápnövényük és nektárforrásuk függvényében**, IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia Absztrakt-kötet, 118-119, 2014.
- Szigeti V., Kőrösi Á., Harnos A., Nagy J., Kis J. **Nectar-plant flowering and consumption in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne*)**, Behaviour 2013, The Sage Newcastle-Gateshead UK, Abstract Book, 156-157, 2013.
- Szigeti V., Danka Cs., Nagy J., Kőrösi Á., Kis J. **Nectar-plant choice and flowering dynamics in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne*) in a small colline meadow – a pilot study**, 2nd Global congress on plant reproductive biology, Pécs, Conference Proceedings, 65, 2012.
- Szigeti V., Danka C., Nagy J., Kőrösi Á., Kis J. **Potential and used nectar plant resources and their flowering and consumption dynamics in the Clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* in a small colline meadow – a pilot study**, Kitaibela, 143, 2012.

## 9 Mellékletek

### Tartalomjegyzék

1. táblázat: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.....	121
Irodalomjegyzék a 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokhoz.....	129
2. táblázat: Kendall-féle tau értékek a bejárásos becslés és a kvadrátos becslés korrelációs összehasonlításához .....	139
3. táblázat: Egyezőségi értékek a virággyakoriság becslés (bejárásos módszer) esetén a két mintavételező személy (K.J. és Sz.V.) között.....	139
4. táblázat: A Leány-kúti réten virágzó és a kis Apolló-lepke által látogatott növényfajok ..	140
5. táblázat: A Hegyesd kis Apolló-lepke által látogatott növényfajai.....	141
1. ábra: Nőstény kis Apolló-lepke.....	142
2. ábra: Hím kis Apolló-lepke.....	142
3. ábra: A Leány-kúti réten leggyakrabban látogatott növényfajok virágai.....	142
4. ábra: A különböző viselkedéstípusokban eltöltött idők megoszlása.....	143
5. ábra: Vizsgálati terület a Leány-kúti rét.....	144
6. ábra: Hegyesd, felső vizsgálati terület 10×10 méteres rácshálóval fedve.....	144
7. ábra: 24 órás lekötés alatt termelt nektármennyiség, növényfajonként.....	145
8. ábra: A virágokban található pillanatnyi nektármennyiség, növényfajonként.....	145
9. ábra: Nektárok cukortartalma, növényfajonként.....	146
10. ábra: Nektárok cukortartalma, „standing crop” mintavétellel, növényfajonként.....	146
11. ábra: A viráglátogatás arányát magyarázó változók a véletlen erdők („random forest”) által meghatározott fontossági sorrendben.....	147
12. ábra: Egyedi viráglátogatási mintázat azon 48 egyed esetén, ahol nyolc megfigyelésnél kevesebbel rendelkezünk.....	148
13. ábra: Nektárnövény- és lepke gyakoriságok térbeli változása a repülési időszak alatt.	149
A kis Apolló-lepke élőhelyeinek kezelésével kapcsolatos kitekintés.....	150



1. Táblázat: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok. Az „NA”-k a hiányzó adatokat jelölik. A táblázatot tördeltük, a rövid hivatkozások és az oszlopnevek minden oldalon szerepelnek. Megjegyzés: Miller-Struttman et al. (2015) vizsgálata két eltérő mintavételen alapult. Az irodalomlistát lásd alább.

hivatkozások	vizsgálatok céljai	vizsgált területek száma	vizsgált területek mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi egység							
				típus	alak	mintavételi egység száma területenként és alkalmanként	terület [m <sup>2</sup> ]	hossz [m]	szélesség [m]	hossz:szélesség arány	sugár, ha kör alakú [m]
Akeboshi et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	11	3215,0	transzekt	téglalap	1,0	387,5	77,5	5,0	15,5	NA
Alanen et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	24	2500,0	kvadrát	négyzet	1,0	2500,0	50,0	50,0	1,0	NA
Alarcón et al., 2008	virág preferencia	3	1000,0	teljes terület	NA	1,0	1000,0	NA	NA	NA	NA
Auckland et al., 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	450000,0	kvadrát	NA	337,5	0,5	NA	NA	NA	NA
Bäckman & Tiainen, 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	20	NA	transzekt	téglalap	11,2	252,7	126,3	2,0	63,2	NA
Bagella et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	7065000,0	kvadrát	kör	200,0	3,1	NA	NA	NA	1,0
Balfour et al., 2015	virág preferencia	12	NA	kvadrát	négyzet	130,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Bates et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	24	NA	kvadrát	kör	1,0	1962,5	NA	NA	NA	25,0
Baz, 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	NA	kvadrát	négyzet	2,0	3,0	1,7	1,7	1,0	NA
Benadi et al., 2014	virág preferencia	6	NA	kvadrát	NA	25,0	2,0	NA	NA	NA	NA
Bennett et al., 2014	virág preferencia	1	500000,0	kvadrát	négyzet	100,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Blauw & Isaacs, 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	25	28,8	kvadrát	NA	3,0	0,1	NA	NA	NA	NA
Bosch et al., 1997	virág preferencia	1	2000,0	transzekt	téglalap	3,0	50,0	25,0	2,0	12,5	NA
Bosch et al., 2009	egyéb	1	NA	transzekt	téglalap	6,0	50,0	50,0	1,0	50,0	NA
Brittain et al., 2010	beporzó populáció méret vagy diverzitás	12	70000,0	kvadrát	NA	5,0	0,5	NA	NA	NA	NA
Carreck & Williams, 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	4	284,0	kvadrát	NA	4,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Carvell et al., 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	5	432,0	teljes terület	NA	1,0	432,0	NA	NA	NA	NA
Carvell et al., 2007	beporzó populáció méret vagy diverzitás	6	300,0	teljes terület	NA	1,0	300,0	NA	NA	NA	NA
Carvell, 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	6	666666,7	kvadrát	négyzet	10,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Celik, 2012	virág preferencia	1	87000,0	teljes terület	NA	1,0	87000,0	NA	NA	NA	NA
Cole et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	26	NA	transzekt	téglalap	1,0	400,0	100,0	4,0	25,0	NA
Cowgill et al., 1993	virág preferencia	1	250000,0	kvadrát	NA	50,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Crowther et al., 2014	virág preferencia	42	400,0	kvadrát	négyzet	75,0	0,2	0,4	0,4	1,0	NA
Cusser & Goodell, 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	48	314,0	kvadrát	NA	12,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Dalmazzo & Vossler, 2015	virág preferencia	1	125600,0	transzekt	NA	3,0	NA	NA	NA	NA	NA
Davis et al., 2007	beporzó populáció méret vagy diverzitás	20	40000,0	transzekt	téglalap	2,0	500,0	100,0	5,0	20,0	NA
Davis et al., 2012	virág preferencia	6	NA	transzekt	téglalap	5,0	200,0	100,0	2,0	50,0	NA
Dennis, 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	500000,0	transzekt	téglalap	18,0	869,4	173,9	5,0	34,8	NA
Devoto et al., 2013	virág preferencia	30	10000,0	kvadrát	négyzet	8,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Dramstad & Fry, 1995	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	2000000,0	transzekt	téglalap	1,0	150,0	75,0	2,0	37,5	NA
Dupont et al., 2003	virág preferencia	1	120000,0	teljes terület	NA	1,0	120000,0	NA	NA	NA	NA
Ebeling et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	52	400,0	kvadrát	négyzet	1,0	0,6	0,8	0,8	1,0	NA
Egan et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	60	9,4	kvadrát	négyzet	1,0	9,4	3,8	2,5	1,5	NA
Elliott, 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	6	5000,0	kvadrát	téglalap	16,0	6,3	25,0	0,3	100,0	NA
Ezzeddine & Matter, 2008	virág preferencia	17	NA	transzekt	téglalap	NA	20,0	10,0	2,0	5,0	NA
Fartmann et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	37	500,0	kvadrát	négyzet	1,0	9,0	3,0	3,0	1,0	NA
Fayt et al., 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	22	NA	kvadrát	NA	1,0	500,0	NA	NA	NA	NA
Feber et al., 1996	beporzó populáció méret vagy diverzitás	10	NA	transzekt	téglalap	6,0	75,0	50,0	1,5	33,3	NA
Fleishman, 2005	beporzó populáció méret vagy diverzitás	85	NA	transzekt	vonat	2,5	NA	10,0	NA	NA	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	leszámlált váitozó		nektár és/vagy pollen becslés	mintavételi időköz [nap]	vizsgálat hossza [év]	vizsgált beporzók száma	teljes mintavételezett terület mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi terület mintavétel által borított százalékos aránya
	típus	becslés felbontása						
Akeboshi et al., 2015	virág	direkt számlálás	-	7	1	1	4262,5	12,05
Alanen et al., 2011	zöld borítás	kategóriás becslés	-	30	6	63	60000,0	100,00
Alarcón et al., 2008	virágzó tő	direkt számlálás	-	9	2	1	3000,0	100,00
Auckland et al., 2004	virágzat	kategóriás becslés	-	90	3	1	169,0	0,04
Bäckman & Tiainen, 2002	virág borítás	kategóriás becslés	-	365	1	15	55589,6	NA
Bagella et al., 2013	zöld borítás	kategóriás becslés	-	17	1	1	628,0	0,01
Balfour et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	NA	2	NA	1560,0	NA
Bates et al., 2011	virág egység	direkt számlálás	-	60	1	109	47100,0	NA
Baz, 2002	virágzat	direkt számlálás	-	3	4	1	6,0	NA
Benadi et al., 2014	virág egység	direkt számlálás	-	7	1	444	300,0	NA
Bennett et al., 2014	virágzó tő	direkt számlálás	-	14	1	44	400,0	0,08
Blaauw & Isaacs, 2014	virág egység	direkt számlálás	-	60	1	NA	7,5	1,03
Bosch et al., 1997	virág egység	direkt számlálás	+	7	1	NA	150,0	7,50
Bosch et al., 2009	virág	direkt számlálás	-	4	1	122	300,0	NA
Brittain et al., 2010	virág egység	direkt számlálás	-	30	1	35	30,0	0,00
Carreck & Williams, 2002	virág egység	direkt számlálás	-	7	2	39	16,0	1,41
Carvell et al., 2004	virág egység	kategóriás becslés	-	3	2	6	2160,0	100,00
Carvell et al., 2007	virág egység	kategóriás becslés	-	14	3	12	1800,0	100,00
Carvell, 2002	virág egység	direkt számlálás	-	7	1	11	240,0	0,01
Celik, 2012	NA	NA	-	365	1	1	87000,0	100,00
Cole et al., 2015	virágzó tő	kategóriás becslés	-	15	2	18	10400,0	NA
Cowgill et al., 1993	virág egység	direkt számlálás	-	7	1	NA	50,0	0,02
Crowther et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	15	1	5	504,0	3,00
Cusser & Goodell, 2013	virág egység	direkt számlálás	-	23	1	103	576,0	3,82
Dalmazzo & Vossler, 2015	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	1	NA	NA
Davis et al., 2007	virágzó tő	direkt számlálás	-	30	2	27	20000,0	2,50
Davis et al., 2012	zöld borítás	kategóriás becslés	-	365	1	1	6000,0	NA
Dennis, 2004	NA	NA	-	NA	1	2	15649,9	3,13
Devoto et al., 2013	virág egység	direkt számlálás	-	24	3	8	60,0	0,02
Dramstad & Fry, 1995	virág egység	direkt számlálás	-	9	1	8	150,0	0,01
Dupont et al., 2003	virágzó tő	kategóriás becslés	-	1	1	35	120000,0	100,00
Ebeling et al., 2011	virág borítás	kategóriás becslés	-	35	2	34	33,3	0,16
Egan et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	49	2	NA	562,5	100,00
Elliott, 2009	virágzat	direkt számlálás	+	7	1	12	600,0	2,00
Ezzeddine & Matter, 2008	virág	direkt számlálás	-	30	4	7	NA	NA
Fartmann et al., 2013	virágzat	direkt számlálás	-	365	1	36	333,0	1,80
Fayt et al., 2006	zöld borítás	kategóriás becslés	-	NA	2	136	11000,0	NA
Feber et al., 1996	virág	kategóriás becslés	-	30	1	15	4500,0	NA
Fleishman, 2005	zöld borítás	kategóriás becslés	+	90	3	48	NA	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	vizsgálatok céljai	vizsgált területek száma	vizsgált területek mérete [m2]	mintavételi egység							
				típus	alak	mintavételi egység száma területenként és alkalmanként	terület [m2]	hossz [m]	szélesség [m]	hossz:szélesség arány	sugár, ha kör alakú [m]
Forup & Memmott, 2005	mindkettő	19	NA	kvadrát	NA	6,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Fründ et al., 2010	mindkettő	27	31250,0	kvadrát	NA	8,0	2,0	NA	NA	NA	NA
García & Miñarro, 2014	virág preferencia	9	12500,0	kvadrát	kör	20,0	3,1	NA	NA	NA	1,0
Gottlieb et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	8	2500,0	kvadrát	NA	50,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Goulson & Darvill, 2004	virág preferencia	35	31400,0	teljes terület	NA	1,0	31400,0	NA	NA	NA	NA
Goulson et al., 2005	virág preferencia	172	31400,0	kvadrát	kör	1,0	31400,0	NA	NA	NA	100,0
Grundel & Jean, 2010	beporzó populáció méret vagy diverzitás	25	NA	kvadrát	kör	9,0	78,5	NA	NA	NA	5,0
Gutiérrez & Wilson, 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	40	2500,0	kvadrát	négyzet	20,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Haaland & Bersier, 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	36	5169,4	transzekt	téglalap	1,0	1135,8	189,3	6,0	31,6	NA
Haaland & Gyllin, 2010	beporzó populáció méret vagy diverzitás	4	NA	transzekt	NA	5,0	NA	NA	NA	NA	NA
Haenke et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	28	NA	kvadrát	kör	70,0	0,8	NA	NA	NA	0,5
Hanley & Wilkins, 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	60	NA	transzekt	téglalap	1,0	200,0	100,0	2,0	50,0	NA
Hanley et al., 2014	virág preferencia	1	2000,0	transzekt	téglalap	1,0	2000,0	1000,0	2,0	500,0	NA
Hannon & Sisk, 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	71	NA	transzekt	téglalap	4,0	20,0	10,0	2,0	5,0	NA
Harmon-Threatt & Kremen, 2015	virág preferencia	5	10000,0	kvadrát	NA	1,0	50,0	NA	NA	NA	NA
Haslett, 1989	virág preferencia	3	7875,0	kvadrát	NA	7,3	NA	NA	NA	NA	NA
Hatfield & Lebuhn, 2007	beporzó populáció méret vagy diverzitás	20	392500,0	kvadrát	téglalap	13,0	5,0	20,0	0,3	80,0	NA
Heard et al., 2007	beporzó populáció méret vagy diverzitás	32	5833,3	transzekt	téglalap	1,0	20,0	20,0	1,0	20,0	NA
Hegland & Boeke, 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	2500,0	kvadrát	négyzet	20,0	2,3	1,5	1,5	1,0	NA
Hegland & Totland, 2005	virág preferencia	1	2500,0	kvadrát	négyzet	20,0	2,3	1,5	1,5	1,0	NA
Hennig & Ghazoul, 2011	virág preferencia	89	NA	kvadrát	négyzet	1,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Hines & Hendrix, 2005	beporzó populáció méret vagy diverzitás	8	29137,5	kvadrát	NA	200,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Holland et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	28	100000,0	transzekt	téglalap	1,0	100,0	100,0	1,0	100,0	NA
Holzschuh et al., 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	42	NA	transzekt	téglalap	2,0	100,0	100,0	1,0	100,0	NA
Holzschuh et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	67	17000,0	kvadrát	NA	1,0	1000,0	NA	NA	NA	NA
Hougardy & Grégoire, 2000	virág preferencia	5	NA	teljes terület	NA	1,0	NA	NA	NA	NA	NA
Inoue et al., 2008	virág preferencia	1	7500000,0	transzekt	téglalap	1,0	6690,0	2230,0	3,0	743,3	NA
Jauker et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	32	9986,0	transzekt	téglalap	7,6	62,8	15,7	4,0	3,9	NA
Jennersten, 1984	virág preferencia	1	NA	kvadrát	négyzet	10,0	25,0	5,0	5,0	1,0	NA
Jha & Kremen, 2012	virág preferencia	8	NA	kvadrát	négyzet	12,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Jha et al., 2013	virág preferencia	8	12560000,0	kvadrát	négyzet	108,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Junker et al., 2013	virág preferencia	1	2592,0	kvadrát	négyzet	32,0	81,0	9,0	9,0	1,0	NA
Kalarus & Nowicki, 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	53	NA	kvadrát	kör	4,2	7,1	NA	NA	NA	1,5
Kells et al., 2001	beporzó populáció méret vagy diverzitás	5	NA	transzekt	téglalap	1,0	25,0	50,0	0,5	100,0	NA
Kleijn & van Langevelde, 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	16	1500,0	transzekt	téglalap	30,0	50,0	50,0	2,0	25,0	NA
Kobayashi-Kidokoro & Higashi, 2010	virág preferencia	1	NA	kvadrát	téglalap	1,0	5000,0	100,0	50,0	2,0	NA
Kovács-Hostyánszki et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	35	NA	transzekt	téglalap	1,0	100,0	200,0	0,5	400,0	NA
Kratochwil et al., 2009	virág preferencia	45	424000,0	kvadrát	kör	1,0	201,0	NA	NA	NA	8,0
Kubo et al., 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	60000,0	kvadrát	négyzet	10,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Kwaiser & Hendrix, 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	9	5000,0	transzekt	téglalap	1,0	500,0	100,0	5,0	20,0	NA
Lack, 1982	virág preferencia	1	360000,0	kvadrát	NA	NA	520,0	NA	NA	NA	NA
Lázaro et al., 2008	virág preferencia	3	NA	kvadrát	négyzet	26,7	1,4	1,2	1,2	1,0	NA
Lowenstein et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	25	NA	transzekt	téglalap	1,0	900,0	150,0	6,0	25,0	NA
Lowenstein et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	30	136,8	teljes terület	NA	1,0	136,8	NA	NA	NA	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	leszámlált változó		nektár és/vagy pollen becslés	mintavételi időköz [nap]	vizsgálat hossza [év]	vizsgált beporzók száma	teljes mintavételezett terület mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi terület mintavétel által borított százalékos aránya
	típus	becslés felbontása						
Forup & Memmott, 2005	virág	kategóriás becslés	-	21	2	6	114,0	NA
Fründ et al., 2010	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	131	432,0	0,05
García & Miñarro, 2014	virág	direkt számlálás	-	15	1	NA	565,2	0,50
Gotlieb et al., 2011	virág egység	direkt számlálás	-	21	2	81	400,0	2,00
Goulson & Darvill, 2004	virág	kategóriás becslés	-	365	1	13	1099000,0	100,00
Goulson et al., 2005	virágzat	kategóriás becslés	-	365	1	19	5400800,0	100,00
Grundel & Jean, 2010	virágzó tő	direkt számlálás	-	25	2	170	17662,5	NA
Gutiérrez & Wilson, 2014	virág borítás	kategóriás becslés	-	365	2	1	200,0	0,20
Haaland & Bersier, 2011	virág	kategóriás becslés	-	30	1	25	40889,9	21,97
Haaland & Gyllin, 2010	virág	kategóriás becslés	-	18	1	26	NA	NA
Haenke et al., 2009	virág	direkt számlálás	-	12	1	20	1470,0	NA
Hanley & Wilkins, 2015	virágzat	kategóriás becslés	-	365	1	6	12000,0	NA
Hanley et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	4	1	5	2000,0	100,00
Hannon & Sisk, 2009	virág	kategóriás becslés	-	28	2	107	5680,0	NA
Harmon-Threatt & Kremen, 2015	virág	direkt számlálás	+	365	1	1	250,0	0,50
Haslett, 1989	virág borítás	direkt számlálás	-	18	1	6	NA	NA
Hatfield & Lebuhn, 2007	virág	direkt számlálás	-	11	2	13	1300,0	0,02
Heard et al., 2007	virág egység	kategóriás becslés	-	30	1	13	640,0	0,34
Hegland & Boeke, 2006	virágzat	direkt számlálás	-	NA	1	NA	45,0	1,80
Hegland & Totland, 2005	virág egység	direkt számlálás	-	5	1	NA	45,0	1,80
Hennig & Ghazoul, 2011	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	70	356,0	NA
Hines & Hendrix, 2005	virágzó tő	direkt számlálás	-	33	1	8	1600,0	0,69
Holland et al., 2015	virág	NA	-	NA	3	NA	2800,0	0,01
Holzschuh et al., 2008	virág borítás	kategóriás becslés	-	23	1	40	8400,0	NA
Holzschuh et al., 2013	virág borítás	kategóriás becslés	-	365	1	1	67000,0	5,88
Hougardy & Grégoire, 2000	NA	kategóriás becslés	-	365	1	1	NA	NA
Inoue et al., 2008	virág egység	direkt számlálás	-	30	3	7	6690,0	0,09
Jauker et al., 2013	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	109	16076,8	5,03
Jennersten, 1984	virágzó tő	direkt számlálás	-	14	4	46	250,0	NA
Jha & Kremen, 2012	virág borítás	kategóriás becslés	-	NA	NA	1	96,0	NA
Jha et al., 2013	virágzat	direkt számlálás	-	365	1	1	864,0	0,00
Junker et al., 2013	virágzó tő	direkt számlálás	+	13	1	250	2592,0	100,00
Kalarus & Nowicki, 2015	zöld borítás	kategóriás becslés	-	365	1	1	1554,3	NA
Kells et al., 2001	virág egység	direkt számlálás	-	9	1	7	125,0	NA
Kleijn & van Langevelde, 2006	virágzat	direkt számlálás	-	30	1	45	24000,0	100,00
Kobayashi-Kidokoro & Higashi, 2010	virág	direkt számlálás	+	7	1	1	5000,0	NA
Kovács-Hostyánszki et al., 2013	virág	direkt számlálás	-	15	1	62	3500,0	NA
Kratochwil et al., 2009	zöld borítás	kategóriás becslés	-	7	2	65	9043,2	0,05
Kubo et al., 2008	virág egység	direkt számlálás	-	14	2	46	10,0	0,02
Kwaiser & Hendrix, 2008	virágzó tő	direkt számlálás	-	30	1	56	4500,0	10,00
Lack, 1982	virág egység	direkt számlálás	-	7	1	NA	NA	NA
Lázaro et al., 2008	virág egység	direkt számlálás	-	1	1	NA	110,2	NA
Lowenstein et al., 2014	virágzat	direkt számlálás	-	14	1	37	22500,0	NA
Lowenstein et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	20	4110,0	100,00

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	vizsgálatok céljai	vizsgált területek száma	vizsgált területek mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi egység							
				típus	alak	mintavételi egység száma területenként és alkalmanként	terület [m <sup>2</sup> ]	hossz [m]	szélesség [m]	hossz:szélesség arány	sugár, ha kör alakú [m]
Lowenstein et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	25	NA	transzekt	téglalap	1,0	900,0	150,0	6,0	25,0	NA
Lowenstein et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	30	136,8	teljes terület	NA	1,0	136,8	NA	NA	NA	NA
Lye et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	6	NA	transzekt	téglalap	6,0	600,0	100,0	6,0	16,7	NA
Mänd et al., 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	6	NA	kvadrát	NA	80,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Mandelik et al., 2012	virág preferencia	18	10000,0	transzekt	vonallal	2,3	NA	44,3	NA	NA	NA
Martínez-Uña et al., 2013	virág preferencia	1	NA	kvadrát	négyzet	1,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Matteson et al., 2012	beporzó populáció méret vagy diverzitás	5	NA	transzekt	téglalap	19,4	900,0	150,0	6,0	25,0	NA
McCracken et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	48	NA	kvadrát	négyzet	10,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Menz et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	125000,0	kvadrát	négyzet	20,0	100,0	10,0	10,0	1,0	NA
Mesa et al., 2012	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	NA	kvadrát	NA	15,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Meyer et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	32	9985,5	transzekt	téglalap	1,0	NA	NA	4,0	NA	NA
Miller-Struttman et al., 2015, adat: Ebert-May, 1971	egyéb	1	NA	kvadrát	téglalap	300,0	0,1	1,0	0,1	10,0	NA
Miller-Struttman et al., 2015, adat: Kevan, 1977-1980	egyéb	1	NA	kvadrát	téglalap	23,0	20,0	10,0	2,0	5,0	NA
Morandin & Kremen, 2012	mindkettő	8	NA	kvadrát	NA	50,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Moranz et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	4	270000,0	transzekt	téglalap	1,0	2648,0	662,0	4,0	165,5	NA
Myers et al., 2012	beporzó populáció méret vagy diverzitás	48	4300,0	kvadrát	NA	20,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Neumayer & Spaethe, 2006	virág preferencia	3	NA	kvadrát	négyzet	20,0	0,1	0,3	0,3	1,0	NA
Ochoa-Hueso et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	17	1000,0	transzekt	téglalap	4,0	250,0	50,0	5,0	10,0	NA
Osborne et al., 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	7	196250,0	kvadrát	NA	NA	40,0	NA	NA	NA	NA
Osgathorpe et al., 2012	beporzó populáció méret vagy diverzitás	10	1602,6	kvadrát	négyzet	200,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Ouin et al., 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	28	NA	kvadrát	NA	1,0	4,0	NA	NA	NA	NA
Öckinger & Smith, 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	48	80000,0	kvadrát	négyzet	12,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Paini & Roberts, 2005	beporzó populáció méret vagy diverzitás	14	NA	transzekt	téglalap	1,0	25,0	50,0	0,5	100,0	NA
Pardee & Philpott, 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	16	135,3	kvadrát	négyzet	1,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Persson & Smith, 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	10	28260000,0	kvadrát	négyzet	120,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Petanidou et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	NA	kvadrát	NA	4,0	10,5	NA	NA	NA	NA
Pocewicz et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	16	NA	kvadrát	négyzet	24,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Potts et al., 2003	beporzó populáció méret vagy diverzitás	21	10000,0	transzekt	téglalap	1,0	20,0	50,0	0,4	125,0	NA
Potts et al., 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	21	NA	kvadrát	téglalap	1,0	20,0	50,0	0,4	125,0	NA
Potts et al., 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	18	10000,0	transzekt	téglalap	1,0	20,0	50,0	0,4	125,0	NA
Potts et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	108	500,0	kvadrát	kör	10,0	0,1	NA	NA	NA	0,2
Power & Stout, 2011	mindkettő	20	NA	kvadrát	NA	120,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Pöyry et al., 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	33	5500,0	kvadrát	négyzet	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Pöyry et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	48	2500,0	kvadrát	NA	15,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Putra & Nakamura, 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	5000,0	transzekt	NA	37,0	NA	5,0	NA	NA	NA
Pywell et al., 2005	beporzó populáció méret vagy diverzitás	120	NA	transzekt	téglalap	1,0	600,0	100,0	6,0	16,7	NA
Pywell et al., 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	151	NA	transzekt	téglalap	1,0	600,0	100,0	6,0	16,7	NA
Pywell et al., 2011	mindkettő	8	150,0	kvadrát	négyzet	4,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Ranta & Tiainen, 1982	beporzó populáció méret vagy diverzitás	7	24285,7	kvadrát	NA	20,0	0,3	NA	NA	NA	NA
Redpath et al., 2010	beporzó populáció méret vagy diverzitás	31	621,9	kvadrát	négyzet	NA	0,3	0,5	0,5	1,0	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	leszámlált változó		nektár és/vagy pollen becslés	mintavételi időköz [nap]	vizsgálat hossza [év]	vizsgált beporzók száma	teljes mintavételezett terület mérete [m2]	mintavételi terület mintavétel által borított százalékos aránya
	típus	becslés felbontása						
Lowenstein et al., 2014	virágzat	direkt számlálás	-	14	1	37	22500,0	NA
Lowenstein et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	20	4110,0	100,00
Lye et al., 2009	virágzat	direkt számlálás	-	7	1	6	21600,0	NA
Mänd et al., 2002	virág egység	direkt számlálás	-	365	3	15	480,0	NA
Mandelik et al., 2012	virág	direkt számlálás	-	32	1	93	NA	NA
Martínez-Uña et al., 2013	virág egység	kategóriás becslés	-	7	3	3	0,3	NA
Matteson et al., 2012	virág borítás	kategóriás becslés	-	365	2	76	85500,0	NA
McCracken et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	30	3	14	480,0	NA
Menz et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	28	2000,0	1,60
Mesa et al., 2012	virágzó tő	direkt számlálás	-	7	1	18	15,0	NA
Meyer et al., 2009	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	75	NA	NA
Miller-Struttmann et al., 2015, adat: Ebert-May, 1971	zöld borítás	kategóriás becslés	-	NA	2	2	30,0	NA
Miller-Struttmann et al., 2015, adat: Kevan, 1977-1980	virág egység	direkt számlálás	-	7	6	2	460,0	NA
Morandin & Kremen, 2012	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	30	400,0	NA
Moranz et al., 2014	virágzó tő	direkt számlálás	-	23	2	NA	10592,0	0,98
Myers et al., 2012	virágzat	direkt számlálás	-	30	1	31	960,0	0,47
Neumayer & Spaethe, 2006	virág egység	direkt számlálás	+	23	1	38	5,4	NA
Ochoa-Hueso et al., 2014	virág borítás	kategóriás becslés	-	4	1	73	17000,0	100,00
Osborne et al., 2008	virág egység	kategóriás becslés	-	30	1	1	NA	NA
Osgathorpe et al., 2012	virágzat	direkt számlálás	-	30	2	5	500,0	3,12
Quin et al., 2004	virág borítás	kategóriás becslés	-	25	1	1	112,0	NA
Öckinger & Smith, 2006	virágzó tövek frekvenciája	direkt számlálás	-	50	1	45	144,0	0,00
Paini & Roberts, 2005	virágzó tő	direkt számlálás	-	25	2	1	350,0	NA
Pardee & Philpott, 2014	virág	direkt számlálás	-	30	1	66	64,0	2,96
Persson & Smith, 2013	virág egység	direkt számlálás	-	17	1	12	300,0	0,00
Petanidou et al., 2014	virág egység	direkt számlálás	-	13	5	665	42,0	NA
Pocewicz et al., 2009	zöld borítás	kategóriás becslés	-	365	2	4	1536,0	NA
Potts et al., 2003	virág	direkt számlálás	+	18	2	51	420,0	0,20
Potts et al., 2004	amount of nectar	direkt számlálás	+	13	2	NA	420,0	NA
Potts et al., 2006	virág	direkt számlálás	+	30	1	130	360,0	0,20
Potts et al., 2009	virág egység	direkt számlálás	+	90	4	27	75,6	0,14
Power & Stout, 2011	virág egység	direkt számlálás	-	30	1	33	2400,0	NA
Pöyry et al., 2004	virág borítás	kategóriás becslés	-	40	2	96	33,0	0,02
Pöyry et al., 2009	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	51	720,0	0,60
Putra & Nakamura, 2009	virág	direkt számlálás	-	5	1	35	NA	NA
Pywell et al., 2005	virág	kategóriás becslés	-	30	1	7	72000,0	NA
Pywell et al., 2006	virág	kategóriás becslés	-	30	1	14	90600,0	NA
Pywell et al., 2011	virág	direkt számlálás	-	16	2	20	8,0	0,67
Ranta & Tiainen, 1982	virágzó tő	direkt számlálás	-	7	1	10	35,0	0,02
Redpath et al., 2010	virágzat	direkt számlálás	-	30	1	6	NA	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	vizsgálatok céljai	vizsgált területek száma	vizsgált területek mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi egység							
				típus	alak	mintavételi egység száma területenként és alkalmanként	terület [m <sup>2</sup> ]	hossz [m]	szélesség [m]	hossz:szélesség arány	sugár, ha kör alakú [m]
Redpath-Downing et al., 2013	beporzó populáció méret vagy diverzitás	25	125,0	kvadrát	négyszet	6,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Rich et al., 2015	egyéb	2	NA	kvadrát	NA	25,5	NA	NA	NA	NA	NA
Rotenberry, 1990	beporzó populáció méret vagy diverzitás	1	20000,0	kvadrát	NA	50,0	4,0	NA	NA	NA	NA
Rundlöf et al., 2008a	beporzó populáció méret vagy diverzitás	16	3140000,0	kvadrát	négyszet	10,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Rundlöf et al., 2008b	beporzó populáció méret vagy diverzitás	24	NA	kvadrát	négyszet	15,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Rundlöf et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	24	12560000,0	transzekt	téglalap	3,0	100,0	100,0	1,0	100,0	NA
Rusterholz & Erhardt, 2000	virág preferencia	2	NA	kvadrát	négyszet	3,0	100,0	10,0	10,0	1,0	NA
Saifuddin & Jha, 2014	virág preferencia	40	196250,0	kvadrát	négyszet	12,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Sárospataki et al., 2009	beporzó populáció méret vagy diverzitás	42	785000,0	kvadrát	téglalap	20,0	5,0	5,0	1,0	5,0	NA
Schultz & Dlugosch, 1999	beporzó populáció méret vagy diverzitás	4	8640,0	transzekt	téglalap	20,0	3,0	12,0	0,3	48,0	NA
Severns et al., 2006	virág preferencia	3	20000,0	kvadrát	NA	5,0	5,0	NA	NA	NA	NA
Shepherd & Debinski, 2005	beporzó populáció méret vagy diverzitás	36	156900,0	kvadrát	négyszet	12,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Smith et al., 2002	beporzó populáció méret vagy diverzitás	62	6000,0	pont mintázás	pont	100,0	NA	NA	NA	NA	NA
Stang et al., 2006	virág preferencia	10	200,0	kvadrát	NA	1,0	200,0	NA	NA	NA	NA
Stefanescu, 1997	virág preferencia	3	NA	transzekt	NA	1,0	NA	NA	NA	NA	NA
Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2000	virág preferencia	15	43000,0	kvadrát	NA	1,0	49,0	NA	NA	NA	NA
Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2001	beporzó populáció méret vagy diverzitás	28	6000,0	kvadrát	NA	1,0	49,0	NA	NA	NA	NA
Tadey, 2015	mindkettő	7	12500000,0	kvadrát	kör	9,0	28,3	NA	NA	NA	3,0
Taylor & Catling, 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	2	40000,0	kvadrát	NA	30,0	1,0	NA	NA	NA	NA
Tepedino & Stanton, 1981	beporzó populáció méret vagy diverzitás	2	13000,0	kvadrát	négyszet	146,0	1,0	1,0	1,0	1,0	NA
Threlfall et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	130	600,0	kvadrát	téglalap	1,0	600,0	30,0	20,0	1,5	NA
Torné-Noguera et al., 2014	mindkettő	21	1600,0	transzekt	téglalap	2,0	40,0	40,0	1,0	40,0	NA
Tur et al., 2014	virág preferencia	2	NA	transzekt	NA	6,0	NA	NA	NA	NA	NA
van Halder et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	68	81684,0	transzekt	téglalap	4,0	250,0	50,0	5,0	10,0	NA
Vulliamy et al., 2006	beporzó populáció méret vagy diverzitás	30	10000,0	transzekt	téglalap	1,0	20,0	50,0	0,4	125,0	NA
Wallisdevries et al., 2012	beporzó populáció méret vagy diverzitás	216	NA	transzekt	téglalap	20,0	250,0	50,0	5,0	10,0	NA
Waltz & Covington, 2004	beporzó populáció méret vagy diverzitás	40	NA	kvadrát	NA	41,3	1,0	NA	NA	NA	NA
Warren, 1985	virág preferencia	2	NA	transzekt	téglalap	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Weiner et al., 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	40	NA	transzekt	téglalap	1,0	999,0	333,0	3,0	111,0	NA
Wilkerson et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	54	8,0	kvadrát	téglalap	1,0	8,0	8,0	1,0	8,0	NA
Williams & Kremen, 2007	beporzó populáció méret vagy diverzitás	30	NA	kvadrát	NA	1,0	31400,0	NA	NA	NA	100,0
Williams, 2011	beporzó populáció méret vagy diverzitás	5	10000,0	kvadrát	téglalap	60,0	1,0	4,0	0,3	NA	NA
Williams et al., 2011	mindkettő	21	18000,0	kvadrát	NA	23,0	2,6	NA	NA	16,0	NA
Wolf & Moritz, 2008	egyéb	1	310000,0	transzekt	téglalap	1,0	310000,0	3100,0	100,0	31,0	NA
Wood et al., 2015	beporzó populáció méret vagy diverzitás	18	2064450,0	transzekt	téglalap	1,0	6000,0	3000,0	2,0	1500,0	NA
Woodcock et al., 2014	beporzó populáció méret vagy diverzitás	96	875,0	kvadrát	négyszet	6,0	0,3	0,5	0,5	1,0	NA
Xie et al., 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	95	200,0	kvadrát	négyszet	2,0	4,0	2,0	2,0	1,0	NA
Yoshihara et al., 2008	beporzó populáció méret vagy diverzitás	9	250000,0	transzekt	téglalap	1,0	600,0	200,0	3,0	66,7	NA

1. Táblázat folytatása: A 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokból kigyűjtött adatok.

hivatkozások	leszámlált változó		nektár és/vagy pollen becslés	mintavételi időköz [nap]	vizsgálat hossza [év]	vizsgált beporzók száma	teljes mintavételezett terület mérete [m <sup>2</sup> ]	mintavételi terület mintavétel által borított százalékos aránya
	típus	becslés felbontása						
Redpath-Downing et al., 2013	virágzat	direkt számlálás	-	30	3	6	37,5	1,20
Rich et al., 2015	zöld borítás	kategóriás becslés	-	365	1	102	NA	NA
Rotenberry, 1990	virág egység	direkt számlálás	-	4	3	250	200,0	1,00
Rundlöf et al., 2008a	virágzó tövek frekvenciája	direkt számlálás	-	365	2	NA	40,0	0,00
Rundlöf et al., 2008b	virágzó tövek frekvenciája	direkt számlálás	-	52	2	11	90,0	NA
Rundlöf et al., 2014	virág egység	direkt számlálás	-	365	1	12	7200,0	0,00
Rusterholz & Erhardt, 2000	virágzó tő	direkt számlálás	+	7	3	1	600,0	NA
Saifuddin & Jha, 2014	virágzat	direkt számlálás	-	365	1	1	480,0	0,01
Sáropataki et al., 2009	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	124	4200,0	0,01
Schultz & Dlugosch, 1999	virágzó tő	direkt számlálás	+	9	1	1	240,0	0,69
Severns et al., 2006	zöld borítás	kategóriás becslés	-	NA	1	1	75,0	0,13
Shepherd & Debinski, 2005	virágzó tő	direkt számlálás	-	40	1	37	108,0	0,00
Smith et al., 2002	virágzó tő	direkt számlálás	-	52	2	1	NA	NA
Stang et al., 2006	virágzó tő	direkt számlálás	+	365	1	111	2000,0	100,00
Stefanescu, 1997	virág	kategóriás becslés	-	30	9	1	NA	NA
Steffan-Dewenter & Tschamtkke, 2000	virág borítás	kategóriás becslés	-	30	1	99	735,0	0,11
Steffan-Dewenter & Tschamtkke, 2001	virág borítás	kategóriás becslés	-	24	1	129	1372,0	0,82
Tadey, 2015	virág borítás	kategóriás becslés	-	365	2	NA	1780,4	0,00
Taylor & Catling, 2011	zöld borítás	kategóriás becslés	-	365	1	69	60,0	0,08
Tepedino & Stanton, 1981	virág egység	direkt számlálás	-	7	2	200	292,0	1,12
Threlfall et al., 2015	virágzó tő	direkt számlálás	-	NA	1	19	78000,0	100,00
Torné-Noguera et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	30	1	98	1680,0	5,00
Tur et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	14	1	73	NA	NA
van Halder et al., 2011	virág	kategóriás becslés	-	28	1	47	68000,0	1,22
Vulliamy et al., 2006	virág	direkt számlálás	-	25	1	97	600,0	0,20
Wallisdevries et al., 2012	virág	kategóriás becslés	-	30	4	53	1080000,0	NA
Waltz & Covington, 2004	virágzó tő	direkt számlálás	-	30	4	37	1640,0	NA
Warren, 1985	virág	kategóriás becslés	-	60	1	20	NA	NA
Weiner et al., 2011	virág egység	kategóriás becslés	-	365	1	586	39960,0	NA
Wilkerson et al., 2014	virág	direkt számlálás	-	40	3	NA	432,0	100,00
Williams & Kremen, 2007	virág egység	kategóriás becslés	-	3	1	1	942000,0	NA
Williams, 2011	virág egység	direkt számlálás	-	42	1	124	1255,8	0,33
Williams et al., 2011	virág egység	direkt számlálás	-	19	1	219	300,0	0,60
Wolf & Moritz, 2008	virág egység	direkt számlálás	-	NA	1	1	310000,0	100,00
Wood et al., 2015	virág egység	direkt számlálás	-	30	2	148	108000,0	0,29
Woodcock et al., 2014	virág egység	direkt számlálás	-	18	4	25	144,0	0,17
Xie et al., 2008	virág	kategóriás becslés	-	NA	2	15	760,0	4,00
Yoshihara et al., 2008	virág	direkt számlálás	-	30	1	41	5400,0	0,24



**Irodalomjegyzék a 3.2. fejezetben áttekintett tanulmányokhoz**

- Akeboshi, A., Takagi, S., Murakami, M., Hasegawa, M., Miyashita, T.: **A forest–grassland boundary enhances patch quality for a grassland-dwelling butterfly as revealed by dispersal processes**, *J. Insect Conserv.*, 19. 15–24, 2015.
- Alanen, E.-L., Hyvönen, T., Lindgren, S., Härmä, O., Kuussaari, M.: **Differential responses of bumblebees and diurnal Lepidoptera to vegetation succession in long-term set-aside**, *J. Appl. Ecol.*, 48. 1251–1259, 2011.
- Alarcón, R., Davidowitz, G., Bronstein, J.L.: **Nectar usage in a southern Arizona hawkmoth community**, *Ecol. Entomol.*, 33. 503–509, 2008.
- Auckland, J., Debinski, D., Clark, W.: **Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius***, *Ecol. Entomol.*, 29. 139–149, 2004.
- Bäckman, J.-P.C., Tiainen, J.: **Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*)**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 89. 53–68, 2002.
- Bagella, S., Satta, A., Floris, I., Caria, M.C., Rossetti, I., Podani, J.: **Effects of plant community composition and flowering phenology on honeybee foraging in Mediterranean sylvo-pastoral systems**, *Appl. Veg. Sci.*, 16. 689–697, 2013.
- Balfour, N.J., Fensome, K.A., Samuelson, E.E.W., Ratnieks, F.L.W.: **Following the dance: Ground survey of flowers and flower-visiting insects in a summer foraging hotspot identified via honey bee waggle dance decoding**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 213. 265–271, 2015.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D., Matthews, T.J.: **Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient.**, *PLoS One*, 6. e23459, 2011.
- Baz, A.: **Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain**, *Biol. Conserv.*, 103. 277–282, 2002.
- Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H.-J., Blüthgen, N.: **Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient.**, *J. Anim. Ecol.*, 83. 639–650, 2014.
- Bennett, J.A., Gensler, G.C., Cahill Jr., J.F.: **Small-scale bee patch use is affected equally by flower availability and local habitat configuration**, *Basic Appl. Ecol.*, 15. 260–268, 2014.
- Blaauw, B.R., Isaacs, R.: **Larger patches of diverse floral resources increase insect pollinator density, diversity, and their pollination of native wildflowers**, *Basic Appl. Ecol.*, 15. 701–711, 2014.
- Bosch, J., González, A.M.M., Rodrigo, A., Navarro, D.: **Plant-pollinator networks: adding the pollinator’s perspective**, *Ecol. Lett.*, 12. 409–419, 2009.
- Bosch, J., Retana, J., Cerdá, X.: **Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community**, *Oecologia*, 109. 583–591, 1997.
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G.: **Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination**, *Biol. Conserv.*, 143. 1860–1867, 2010.

- Carreck, N., Williams, I.: **Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures**, *J. Insect Conserv.*, 6. 13–23, 2002.
- Carvell, C.: **Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes**, *Biol. Conserv.*, 103. 33–49, 2002.
- Carvell, C., Meek, W., Pywell, R., Nowakowski, M.: **The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins**, *Biol. Conserv.*, 118. 327–339, 2004.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., Nowakowski, M.: **Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins**, *J. Appl. Ecol.*, 44. 29–40, 2007.
- Celik, T.: **Adult demography, spatial distribution and movements of *Zerynthia polyxena* (Lepidoptera: Papilionidae) in a dense network of permanent habitats**, *Eur. J. Entomol.*, 109. 217–227, 2012.
- Cole, L.J., Brocklehurst, S., Robertson, D., Harrison, W., McCracken, D.I.: **Riparian buffer strips: their role in the conservation of insect pollinators in intensive grassland systems**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 211. 207–220, 2015.
- Cowgill, S.E., Wratten, S.D., Sotherton, N.W.: **The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) on farmland**, *Ann. Appl. Biol.*, 122. 223–231, 1993.
- Crowther, L.P., Hein, P.-L., Bourke, A.F.G.: **Habitat and forage associations of a naturally colonising insect pollinator, the tree bumblebee *Bombus hypnorum***, *PLoS One*, 9. e107568, 2014.
- Cusser, S., Goodell, K.: **Diversity and distribution of floral resources influence the restoration of plant-pollinator networks on a reclaimed strip mine**, *Restor. Ecol.*, 21. 713–721, 2013.
- Dalmazzo, M., Vossler, F.G.: **Pollen host selection by a broadly polylectic halictid bee in relation to resource availability**, *Arthropod-Plant. Inte.*, 9. 253–262, 2015.
- Davis, E.S., Reid, N., Paxton, R.J.: **Quantifying forage specialisation in polyphagic insects: the polylectic and rare solitary bee, *Colletes floralis* (Hymenoptera: Colletidae)**, *Insect Conserv. Divers.*, 5. 289–297, 2012.
- Davis, J.D., Debinski, D.M., Danielson, B.J.: **Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats**, *Landsc. Ecol.*, 22. 1341–1354, 2007.
- Dennis, R.: **Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited**, *Ecol. Entomol.*, 29. 744–752, 2004.
- Devoto, M., Bailey, S., Memmott, J.: **Ecological meta-networks integrate spatial and temporal dynamics of plant-bumble bee interactions**, *Oikos*, 123. 714–720, 2013.
- Dramstad, W., Fry, G.: **Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 53. 123–135, 1995.
- Dupont, Y., Hansen, D., Olesen, J.: **Structure of a plant–flower–visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands**, *Ecography*, 3. 301–310, 2003.

- Ebeling, A., Klein, A.-M., Tschardtke, T.: **Plant–flower visitor interaction webs: temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient**, *Basic Appl. Ecol.*, 12. 300–309, 2011.
- Egan, J.F., Bohnenblust, E., Goslee, S., Mortensen, D., Tooker, J.: **Herbicide drift can affect plant and arthropod communities**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 185. 77–87, 2014.
- Elliott, S.: **Subalpine bumble bee foraging distances and densities in relation to flower availability**, *Environ. Entomol.*, 38. 748–756, 2009.
- Ezzeddine, M., Matter, S.F.: **Nectar flower use and electivity by butterflies in sub-alpine meadows**, *J. Lepid. Soc.*, 62. 138–142, 2008.
- Fartmann, T., Müller, C., Poniatowski, D.: **Effects of coppicing on butterfly communities of woodlands**, *Biol. Conserv.*, 159. 396–404, 2013.
- Fayt, P., Dufrêne, M., Branquart, E., Hastir, P., Pontégny, C., Henin, J.M., Versteirt, V.: **Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests**, *J. Insect Conserv.*, 10. 129–150, 2006.
- Feber, R., Smith, H., Macdonald, D.: **The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields**, *J. Appl. Ecol.*, 33. 1191–1205, 1996.
- Fleishman, E.: **Relationships among non-native plants, diversity of plants and butterflies, and adequacy of spatial sampling**, *Biol. J. Linn. Soc.*, 85. 157–166, 2005.
- Forup, M., Memmott, J.: **The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat**, *Ecol. Entomol.*, 30. 47–57, 2005.
- Fründ, J., Linsenmair, K.E., Blüthgen, N.: **Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity**, *Oikos*, 119. 1581–1590, 2010.
- García, R.R., Miñarro, M.: **Role of floral resources in the conservation of pollinator communities in cider-apple orchards**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 183. 118–126, 2014.
- Gotlieb, A., Hollender, Y., Mandelik, Y.: **Gardening in the desert changes bee communities and pollination network characteristics**, *Basic Appl. Ecol.*, 12. 310–320, 2011.
- Goulson, D., Darvill, B.: **Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers?**, *Apidologie*, 35. 55–63, 2004.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S., Knight, M.E.: **Causes of rarity in bumblebees**, *Biol. Conserv.*, 122. 1–8, 2005.
- Grundel, R., Jean, R.: **Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient**, *Ecol. Appl.*, 20. 1678–1692, 2010.
- Gutiérrez, D., Wilson, R.J.: **Climate conditions and resource availability drive return elevational migrations in a single-brooded insect**, *Oecologia*, 175. 861–873, 2014.
- Haaland, C., Bersier, L.-F.: **What can sown wildflower strips contribute to butterfly conservation?: an example from a Swiss lowland agricultural landscape**, *J. Insect Conserv.*, 15. 301–309, 2011.
- Haaland, C., Gyllin, M.: **Butterflies and bumblebees in greenways and sown wildflower strips in southern Sweden**, *J. Insect Conserv.*, 14. 125–132, 2010.

- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardtke, T., Thies, C.: **Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes**, *J. Appl. Ecol.*, 46. 1106–1114, 2009.
- van Halder, I., Barbaro, L., Jactel, H.: **Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important?**, *J. Insect Conserv.*, 15. 591–601, 2011.
- Hanley, M.E., Awbi, A.J., Franco, M.: **Going native? Flower use by bumblebees in English urban gardens.**, *Ann. Bot.*, 113. 799–806, 2014.
- Hanley, M.E., Wilkins, J.P.: **On the verge? Preferential use of road-facing hedgerow margins by bumblebees in agro-ecosystems**, *J. Insect Conserv.*, 19. 67–74, 2014.
- Hannon, L.E., Sisk, T.D.: **Hedgerows in an agri-natural landscape: potential habitat value for native bees**, *Biol. Conserv.*, 142. 2140–2154, 2009.
- Harmon-Threatt, A.N., Kremen, C.: **Bumble bees selectively use native and exotic species to maintain nutritional intake across highly variable and invaded local floral resource pools**, *Ecol. Entomol.*, 40. 471–478, 2015.
- Haslett, J.: **Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies**, *Oecologia*, 78. 433–442, 1989.
- Hatfield, R., Lebuhn, G.: **Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae), in montane meadows**, *Biol. Conserv.*, 139. 150–158, 2007.
- Heard, M.S., Carvell, C., Carreck, N.L., Rothery, P., Osborne, J.L., Bourke, A.F.G.: **Landscape context not patch size determines bumble-bee density on flower mixtures sown for agri-environment schemes**, *Biol. Lett.*, 3. 638–41, 2007.
- Hegland, S.J., Boeke, L.: **Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community**, *Ecol. Entomol.*, 31. 532–538, 2006.
- Hegland, S.J., Totland, Ø.: **Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland**, *Oecologia*, 145. 586–594, 2005.
- Hennig, E.I., Ghazoul, J.: **Plant–pollinator interactions within the urban environment**, *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 13. 137–150, 2011.
- Hines, H., Hendrix, S.: **Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources**, *Environ. Entomol.*, 34. 1477–1484, 2005.
- Holland, J.M., Smith, B.M., Storkey, J., Lutman, P.J.W., Aebischer, N.J.: **Managing habitats on English farmland for insect pollinator conservation**, *Biol. Conserv.*, 182. 215–222, 2015.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I.: **Mass-flowering crops enhance wild bee abundance**, *Oecologia*, 172. 477–484, 2013.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T.: **Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity**, *Oikos*, 117. 354–361, 2008.
- Hougardy, E., Grégoire, J.C.: **Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles**, *Entomol. Exp. Appl.*, 96. 253–263, 2000.

- Inoue, M.N., Yokoyama, J., Washitani, I.: **Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae)**, *J. Insect Conserv.*, 12. 135–146, 2008.
- Jauker, B., Krauss, J., Jauker, F., Steffan-Dewenter, I.: **Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands**, *Landsc. Ecol.*, 28. 107–120, 2013.
- Jennersten, O.: **Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies**, *Oecologia*, 63. 80–89, 1984.
- Jha, S., Kremen, C.: **Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging.**, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 110. 555–8, 2012.
- Jha, S., Stefanovich, L., Kremen, C.: **Bumble bee pollen use and preference across spatial scales in human-altered landscapes**, *Ecol. Entomol.*, 38. 570–579, 2013.
- Junker, R.R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H., Stang, M.: **Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks**, *Funct. Ecol.*, 27. 329–341, 2013.
- Kalarus, K., Nowicki, P.: **How do landscape structure, management and habitat quality drive the colonization of habitat patches by the dryad butterfly (Lepidoptera: Satyrinae) in fragmented grassland?**, *PLoS One*, 10. e0138557, 2015.
- Kells, A., Holland, J., Goulson, D.: **The value of uncropped field margins for foraging bumblebees**, *J. Insect Conserv.*, 5. 283–291, 2001.
- Kleijn, D., van Langevelde, F.: **Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes**, *Basic Appl. Ecol.*, 7. 201–214, 2006.
- Kobayashi-Kidokoro, M., Higashi, S.: **Flower constancy in the generalist pollinator *Ceratina flavipes* (Hymenoptera: Apidae): an evaluation by pollen analysis**, *Psyche A J. Entomol.*, 2010. 1–8, 2010.
- Kovács-Hostyánszki, A., Haenke, S., Batáry, P., Jauker, B., Báldi, A., Tschardt, T., Holzschuh, A.: **Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales**, *Ecol. Appl.*, 23. 1938–1946, 2013.
- Kratochwil, A., Beil, M., Schwabe, A.: **Complex structure of pollinator-plant interaction-webs: random, nested, with gradients or modules?**, *Apidologie*, 40. 634–650, 2009.
- Kubo, M., Kobayashi, T., Kitahara, M., Hayashi, A.: **Seasonal fluctuations in butterflies and nectar resources in a semi-natural grassland near Mt. Fuji, central Japan**, *Biodivers. Conserv.*, 18. 229–246, 2008.
- Kwaiser, K.S., Hendrix, S.D.: **Diversity and abundance of bees (Hymenoptera: Apiformes) in native and ruderal grasslands of agriculturally dominated landscapes**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 124. 200–204, 2008.
- Lack, A.: **The ecology of flowers of chalk grassland and their insect pollinators**, *J. Ecol.*, 70. 773–790, 1982.
- Lázaro, A., Hegland, S.J., Totland, O.: **The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities**, *Oecologia*, 157. 249–257, 2008.

- Lowenstein, D.M., Matteson, K.C., Minor, E.S.: **Diversity of wild bees supports pollination services in an urbanized landscape**, *Oecologia*, 2015.
- Lowenstein, D.M., Matteson, K.C., Xiao, I., Silva, A.M., Minor, E.S.: **Humans, bees, and pollination services in the city: the case of Chicago, IL (USA)**, *Biodivers. Conserv.*, 23. 2857–2874, 2014.
- Lye, G., Park, K., Osborne, J., Holland, J., Goulson, D.: **Assessing the value of rural stewardship schemes for providing foraging resources and nesting habitat for bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae)**, *Biol. Conserv.*, 142. 2023–2032, 2009.
- Mänd, M., Mänd, R., Williams, I.: **Bumblebees in the agricultural landscape of Estonia**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 89. 69–76, 2002.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., Kremen, C.: **Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes**, *Ecol. Appl.*, 22. 1535–1546, 2012.
- Martínez-Uña, A., Martín, J.M., Fernández-Quintanilla, C., Dorado, J.: **Provisioning floral resources to attract aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) useful for pest management in Central Spain**, *J. Econ. Entomol.*, 106. 2327–2335, 2013.
- Matteson, K.C., Grace, J.B., Minor, E.S.: **Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape**, *Oikos*, 122. 682–694, 2012.
- McCracken, M.E., Woodcock, B.A., Loble, M., Pywell, R.F., Saratsi, E., Swetnam, R.D., Mortimer, S.R., Harris, S.J., Winter, M., Hinsley, S., et al.: **Social and ecological drivers of success in agri-environment schemes: the roles of farmers and environmental context**, *J. Appl. Ecol.*, 52. 696–705, 2015.
- Menz, M.H.M., Brown, G.R., Dixon, K.W., Phillips, R.D.: **Absence of nectar resource partitioning in a community of parasitoid wasps**, *J. Insect Conserv.*, 19. 703–711, 2015.
- Mesa, L., Howlett, B., Grant, J., Didham, R.: **Changes in the relative abundance and movement of insect pollinators during the flowering cycle of Brassica rapa crops: implications for gene flow**, *J. Insect Sci.*, 13. 1–18, 2012.
- Meyer, B., Jauker, F., Steffan-Dewenter, I.: **Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure**, *Basic Appl. Ecol.*, 10. 178–186, 2009.
- Miller-struttman, N., Geib, J., Franklin, J.D., Kevan, P.G., Holdo, R.M., Ebert-May, D., Lynn, A.M., Kettenbach, J.A., Hedrick, E., Galen, C.: **Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change**, *Science*, 349. 75–78, 2015.
- Morandin, L.A., Kremen, C.: **Bee preference for native versus exotic plants in restored agricultural hedgerows**, *Restor. Ecol.*, 21. 26–32, 2012.
- Moranz, R.A., Fuhlendorf, S.D., Engle, D.M.: **Making sense of a prairie butterfly paradox: the effects of grazing, time since fire, and sampling period on regal fritillary abundance**, *Biol. Conserv.*, 173. 32–41, 2014.
- Myers, M.C., Hoksich, B.J., Mason, J.T.: **Butterfly response to floral resources during early establishment at a heterogeneous prairie biomass production site in Iowa, USA**, *J. Insect Conserv.*, 16. 457–472, 2012.

- Neumayer, J., Spaethe, J.: **Flower color, nectar standing crop, and flower visitation of butterflies in an alpine habitat in central Europe**, *Entomol. Gen.*, 29. 269–284, 2007.
- Ochoa-Hueso, R., de la Puente Ranea, D., Viejo, J.L.: **Comparison of trends in habitat and resource selection by the Spanish festoon, *Zerynthia rumina*, and the whole butterfly community in a semi-arid Mediterranean ecosystem**, *J. Insect Sci.*, 14. 1–14, 2014.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Carreck, N.L., Swain, J.L., Knight, M.E., Goulson, D., Hale, R.J., Sanderson, R. a: **Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape.**, *J. Anim. Ecol.*, 77. 406–415, 2008.
- Osgathorpe, L.M., Park, K., Goulson, D.: **The use of off-farm habitats by foraging bumblebees in agricultural landscapes: implications for conservation management**, *Apidologie*, 43. 113–127, 2012.
- Quin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F.: **Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 103. 473–479, 2004.
- Öckinger, E., Smith, H.G.: **Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands.**, *Oecologia*, 149. 526–534, 2006.
- Paini, D., Roberts, J.: **Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*)**, *Biol. Conserv.*, 123. 103–112, 2005.
- Pardee, G.L., Philpott, S.M.: **Native plants are the bee’s knees: local and landscape predictors of bee richness and abundance in backyard gardens**, *Urban Ecosyst.*, 17. 641–659, 2014.
- Persson, A.S., Smith, H.G.: **Seasonal persistence of bumblebee populations is affected by landscape context**, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 165. 201–209, 2013.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Sgardelis, S.P., Mazaris, A.D., Pantis, J.D., Waser, N.M.: **Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch**, *Acta Oecologica*, 59. 104–111, 2014.
- Pocewicz, A., Morgan, P., Eigenbrode, S.: **Local and landscape effects on butterfly density in northern Idaho grasslands and forests**, *J. Insect Conserv.*, 13. 593–601, 2009.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne’eman, G., O’Toole, C., Roberts, S., Willmer, P.: **Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure**, *Oikos*, 101. 103–112, 2003.
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O’Toole, C., Hulbert, A., Willmer, P.: **Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape**, *Biol. Conserv.*, 129. 519–529, 2006.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P.G.: **Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure**, *Entomol. Exp. Appl.*, 113. 103–107, 2004.
- Potts, S.G., Woodcock, B. a., Roberts, S.P.M., Tscheulin, T., Pilgrim, E.S., Brown, V.K., Tallowin, J.R.: **Enhancing pollinator biodiversity in intensive grasslands**, *J. Appl. Ecol.*, 46. 369–379, 2009.

- Power, E.F., Stout, J.C.: **Organic dairy farming: impacts on insect-flower interaction networks and pollination**, *J. Appl. Ecol.*, 48. 561–569, 2011.
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J., Kuussaari, M.: **Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing**, *Ecol. Appl.*, 14. 1656–1670, 2004.
- Pöyry, J., Paukkunen, J., Heliölä, J., Kuussaari, M.: **Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands**, *Oecologia*, 160. 577–587, 2009.
- Putra, R.E., Nakamura, K.: **Foraging ecology of a local wild bee community in an abandoned satoyama system in Kanazawa, Central Japan**, *Entomol. Res.*, 39. 99–106, 2009.
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Hulmes, L., Hulmes, S., James, K.L., Nowakowski, M., Carvell, C.: **Management to enhance pollen and nectar resources for bumblebees and butterflies within intensively farmed landscapes**, *J. Insect Conserv.*, 15. 853–864, 2011.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R., Sherwood, A.: **Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes**, *Biol. Conserv.*, 121. 479–494, 2005.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A.: **Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes**, *Biol. Conserv.*, 129. 192–206, 2006.
- Ranta, E., Tiainen, M.: **Structure in seven bumblebee communities in eastern Finland in relation to resource availability**, *Ecography*, 48–54, 1982.
- Redpath-Downing, N.A., Beaumont, D., Park, K., Goulson, D.: **Restoration and management of machair grassland for the conservation of bumblebees**, *J. Insect Conserv.*, 17. 491–502, 2013.
- Redpath, N., Osgathorpe, L.M., Park, K., Goulson, D.: **Crofting and bumblebee conservation: the impact of land management practices on bumblebee populations in northwest Scotland**, *Biol. Conserv.*, 143. 492–500, 2010.
- Rich, K.J., Ridealgh, M., West, S.E., Cinderby, S., Ashmore, M.: **Exploring the links between post-industrial landscape history and ecology through participatory methods**, *PLoS One*, 10. e0136522, 2015.
- Rotenberry, J.T.: **Variable floral phenology: temporal resource heterogeneity and its implication for flower visitors**, *Holarct. Ecol.*, 13. 1–10, 1990.
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., Smith, H.G.: **Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance**, *J. Appl. Ecol.*, 45. 813–820, 2008a.
- Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H.G.: **Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees**, *Biol. Conserv.*, 141. 417–426, 2008b.
- Rundlöf, M., Persson, A.S., Smith, H.G., Bommarco, R.: **Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities**, *Biol. Conserv.*, 172. 138–145, 2014.



- Rusterholz, H., Erhardt, A.: **Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis Blue butterfly *Lysandra bellargus*?**, *Ecol. Entomol.*, 25. 81–90, 2000.
- Saifuddin, M., Jha, S.: **Colony-Level variation in pollen collection and foraging preferences among wild-caught bumble bees (Hymenoptera: Apidae)**, *Environ. Entomol.*, 43. 393–401, 2014.
- Sárosspataki, M., Báldi, A., Batáry, P., Józsan, Z., Erdős, S., Rédei, T.: **Factors affecting the structure of bee assemblages in extensively and intensively grazed grasslands in Hungary**, *Community Ecol.*, 10. 182–188, 2009.
- Schultz, C., Dlugosch, K.: **Nectar and hostplant scarcity limit populations of an endangered Oregon butterfly**, *Oecologia*, 119. 231–238, 1999.
- Severns, P.M., Boldt, L., Villegas, S.: **Conserving a wetland butterfly: quantifying early lifestage survival through seasonal flooding, adult nectar, and habitat preference**, *J. Insect Conserv.*, 10. 361–370, 2006.
- Shepherd, S., Debinski, D.: **Evaluation of isolated and integrated prairie reconstructions as habitat for prairie butterflies**, *Biol. Conserv.*, 126. 51–61, 2005.
- Smith, M.A., Turner, M.G., Rusch, D.H.: **The effect of military training activity on Eastern Lupine and the Karner Blue butterfly at Fort McCoy, Wisconsin, USA**, *Environ. Manage.*, 29. 102–115, 2014.
- Stang, M., Klinkhamer, P., Meijden, E. Van Der: **Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web**, *Oikos*, 1. 111–121, 2006.
- Stefanescu, C.: **Migration patterns and feeding resources of the Painted Lady butterfly, *Cynthia cardui* (L.)(Lepidoptera, Nymphalidae) in the northeast of the Iberian peninsula**, *Miscel·lània Zoològica*, 20. 31–48, 1997.
- Steffan-Dewenter, I., Tschamntke, T.: **Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe**, *Oecologia*, 122. 288–296, 2000.
- Steffan-Dewenter, I., Tschamntke, T.: **Succession of bee communities on fallows**, *Ecography*, 24. 83–93, 2001.
- Tadey, M.: **Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation**, *Ecol. Entomol.*, 40. 451–460, 2015.
- Taylor, A., Catling, P.: **Bees and butterflies in burned and unburned alvar woodland: evidence for the importance of postfire succession to insect pollinator diversity in an imperiled**, *Can. Field-Naturalist*, 125. 297–306, 2011.
- Tepedino, V., Stanton, N.: **Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie**, *Oikos*, 36. 35–44, 1981.
- Threlfall, C.G., Walker, K., Williams, N.S.G., Hahs, A.K., Mata, L., Stork, N., Livesley, S.J.: **The conservation value of urban green space habitats for Australian native bee communities**, *Biol. Conserv.*, 187. 240–248, 2015.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., da Rocha-Filho, L.C., Bosch, J.: **Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size.**, *PLoS One*, 9. e97255, 2014.

- Tur, C., Olesen, J.M., Traveset, A.: **Increasing modularity when downscaling networks from species to individuals**, *Oikos*, 124. 581–592, 2014.
- Vulliamy, B., Potts, S., Willmer, P.: **The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape**, *Oikos*, 114. 529–543, 2006.
- Wallis De Vries, M., Swaay, C. Van, Calijn, L., Van Swaay, C., Plate, C.: **Changes in nectar supply: a possible cause of widespread butterfly decline**, *Curr. Zool.*, 58. 384–391, 2012.
- Waltz, A., Covington, W.W.: **Ecological restoration treatments increase butterfly richness and abundance: mechanisms of response**, *Restor. Ecol.*, 12. 85–96, 2004.
- Warren, M.: **The influence of shade on butterfly numbers in woodland rides, with special reference to the wood white *Leptidea sinapis***, *Biol. Conserv.*, 33. 147–164, 1985.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E., Blüthgen, N.: **Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower visitor networks**, *Basic Appl. Ecol.*, 12. 292–299, 2011.
- Wilkerson, M.L., Ward, K.L., Williams, N.M., Ullmann, K.S., Young, T.P.: **Diminishing returns from higher density restoration seedings suggest trade-offs in pollinator seed mixes**, *Restor. Ecol.*, 22. 782–789, 2014.
- Williams, N.M., Kremen, C.: **Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape**, *Ecol. Appl.*, 17. 910–921, 2007.
- Williams, N.M.: **Restoration of nontarget species: bee communities and pollination function in riparian forests**, *Restor. Ecol.*, 19. 450–459, 2011.
- Williams, N.M., Cariveau, D., Winfree, R., Kremen, C.: **Bees in disturbed habitats use, but do not prefer, alien plants**, *Basic Appl. Ecol.*, 12. 332–341, 2011.
- Wolf, S., Moritz, R.: **Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae)**, *Apidologie*, 39. 419–427, 2008.
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D.: **Pollinator-friendly management does not increase the diversity of farmland bees and wasps**, *Biol. Conserv.*, 187. 120–126, 2015.
- Woodcock, B.A., Savage, J., Bullock, J.M., Nowakowski, M., Orr, R., Tallowin, J.R.B., Pywell, R.F.: **Enhancing floral resources for pollinators in productive agricultural grasslands**, *Biol. Conserv.*, 171. 44–51, 2014.
- Xie, Z., Williams, P.H., Tang, Y.: **The effect of grazing on bumblebees in the high rangelands of the eastern Tibetan Plateau of Sichuan**, *J. Insect Conserv.*, 12. 695–703, 2008.
- Yoshihara, Y., Chimeddorj, B., Buuveibaatar, B., Lhagvasuren, B., Takatsuki, S.: **Effects of livestock grazing on pollination on a steppe in eastern Mongolia**, *Biol. Conserv.*, 141. 2376–2386, 2008.

2. Táblázat: Kendall-féle tau értékek a bejárásos becslés és a kvadrátos becslés korrelációs összehasonlításához, évente és mintavételi alkalmanként. A mintavételi dátumokat március 1.-től eltelt napok számával adjuk meg, melyek a két módszer között egyes esetekben, kis mértékben ( $\pm 1$  nap) eltérhettek egymástól.

2011			2012			2013		
dátum		tau	dátum		tau	dátum		tau
bejárás	kvadrát		bejárás	kvadrát		bejárás	kvadrát	
59	59	0.59	54	54	0.34	55	56	0.69
64	64	0.68	58	58	0.67	59	60	0.67
67	67	0.61	61	61	0.48	65	63	0.65
70	70	0.69	64	64	0.49	68	67	0.67
73	73	0.66	67	68	0.38	71	70	0.66
75	75	0.65	70	71	0.44	74	73	0.71
79	79	0.54	73	74	0.54	77	76	0.63
82	82	0.51	77	77	0.56	80	80	0.72
84	84	0.48	80	80	0.55	83	83	0.67
87	87	0.54				86	87	0.65
89	89	0.54				92	91	0.67
						95	94	0.64
						100	100	0.57

3. Táblázat: Egyezőségi értékek a virággyakoróság becslés (bejárásos módszer) esetén a két mintavételező személy (K.J. és Sz.V.) között: négyzetes súlyozott kappa értékek kategóriás adatokra. A mintavételi dátumokat március 1-től eltelt napok számával adjuk meg, melyek a két módszer között egyes esetekben, kis mértékben ( $\pm 1$  nap) eltérhettek egymástól.

2013		
dátum		kappa
K.J.	Sz.V.	
55	56	0.58
59	60	0.68
65	63	0.82
68	67	0.81
71	70	0.89
74	73	0.89
77	76	0.84
80	80	0.87
83	83	0.83
86	87	0.86
92	91	0.81
95	94	0.85
100	100	0.82

4. Táblázat: A Leány-kúti réten virágzó és a kis Apolló-lepke által látogatott növényfajok

növényfaj (félkövér: látogatott)	látogatási arány (%)				
	2009	2010	2011	2012	2013
<i>Ajuga genevensis</i>	20,8	0,3	1,1	0	8,2
<b>Anacamptis morio</b>	1,1	2	1,4	0,4	3,8
<b>Anthyllis vulneraria</b>	0,2	0,5	0	0	0
<i>Arabis sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Berberis vulgaris</i>	0	0	0	0	0
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>	0	0	0	0	0
<b>Campanula rapunculus</b>	0	0	0,1	0	0
<i>Clematis integrifolia</i>	0	0	0	0	0
<i>Cota tinctoria</i>	0	0	0	0	0
<b>Crataegus monogyna</b>	0	0	0	0,4	0
<i>Dianthus collinus</i>	0	0	0	0	0
<b>Dianthus giganteiformis subsp. pontederae</b>	21,3	48,3	15,2	60,4	42,8
<i>Dictamnus albus</i>	0	0	0	0	0
<b>Eremogone procera</b>	0	0,2	0,6	0,4	0,6
<i>Euonymus verrucosus</i>	0	0	0	0	0
<b>Euphorbia cyparissias</b>	0,2	0,2	0,2	0	0
<i>Ficaria verna</i>	0	0	0	0	0
<b>Filipendula vulgaris</b>	0	0,2	0,3	0,7	0
<b>Fragaria viridis</b>	6,2	9,2	16,2	15,9	1,3
<i>Fraxinus ornus</i>	0	0	0	0	0
<i>Galium sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Genista tinctoria</i>	0	0	0	0	0
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0
<i>Geum urbanum</i>	0	0	0	0	0
<i>Helianthemum ovatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Hieracium bauhini</i>	0	0	0	0	0
<b>Inula hirta</b>	0	0,2	0,5	0	1,3
<b>Lamium purpureum</b>	0	0,6	0	0	0
<i>Lathyrus latifolius</i>	0	0	0	0	0
<i>Lathyrus nissolia</i>	0	0	0	0	0
<b>Lepidium campestre</b>	0	0	0	2,2	2,5
<b>Leucanthemum vulgare</b>	0	0	0,1	0	0
<i>Ligustrum vulgare</i>	0	0	0	0	0
<b>Lotus corniculatus</b>	0	0	0,1	0	0
<i>Melampyrum cristatum</i>	0	0	0	0	0
<b>Myosotis stricta</b>	0	0,3	0,1	0	0
<i>Ornithogalum orthophyllum subsp. kochii</i>	0	0	0	0	0
<i>Plantago sp.</i>	0	0	0	0	0
<b>Polygala comosa</b>	4,4	9,1	3,9	0,4	2,5
<b>Potentilla sp.</b>	0	0	0,4	0	0
<i>Pseudolysimachion spicatum</i>	0	0	0	0	0
<b>Ranunculus illyricus</b>	0	0	0	0	0,6
<b>Ranunculus polyanthemos</b>	0,5	4,4	3,2	1,9	1,3
<b>Rhinanthus minor</b>	0	0	0	0	1,3
<i>Rosa canina</i>	0	0	0	0	0
<i>Rosa gallica</i>	0	0	0	0	0
<b>Salvia nemorosa</b>	0	0	0,4	3,7	0
<i>Sambucus nigra</i>	0	0	0	0	0
<i>Sanguisorba minor</i>	0	0	0	0	0
<b>Saxifraga bulbifera</b>	0,2	0,2	1	0	0
<b>Scorzonera laciniata</b>	0	0	0,1	0	0
<i>Silene nutans</i>	0	0	0	0	0
<b>Silene viscaria</b>	36,5	9,8	44,5	8,9	18,2
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	0	0
<b>Stellaria holostea</b>	0	0,2	0	0	0
<i>Tanacetum corymbosum</i>	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	0	0	0	0	0
<b>Thymus odoratissimus</b>	0,2	3,3	1	0	10,7
<b>Trifolium alpestre</b>	0	0,2	1	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0
<b>Trifolium montanum</b>	1,3	4,2	3,2	4,1	5
<b>Trifolium pratense</b>	4,5	3,1	2,5	0	0
<b>Trifolium repens</b>	0	0	0,3	0	0
<b>Verbascum phoeniceum</b>	0	0,2	0	0	0
<i>Veronica austriaca</i>	0	0	0	0	0
<b>Veronica chamaedrys</b>	0,3	0,3	0,7	0	0
<i>Veronica teucrium</i>	0	0	0	0	0

5. Táblázat: A Hegyesd kis Apolló-lepke által látogatott növényfajai.

<b>látogatott növényfajok</b>	<b>látogatási arány (%)</b>
<i>Ajuga genevensis</i>	3,28
<i>Anacamptis morio</i>	0,07
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>	4,75
<i>Cornus sanguinea</i>	0,07
<i>Dianthus giganteiformis</i>	73,26
<i>Euphorbia cyparissias</i>	0,20
<i>Fragaria viridis</i>	0,47
<i>Galium sp.</i>	0,13
<i>Geranium sanguineum</i>	2,54
<i>Inula hirta</i>	0,13
<i>Lamium purpureum</i>	0,07
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0,07
<i>Myosotis stricta</i>	0,07
<i>Ranunculus acris</i>	0,13
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	0,07
<i>Salvia pratensis</i>	0,74
<i>Saxifraga bulbifera</i>	0,13
<i>Silene viscaria</i>	7,35
<i>Thymus odoratissimus</i>	0,87
<i>Trifolium alpestre</i>	1,87
<i>Trifolium montanum</i>	1,20
<i>Verbascum phoeniceum</i>	0,07
<i>Vicia angustifolia</i>	0,40
<i>Vicia cracca</i>	1,80
<i>Viola arvensis</i>	0,27



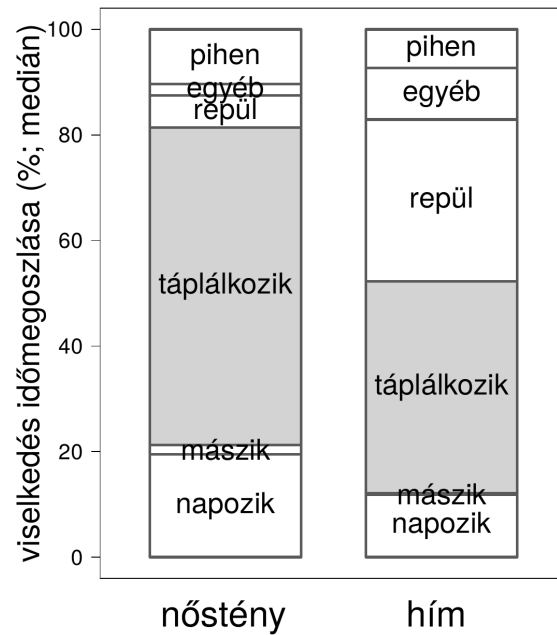
1. ábra: nőstény kis  
Apolló-lepke, erényövvel;  
*Silene viscaria*-n



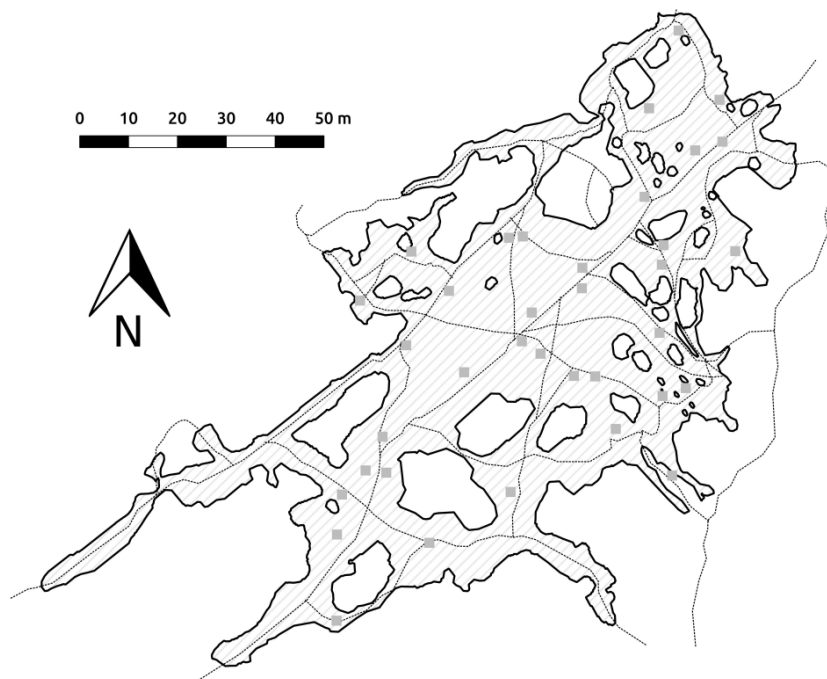
2. ábra: hím kis Apolló-lepke;  
*Dianthus giganteiformis*-n



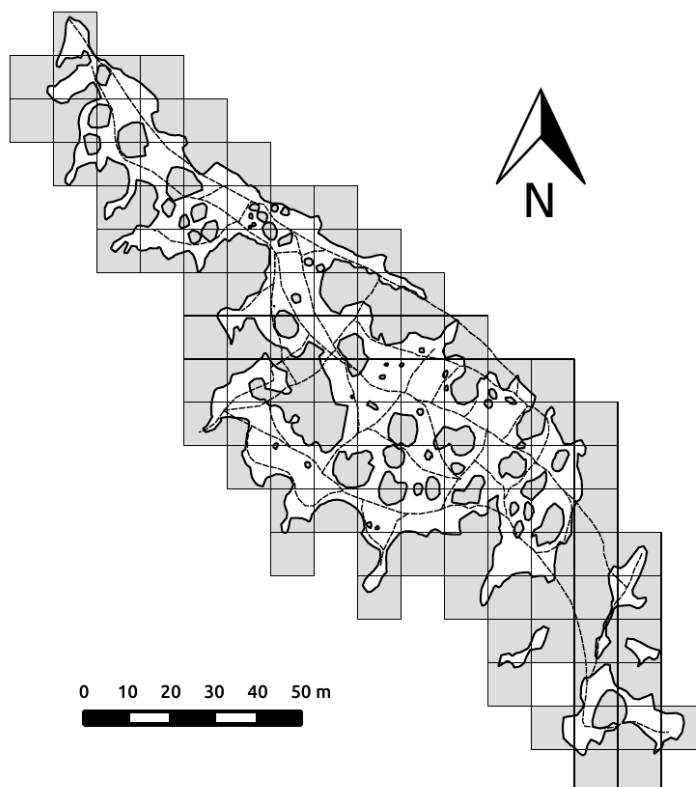
3. ábra: a Leány-kúti réten leggyakrabban látogatott növényfajok virágai. Sorban: *Ajuga genevensis*, *Dianthus giganteiformis*, *Fragaria viridis*, *Polygala comosa*, *Silene viscaria*, *Thymus odoratissimus*, *Trifolium montanum*.



4. ábra: A különböző viselkedéstípusokban eltöltött idők megoszlása. Egyedi nyomonkövetés (21 nőstény, 15 hím; átlag: 17,1 perc, 2–60,4 perc között). Előtanulmány eredménye.

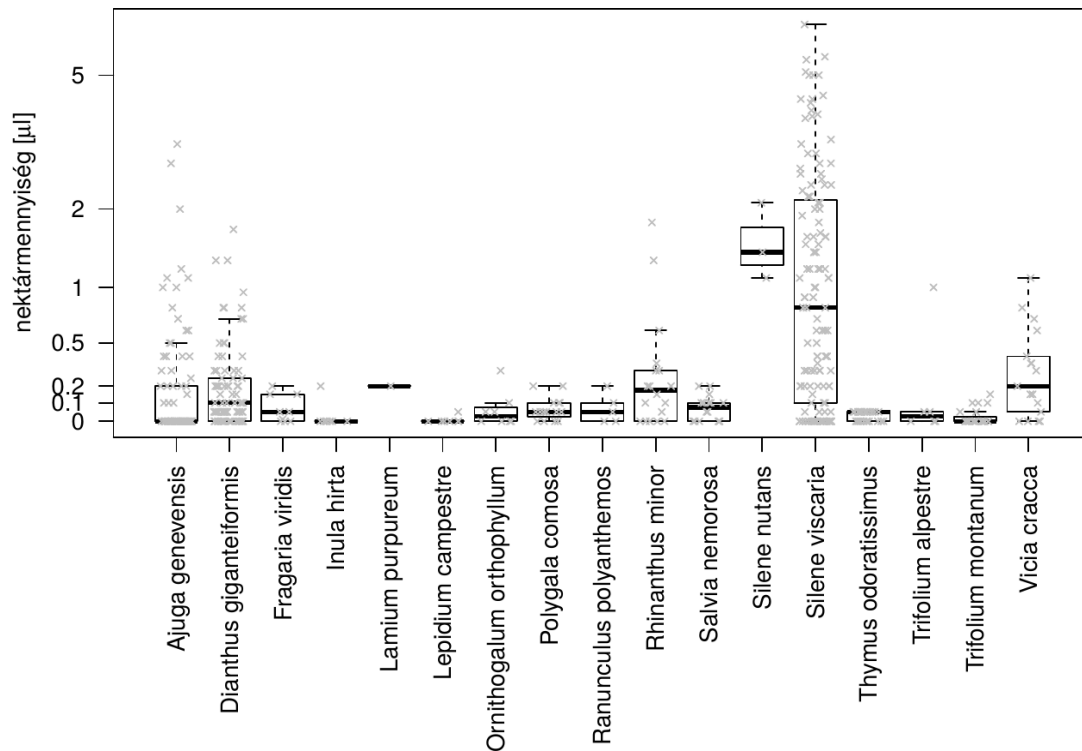


5. ábra: Vizsgálati terület, a Leány-kúti rét. Az átlós sraffozás jelzi a gyep borítást, fehér foltok bokrokat, erdőt vagy egyedi fákat, a négyzetek az állandó kvadrátokat; a szaggatott vonalak pedig ösvényeket jelölnek.

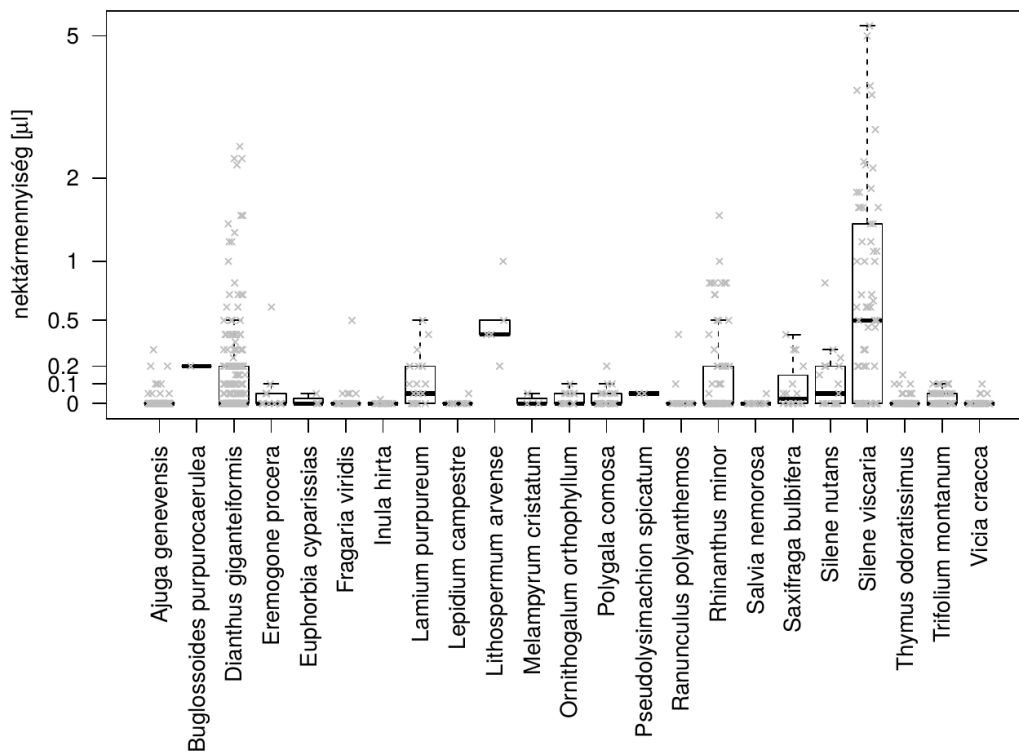


6. ábra: A Hegyesd felső vizsgálati területe 10×10 méteres rácshálóval fedve. Az fehér foltok jelzik a gyepborítást, a szürke foltok bokrokat, erdőt vagy egyedi fákat, a szaggatott vonalak pedig ösvényeket jelölnek.

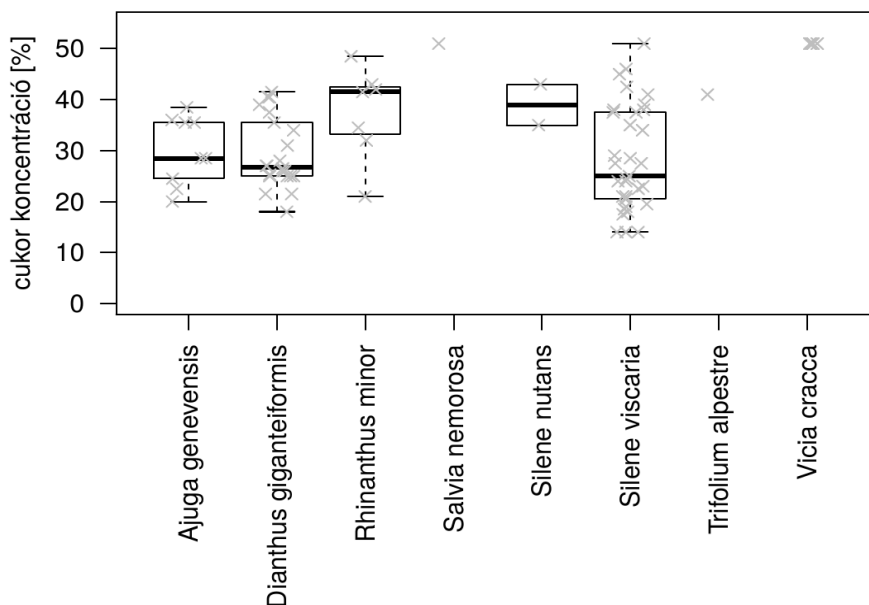




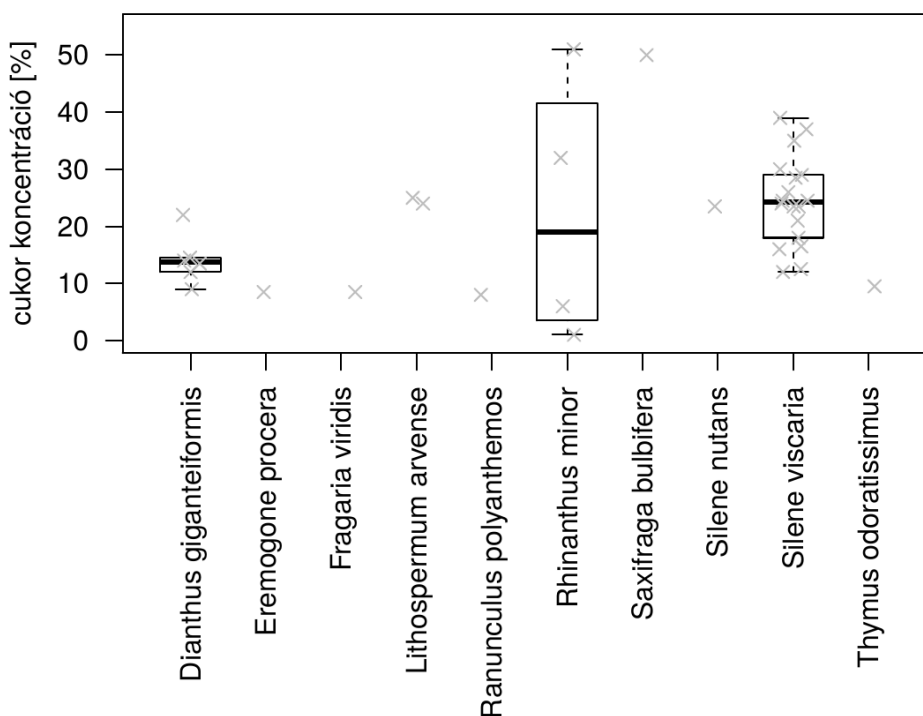
7. ábra: 24 órás lekötés alatt termelt nektármennyiség, növényfajonként. A dobozábrák a mediánt az alsó és felső kvartiliseket, a bajszok a teljes terjedelmet mutatják a kiugró értékek nélkül. A szürke × szimbólumok a virágonkénti nektármennyiségek. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.



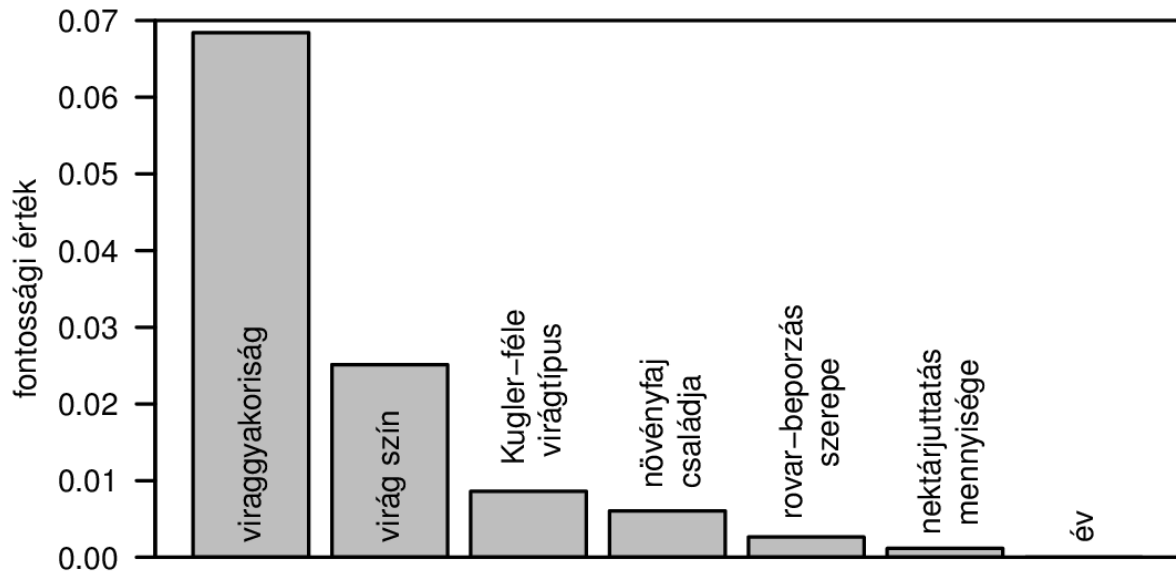
8. ábra: A virágokban található pillanatnyi („standing crop”) nektármennyiség, növényfajonként. A dobozábrák a mediánt az alsó és felső kvartiliseket, a bajszok a teljes terjedelmet mutatják a kiugró értékek nélkül. A szürke × szimbólumok a virágonkénti nektármennyiségek. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.



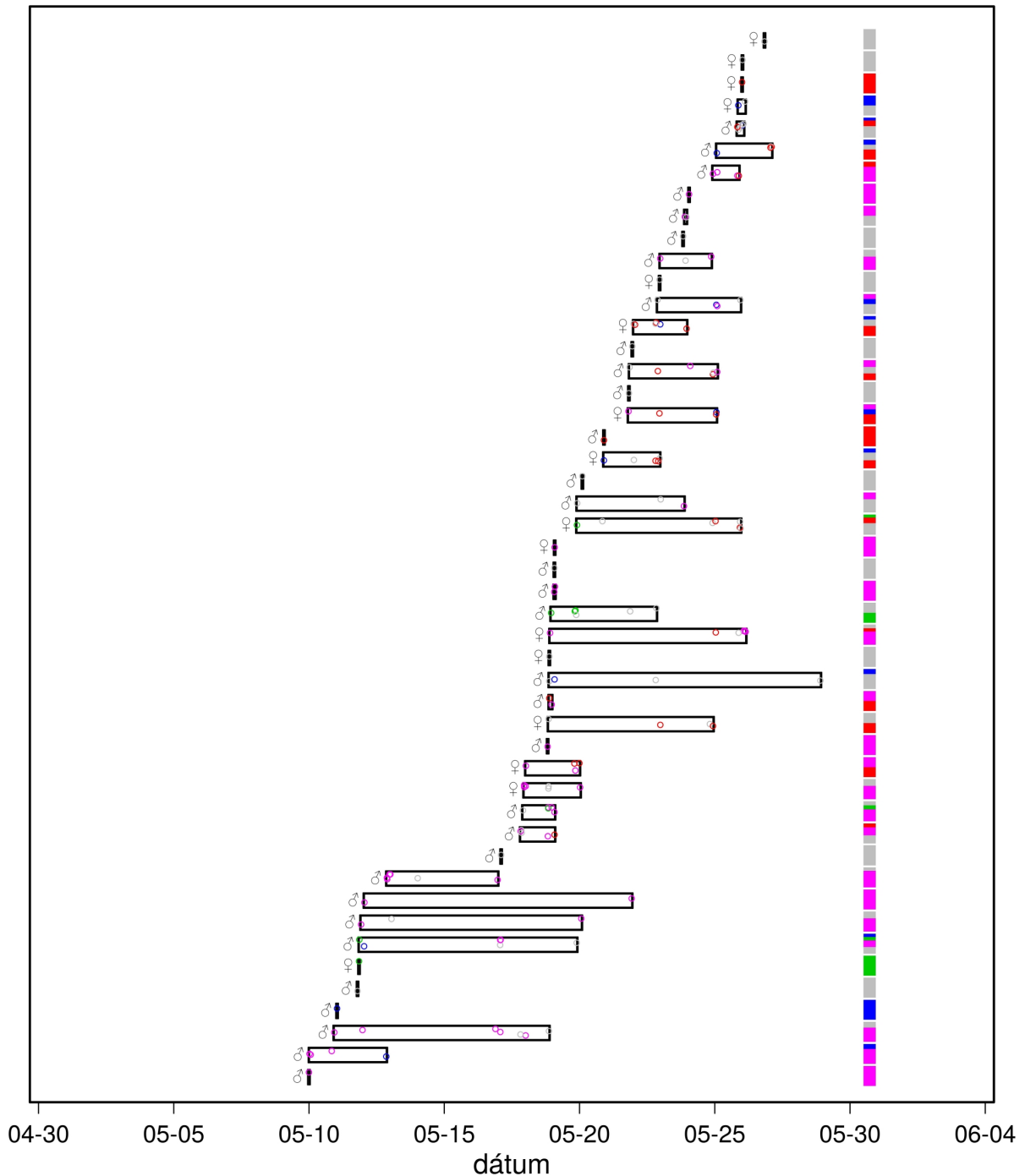
9. ábra: Nektárok cukortartalma (tömeg százalék), lekötéses mintavétellel, növényfajonként. A dobozábrák a mediánt az alsó és felső kvartiliseket, a bajszok a teljes terjedelmet mutatják a kiugró értékek nélkül. A szürke × szimbólumok a virágonkénti nektármennyiségek. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.



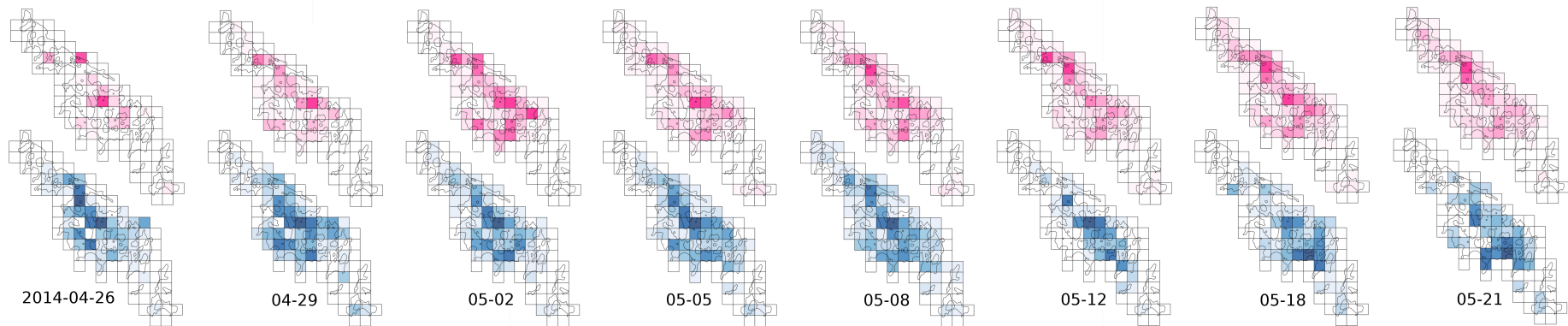
10. ábra: Nektárok cukortartalma (tömeg százalék), „standing crop” mintavétellel, növényfajonként. A dobozábrák a mediánt az alsó és felső kvartiliseket, a bajszok a teljes terjedelmet mutatják a kiugró értékek nélkül. A szürke × szimbólumok a virágonkénti nektármennyiségek. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus skálázott.



11. ábra: A viráglátogatás arányát magyarázó változók a véletlen erdők („random forest”) által meghatározott fontossági sorrendben



12. ábra: Egyedi viráglátogatási mintázat azon 48 egyed esetén, ahol nyolc megfigyelésnél kevesebbel rendelkezünk. A horizontális sávok a megfigyelési terjedelmeket mutatják. A színes pontok az egyedeken belül az egyedek viráglátogatási megfigyeléseit jelentik, a dátum és idő szerint rendezve az x-tengelyen és az y-tengelyen az egyedek között véletlenszerűen. A jobbra található oszlopdiagram a megfigyelt egyedszintű viráglátogatási arányokat mutatja. A színek a különböző fajokat jelentik: zöld: *Fragaria viridis*; rózsaszín: *Silene viscaria*; piros: *Dianthus giganteiformis*; kék: *Polygala comosa*; és szürke: "egyéb látogatott fajok".



13. ábra: Nektárnövény- (felső sor) és lepke gyakoriságok (alsó sor) térbeli változása a repülési időszak alatt. 2014. Hegyesd.

## A kis Apolló-lepke élőhelyeinek kezelésével kapcsolatos kitekintés

Az értekezés műhelyvitája során többek között felmerült pár, a kis Apolló-lepkék élőhelyeinek kezelésével kapcsolatos kérdés is. Fontosnak tartjuk az erről való tapasztalataink, gondolataink megosztását, mivel potenciálisan hozzájárulhatnak a természetvédelmi beavatkozások tervezéséhez. Az alábbiak elsősorban saját megfigyeléseken alapuló véleményünk, nem pedig adatokkal részletesen alátámasztott következtetések, ezért fenntartással kezelendők, és elsősorban a további kis léptékű, fokozatos beavatkozási vizsgálatok és azok monitorozásának szükségességére hívják fel a figyelmet.

A kis Apolló-lepke tipikus erdősztyepp faj, mely hegyesdi vizsgálatunk eredményei szerint a mozaikos „küzdalmi zónákban” (erdő-gyep szegélyen) találja meg életfeltételeit. Az ilyen szegélyélőhelyek természetes körülmények között tágabb léptéken a klimatikus, talajtani tényezők, valamint természetes bolygatások hatására folyamatosan, térben és időben is dinamikusan változva maradnának fenn, és a kis Apolló-lepkéknek valószínűleg erre lenne szükségük, de a gazdálkodási módok miatt erre csak kevés helyen van lehetőség. A két általunk vizsgált és bemutatott élőhelyen az utóbbi évtizedekben csak záródási folyamatok (bokrosodás, beerdősülés) figyelhetők meg, az élőhely méretével arányos felnyíló foltok nem találhatóak a vizsgált területek környékén (saját terepi és légifotó alapján történő megfigyelés). A Leánykúti-rét záródik erőteljesebben, míg a Hegyesd valószínűleg viharoknak kitettebb és tápanyagban szegényebb (leomosódó) talaja következtében lassabban, de szintén záródik (saját megfigyelés). A záródás, valószínűleg a kezelés (legeltetés, kaszálás) hiányának következménye, a területek „gazdátlansága okán” (tudomásunk szerint mindkét terület osztatlan-közös magántulajdon). A záródás miatt pedig lassan eltűnik a kis Apolló-lepke számára megfelelő mozaikos élőhely, erről a két kis vizsgált területről. A környező erdők felnyílása valószínűleg az erdőhasználati módzatok miatt hiányzik (az erdeink ritkán érik el a klimax felnyíló állapotot; a tarvágások forráshiányos voltak miatt pedig valószínűleg inkább negatív, mint pozitív hatásúak a kis Apolló-lepkére).

Az értekezésben bemutatott két élőhelyhez képest a közelben (kb. 1km-re) található Vértes-hegy – Kenézakla-tető között húzódó gerincen egy hosszan elnyúló mozaikos, nagy populációt fenntartó élőhely található (47°44'32"É, 19°02'42"K és 47°45'06"É, 19°01'50"K között, kb. 2,5km hosszú, 50–200m széles élőhely), ahol részben valószínűleg a környezeti hatások (a viharoknak való jelentősebb kitettsége), részben a kezelési mód és az erdő kora miatt az általunk vizsgált élőhelyeknél jelentősebb felnyílási, szegélydinamikai folyamatok tapasztalhatóak (saját megfigyelés). Míg szintén a közelben található Vértes-mező (47°44'27"É, 19°02'36"K és 47°44'33"É, 19°02'25"K), a Teknős háton található rét (47°44'35"É, 19°02'01"K), valamint a Nádastói-rét (47°45'16"É, 19°01'52"K) évente kaszált

területein éles a határ a zárt erdő és a nyílt rét között, így a mozaikos szegélyek hiánya miatt csak kis egyedszámban van jelen a kis Apolló-lepke (saját megfigyelés). Ezekre és az általunk részletesen vizsgált két területre is igaz Aradi et al. (2004) meglátása, miszerint „természeti rendszereinket helyrajzi számok és művelési ágak csapdájában tartjuk”, az értekezésben bemutatott két terület esetben a gazdátlanág, míg a Nádastói-rét és a Vértesgerincen, valamint a Teknős háton található rétek esetben a túlságosan szabályozott kezelés a probléma. Az első esetben eltűnik a jó élőhely, a második esetben ki sem tud alakulni az.

A dinamikus változást, a mozaikos szegély élőhelyek fennmaradását a megfelelő emberi beavatkozás nyújthatná az ilyen nem klimax erdők és évtizedek óta felhagyott erdei kaszálók, legelők szegélyén. Természetvédelmi kezelésként a kis Apolló-lepkék meglévő populációnak élőhelyein fontos lenne gátolni azok záródását, cserjeirtással, nyár végi kaszálással, valamint az élőhelyeket körülvevő zárt erdőket fokozatosan nyíltabbá kellene tenni. Így valószínűleg elérhető lenne, hogy az ilyen mozaikos élőhelyet igénylő fajok nagyobb eséllyel találják meg az életfeltételeiket. A kis Apolló-lepkék populációinak fennmaradását célzó természetvédelmi beavatkozás esetén változó arányú erdő-nyitásokat lenne érdemes alkalmazni több mintavételi területen párhuzamosan, és jó lenne azok kis Apolló-lepkére, hernyókori tápnövényre, nektárnövény mennyiségre, valamint mikroklímára való hatásait monitorozni. Majd az így kapott eredményekből lehetne a kezelésre vonatkozó megalapozottabb ajánlásokat tenni. Mindezek még további jelentős energia, idő és pénz ráfordítást igényelnek, de elkerülhetetlenek ahhoz, hogy korrekt és részletes információk alapján lehessen jól kidolgozott kezelési beavatkozásokat végezni.

## Irodalom

Aradi, C., Göri, S., Lengyel S. **Természetvédelmi gyakorlat és konzervációbiológia: a kutatás szerepe a gyakorlati természetvédelemben**, Természetvédelmi Közl, 11. 23–32, 2004.

## 10 Saját munka

A doktori munka során részt vettem minden olyan munkafolyamatban, ami az értekezésben található eredményekhez vezetett, viszont egyik fejezet sem készülhetett volna el a kéziratok társszerzőinek (Harnos Andrea, Kis János, Kőrösi Ádám, Nagy János) segítségével nélkül, valamint egyes részek a köszönetnyilvánításban megemlített további személyek segítségével nélkül. Nem minden – a doktori munkámhoz kapcsolódó – eredmény szerepel a doktori értekezésben, és van olyan része az adatoknak, melyek gyűjtésekor még nem dolgoztam ezen a projekten (pl. 2009 és 2010-es terepi adatok).

Részt vettem a kutatási tervek jelentős hányadának elkészítésében és a mintavételi naplók, tervek összeállításában, valamint annak kitalálásában, hogy milyen műszereket használjunk és/vagy fejlesszünk. A térképeket én készítettem.

A mintavételi módszereket áttekintő tanulmányhoz kerestem és átválogattam több mint 1500 publikációt, és kigyűjtöttem belőlük a mintavételi módszereket jellemző változókat.

A terepmunkában 2011 óta vettem részt (6 mintavételi év, ~215 terepnap). A virágkínálat terén 2011 és 2014 között alkalmaztam a kvadrátos mintavételt, 2013-tól kezdődően a „bejárásos becslést”. Folyamatosan részt vettem a kis Apolló-lepke fogás-visszalátás mintavételezésében (>10000 visszalátási adat, 7 élőhelyről). 2013-tól kezdődően mértem a növényfajok nektártermelését és különböző virág tulajdonságokat (~5000 mintázott virág). Ezeknek a megfigyeléseknek és mintavételezéseknek itt csak egy részét közöltük.

Az adatbevitel egy jelentős hányadát én végeztem el. A doktori értekezésben szereplő elemzések és ábrák a doktori képzés folyamán és azt követően folyamatosan alakultak az én kivitelezésem által, de a társszerzők és tanárain segítségével.

Az értekezésben megjelenő hipotézisek, gondolatok, elemzési ötletek, és a megvalósítás számos része saját, de számos része a társszerzőket dicséri, és/vagy csapatmunka eredménye. A doktori alapját adó publikációk és benyújtott kéziratok elkészültét én próbáltam koordinálni, de a társszerzők nélkül esély sem lett volna ezek megvalósulására.



## 11 Summary

### Nectar-plant availability and visitation in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne*)

The relationship between pollinators and flowering plants plays a crucial role in the function of terrestrial ecosystems. The ecological and co-evolutionary interactions in plant-pollinator systems can be studied in many aspects, at very different spatio-temporal scales. Pollinator communities are influenced by a lot of plant and animal traits (e.g. floral colour, size and morphology and pollinator mouth-part morphology), as well as environmental conditions. Thus to understand plant-pollinator interactions, researchers should monitor these at different levels by using appropriate and reliable field methods.

Pollinators visit plants for floral food resources (nectar, pollen, etc.), and they pollinate plants. Floral food resources may be rapidly changing in space and time. Foraging affects survival and reproductive success in animals, including flower visiting insects, such as butterflies. Among insect pollinators, butterflies are suitable model organisms to investigate foraging behaviour, because they can be easily monitored under natural circumstances. Adult butterflies mostly feed on floral nectar, and besides larval food intake, adult nectar-feeding was proved to significantly affect the longevity and reproductive success of several species. Furthermore, studying resource-use can yield basic information for conserving vulnerable species. Floral species selectivity and the spatio-temporal changes of foraging behaviour are still understudied in butterflies. Studies investigating foraging behaviour in insect pollinators on many spatio-temporal scales are also scarce.

In the first section of the thesis, we reviewed the floral resource sampling methods frequently used in pollination studies and highlighted the potential methodological biases. We selected studies investigating flowering plant abundance for insect pollinators in temperate grasslands. From these publications, we extracted specific information on methodologies. The focus was on how representative vegetation samples were both spatially and temporally. We also searched for trade-offs between different aspects of sampling investment. Furthermore, in a case study we compared scanning and quadrat sampling procedures to estimate floral resources in a small meadow. We showed that the two methods, and the two sampling persons differed in finding species, estimating flower abundance and flowering phenologies. We suggest that these differences can be explained by the procedures' biases estimating the spatially heterogeneous and rapidly changing floral resources. Although further field work on optimising sampling techniques is mandatory, based on the methodological literature review and the case study, we recommend a guideline for more

appropriate sampling designs, e.g. the need to increase sampling coverage and frequency.

In the second section of the thesis, we studied spatio-temporal changes in flower visitation in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne*, Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Papilionidae), a species spending considerable time on feeding. We studied its flower visitation behaviour at population and individual levels in relation to the abundance of available floral resources. Our aim were to reveal natural patterns in flower visitation. The collected field observational data were primarily suitable for descriptive analyses, rather than statistical hypothesis driven. Plant species differ in their flower traits (e.g. colour, nectar amount, flower type, etc.) and in flower abundances. Clouded Apollo butterflies may select between nectar plant species based on these traits. They visited a few nectar-plants frequently, while many others rarely, and did not visit several abundant species. Flower abundance and visit ratio varied among years and within flight periods. The number of visits increased with flower abundance in the most frequently visited plant species. Furthermore, we found considerable differences among individuals in their resource-use, i.e. remarkable individual specialisation. This variation was partly explained by changing floral resource availability over time, together with individual butterflies occurring in different time windows during the flight period. We found that the individuals' resource-use changed during their lifetimes, indicating that butterflies can adjust foraging to varying resource availability. Spatial occurrence of Clouded Apollo butterflies within one habitat were explained by the spatial distribution of the most frequently visited nectar-plant and habitat openness. Butterfly spatial occurrence changed over time, and this can be explained by the temporal changes in nectar-plant spatial distribution. Taken together, Clouded Apollo butterflies, beside their choosiness, are able to flexibly adjust their foraging behaviour to the resource distributions rapidly changing in space and time. We suggest that Clouded Apollo butterflies are sequential specialists, i.e. short-term specialists (individuals are specialists at narrow time windows) and long-term generalists at the levels of the individual during its lifetime, the population as well as the species, i.e. change flexibly among resources. Diet selectivity in adults might increase the vulnerability of this species. However, visitation plasticity may mitigate the effect of the lack of some nectar-plants, as complementary resources can be used as alternatives. This foraging plasticity can be essential for short-living insect pollinators in rapidly changing environments. Ultimately, the relative pace of environmental change compared to individual lifespan may be a key factor in resource-use plasticity.

## 12 Köszönetnyilvánítás

Köszönöm a lehetőséget, hogy az elmúlt években, a doktori munkám során rengeteg új dolgot tanulhattam, számos igazán új szemlélettel és készséggel gyarapodhattam. Az egész folyamatnak jelentős szerepe volt abban, hogy megértsem, mi az: „kutatni”, és abban, hogy úgy érezzem ez igazán nekem való feladat. Köszönöm Kis Jánosnak, Harnos Andreának és Kőrösi Ádámnak a töretlen támogatást, hogy a közös munka során partnerként kezeltek. Rengeteget tanultam a velük való együttműködésből. Örülök, hogy ötleteim nagy részét fontosnak és érdekesnek találták, és nem sajnálták az energiát és az időt a közös munkától. Köszönöm, hogy minden esetben kellő kritikával éltek az eredményekkel, az elemzésekkel és a kéziratokkal kapcsolatban. Köszönöm Kis Jánosnak, hogy egy ilyen érdekes és inspiráló témával foglalkozhattam. Köszönöm neki a kreatív gondolkodásnak és a módszerek, ismeretek elsajátításának megfelelő táptalajt adó légkört. Köszönöm Harnos Andreának, hogy mindezt pont annyival egészítette ki, amire szükségem volt, hogy olyan „tudás-csomagot” kaptam tőle, ami alappillére annak, hogy úgy érezhessem képes vagyok kutatóvá válni és válaszolni a jövőben felmerülő kutatási kérdésekre.

Köszönöm Nagy Jánosnak a munkám kezdete óta tartó támogatást, a növényfajok határozását és a botanikai mintavétel tervezése terén nyújtott segítséget. Lang Zsoltnak köszönöm a statisztikai elemzések terén nyújtott rendkívül színvonalas oktatást és a felmerülő kérdésekkel kapcsolatos mindenkori készséges segítségnyújtást. Köszönöm Farkas Ágnesnek és Zajácz Editnek, hogy bevezettek a nektár mintavételezés módszereinek rejtelmeibe. Köszönöm Tóth Zsuzsának, Turcsányiné Siller Irénnek és Turcsányi Gábornak a növényhatározás és botanikai mintavételezés terén nyújtott segítséget.

Köszönöm Hahn Istvánnak, Thomas Hovestadt-nak, Kabai Péternek, Jessica Kurylo-nak, Oliver Mitesser-nek, Podani Jánosnak és hat anonim bírálónak a doktori alapját adó kéziratokhoz fűzött javaslataikat, és/vagy a munka korábbi változataival kapcsolatos építő kritikáikat. Köszönöm a két témavezetőmnek, hogy számtalan alkalommal olvasták és javították az értekezés szövegét. Köszönöm Édesanyámnak, Danka Csillának és Kőrösi Ádámnak, hogy szintén részletesen átolvasták az értekezést és számos további hibára, tévedésre, fogalmazási pontatlanságra, vagy épp további érdekes kérdésre hívták fel a figyelmem. Köszönöm a műhelyvitára benyújtott doktori értekezést bíráló két opponensnek, Kosztolányi Andrásnak és Lengyel Szabolcsnak, a dolgozat kritikus olvasását. Köszönöm, hogy részletekbe menően felhívták a figyelmem a hibákra és hiányosságokra. Köszönöm a javaslataikat, érdekes kérdéseiket és felvetéseiket. Mindezek jelentősen emelték a kéziratok és az értekezés színvonalát.

Köszönöm Csintalan Zsoltnak a jelentős mértékű segítségét egy általam közben félbehagyott projektben, remélem idővel visszatérünk erre is. Köszönöm ebben a be nem

fejezett projektben nyújtott inspiráló együttműködést Rigler Eszternek.

Köszönöm a közös csapatmunkát, az ötleteket, a terepi vizsgálatokban való részvételt, és az adatbevitt a kis Apolló-lepkés projektek valamelyikén fáradozó diákoknak: Bella Marcellnek, Danka Csillának, Gór Ádámnak, Sáfrán Nikolettnek, Vajna Flórának, valamint az „Állattani terepgyakorlat” c. kurzus keretében terepmunkában résztvevő SZIE-ÁOTK Biológus MSc hallgatóknak. Úgy érzem, hogy rengeteget tanultam a velük való együttműködés során.

Továbbá köszönöm mindenkinek, aki bármilyen hozzászólással, ötlettel, információval segítette a doktori értekezés és az azt megalapozó kéziratok elkészültét.

Köszönöm a Duna-Ipoly Nemzeti Parknak és a Pilisi Parkerdőnek a terepi mintavétel megvalósulásának lehetőségét, az állatoknak és a növényeknek az önkéntelen együttműködést (Kutatási engedély szám: KTVF: 28512-2/2010 és 31430/2014).

Köszönöm az Állatorvostudományi Egyetem, Állatorvostudományi Doktori Iskolájának (korábban: Szent István Egyetem, Állatorvos-tudomány Kar, Állatorvostudományi Doktori Iskola) a lehetőséget és a támogatást. Köszönöm a doktori téma befogadását a SZIE-ÁOTK Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszéknek és a SZIE-ÁOTK Biomatematikai és Számítástechikai Tanszéknek. Köszönöm az ösztöndíj lejárta után a munkám folytatására lehetőséget adó MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoportnak, Podani Jánosnak és az összes csoportban dolgozó munkatársnak, valamint az értekezés utolsó simításaiban és a benyújtásában való támogatást az MTA ÖK Ökológiai és Botanikai Intézetnek, Kovács-Hostyánszki Anikónak. A munkát a doktori iskola által nyújtott forrásból, a SZIE-ÁOTK által nyújtott TÁMOP 4.2.2/B-10/1-2010-011, NKB-4185/59/2012, NKB-4533/53/2013, NKB-4848/53/2014, és Kutató Kari támogatásokból, valamint önerőből finanszíroztuk. A munka során szabad szoftvereket (LibreOffice, Mendeley, qGIS, R, RKWard, Ubuntu) használtunk. Mindemellett köszönöm mindenkinek, aki lehetőséget adott arra, hogy hozzáférjek az elolvasni kívánt publikációkhoz.

Továbbá köszönöm minden családtagnak és barátnak a támogatást. Köszönöm, hogy az elmúlt években egy csomó segítséget, megértést, támogatást és egy csomó minden mást (pl. szeretetet, digitális karórát, kereset kiegészítést, egy-két jó vagy rossz megjegyzést) kaptam Deli Gergőtől, Oláh Gergőtől, Ottó Lillától, Pálfi Emesétől és Víg Bencétől.

Nagy szeretettel köszönöm Szüleimnek a támogatást, a gondolkodásra ösztönzést, a belém plántált értékrendet és szemléletmódot. Azt, hogy a kezdetektől megválaszthatom, hogy hogyan szeretném alakítani a világról alkotott képemet. Örülök, hogy testvéremmel, Ákossal egész gyakran tudjuk egyeztetni, hogy ki merre halad a világ megismerésében, az emberek, állatok és növények viselkedésének kutatásában.

Örülök, hogy a legtöbb pillanat inspirál annyira, hogy alkotásként, egyfajta

művészetként foghatom fel a munkámat. Azt, hogy felfogtam, hogy ezt így érzem, leginkább Danka Csillának köszönhetem, aki mindig épp a legmegfelelőbbben és a legkedvesebben dörgöli bele az orrom minden olyan történésbe, amit valahol mélyen fontosnak érzek, de épp nem vagyok eléggé éber, hogy fel is fogjam. Köszönöm Csilla, hogy szignifikáns szerepet játszol az életemben!

Még egyszer köszönöm, mindenkinek, aki bármi aprósággal segítette, hogy szabadon csinálhassam azt, amihez épp kedvem van! ...az utóbbi időben például a fentiekhez volt kedvem.