

A kis apollólepke (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758)) nektárnövényfajok közti választása

VAJNA FLÓRA^{1*}, SZIGETI VIKTOR², HARNOS ANDREA³ és KIS JÁNOS¹

¹Állatorvostudományi Egyetem, Budapest, Ökológiai Tanszék, 1077 Budapest, Rottenbiller utca 50.

²Ökológiai Kutatóközpont, Lendület Ökoszisztéma-szolgáltatás Kutatócsoport, 2163 Vácrátót, Alkotmány út 2.

³Állatorvostudományi Egyetem, Budapest, Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék,
1078 Budapest, István utca 2. *E-mail: vajnaflora@yahoo.com

Kivonat. A lepkék jó modelljei lehetnek a táplálékforrás-választás tanulmányozásának, mert a kifejlett egyedek válogatnak a nektárforrás-kínálatból és képesek alkalmazkodni időben változó táplálékforrásaikhoz. Célunk a kis apollólepke (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758)) nektárnövényfaj-választását befolyásoló virágtulajdonságok megismerése volt. A vizsgált populációk egyedait jelölés-visszalátás módszerrel mintavételeztük 5, majd 2 éven keresztül két egymáshoz közeli réten a Visegrádi-hegységben. A virággyakoriságot bejárásos módszerrel becsültük. A virágtulajdonságokat a Bioflor adatbázisból gyűjtöttük. Az évenkénti viráglátogatási arány változott a növényfajok között. Nagy változatosságot találtunk az elérhető növények tulajdonságaiban és a virágkínálatban az egyes évek és a két rét között. A lepkék választását a virágok gyakorisága, színe és típusa, valamint a rovarbeporzás szerepe befolyásolta az egyik, míg csupán a virággyakoriság és a virágszín a másik réten. A növények beporzók választását befolyásoló tulajdonságai egymástól valószínűleg nem függetlenek. A viráglátogatási mintázat mindkét élőhelyen arra utal, hogy a kis apollólepkék választanak elérhető forrásaik közül. A két rét populációi közötti különbség azt sugallja, hogy a választás környezetfüggő. Valószínű, hogy az energiabefektetés-arányosan kinyerhető legtöbb és/vagy legjobb nektárt nyújtó fajokat látogatják a leggyakrabban. Ahhoz, hogy egy élőhely megfelelő legyen egy adott lepkefaj számára, elsődleges szempont a lárvális tápnövény jelenléte, ám az imágók táplálékát biztosító nektárnövények kellő mennyiségű előfordulása is nélkülözhetetlen lehet.

Kulcsszavak: forráshasználat, nektárforrás, növény-beporzó kapcsolat, táplálékkeresés, táplálékkínálat.

Bevezetés

A táplálkozás meghatározza az állatok túlélését és szaporodási sikerét (STEPHENS *et al.* 2007). A táplálékforrások elérhetősége, tér- és időbeli változatossága alakítja a fogyasztók viselkedését, túlélését, populációméretét, és ennek következtében a közösségek összetételét (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999; STEPHENS *et al.* 2007; CURTIS *et al.* 2015). Az állatok táplálékszükségeiknek megfelelően és lehetőségeikhez mérten választanak a rendelkezésükre álló táplálékforrásokból. Noha számos hipotézis jól magyarázza a források és a táplálkozás közötti összefüggéseket (PYKE *et al.* 1977; WILSON 1998; GOULSON 1999; STEPHENS *et al.* 2007), az állatok táplálkozási viselkedésének sok részlete még ismer-

retlen, pl. az, hogy mi alapján választják ki táplálékukat a rendelkezésre álló források közül. A növény-beporzó kapcsolatoknál fontos annak ismerete, hogy a beporzó milyen növényi tulajdonságok alapján választja ki azt a virágot, amelyikből táplálkozik. A növények virágai állatokat, pl. méheket, gekkókat, kolibrikat és denevéreket csalogatnak magukhoz, és azok végzik el a beporzást (WILLMER 2011). A „csalogatás” egyik fontos része, hogy a beporzók táplálékhoz, pl. virágporhoz (pollen) és nektárhoz juthatnak. A növény-beporzó kapcsolatok azért fontosak, mert több, mint negyedmillió növényfaj szaporodása állatokhoz kötött, esetükben a beporzást 130–300 ezer viráglátogató faj végzi (WILLMER 2011). A viráglátogató rovarok nagy részének táplálkozási viselkedéséről nehéz részletes, jó minőségű adatokat gyűjteni, de egyes lepkefajok táplálkozás közben könnyen megfigyelhetők, így a forráshasználat vizsgálatának alkalmas alanyai lehetnek (LEBEAU *et al.* 2016).

A lepkék (Lepidoptera) hernyóinak többsége növényevő (herbivór); lehetnek mono-, oligo- és polifágok is (SCHOONHOVEN *et al.* 2005). A fajok zömének kifejlett egyedei, az imágók, virágos növények nektárját fogyasztják és azok fontos beporzói lehetnek (JOHNSON & BOND 1994; CONNER *et al.* 1995; WARDHAUGH 2015), mint pl. egyes szegfűféléknek [Caryophyllaceae], (JENNERSTEN 1988; BLOCH *et al.* 2006), vagy akár gazdaságilag fontos növényfajoknak is (ABROL 2012). A többféle eltérő, hernyóként és kifejlett lepkeként felvett forrásból származó táplálék változatos fehérjékben, szénhidrátokban és ásványi anyagokban (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A különböző életszakaszokban felvett táplálék minősége és mennyisége egyaránt hatással lehet a lepkék szaporodási sikerére és élettartamára (BOGGS 1997; BRIEN *et al.* 2004; MEVI-SCHÜTZ & ERHARDT 2005; CAHENZLI & ERHARDT 2013; LEBEAU *et al.* 2016).

A kifejlett nappali lepkék alapvetően vizet és szénhidrátokat, valamint aminosavakat, szterolokat, vitaminokat és ásványi anyagokat igényelnek (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A virágok termelte nektár víz mellett változó mennyiségben cukrokat, főként szacharózt, glükózt és fruktózt, kisebb mennyiségben aminosavakat, zsírokat, olykor alkaloidokat és antioxidánsokat (pl. aszkorbinsavat) tartalmaz (BAKER & BAKER 1983; NICOLSON *et al.* 2007; ABROL 2012). A lepkék szaporodási sikerét és túlélését a víz és a cukor mellett a nektárok aminosav-tartalma is növelheti (HILL 1989; MEVI-SCHÜTZ & ERHARDT 2005; CAHENZLI & ERHARDT 2013). A nektár ízét a cukrok és az aminosavak aránya határozza meg; a lepke-porozta növények többnyire szacharózban gazdagok (BAKER & BAKER 1983; ERHARDT 1991; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A cukorkoncentráció növekedésével nő az energiatartalom, de a viszkozitás is, ami miatt nehezebbé válik a nektár felvétele (KIM *et al.* 2011). A lepkék számára a nektárok optimális cukorkoncentrációja 20–45% (KIM *et al.* 2011; WILLMER 2011). A termelt nektár összetétele és mennyisége növényfajok között eltér, genetikailag részben meghatározott, de nagyon változatos lehet (GILBERT *et al.* 1991; NICOLSON *et al.* 2007; WILLMER 2011; HICKS *et al.* 2016) és azt számtalan tényező befolyásolja (BAKER & BAKER 1983; NICOLSON *et al.* 2007; FARKAS *et al.* 2012). Bár a virágpor tartalmaz fehérjéket, szénhidrátokat, vizet, olajokat, ásványi sókat és vitaminokat (HALMÁGYI & KERESZTESI 1991; NICOLSON 2007; WILLMER 2011), a lepkék számára nem jelentős táplálékforrás. Az ősi rágó szájszervből később kialakult, csővé zárodott pödörnyelv, ami a ma élő lepkefajok többségének hosszú szájszerve (Glossata; KRENN 2010), valószínűleg alkalmatlan szemcsés anyagok felvételére (O'BRIEN *et al.* 2003; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). Kevés pollent is fogyasztó lepkefajt ismerünk, ilyenek pl. a rágó szájszervvel rendelkező ősmolyok (Micropterigidae; KRENN 2010).

Néhány lepkefaj imágója nektár mellett vagy helyett más forrásokból táplálkozik, ezekből olyan anyagokhoz jut, amelyek nektárokban nem vagy csak alig fordulnak elő, vagy olyan élőhelyen él, ahol kevés a nektárforrás (SETTELE *et al.* 2008). Egyes fajok egyéb növényi nedvekből cukrokhoz és fermentumokhoz jutnak (KNOPP & KRENN 2003; OMURA *et al.* 2008), mások rothadó gyümölcsből etanolhoz és ecetsavhoz (OMURA *et al.* 2008), ürülékből, tetemekből aminosavakhoz és nitrogénhez (O'BRIEN *et al.* 2003), vérből fehérjékhez és nátriumhoz (PLOTKIN & GODDARD 2013), szemfolyadékból fehérjékhez és sókhoz (HILGARTNER *et al.* 2007; PLOTKIN & GODDARD 2013), pocsolyákból és sárból nitrogénhez (O'BRIEN *et al.* 2003) és a talajból kioldódott ásványi anyagokhoz (KRENN 2001; HILGARTNER *et al.*, 2007; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009; STANG *et al.* 2009; KRENN 2010). Vannak olyan fajok is, melyek csak a lárvastádiumban felhalmozott tápanyagokból élnek, felnőttként nem táplálkoznak (MAY 1992; BOGGS & FREEMAN 2005; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009; WILLMER 2011).

A kifejlett lepkék választanak a nektárforrás-kínálatból (BAKOWSKI & BORON 2005; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009; THOMAS & SCHULTZ 2016), képesek igazodni annak gyors időbeni változásához (KANDORI & OHSAKI 1996; BLACKISTON *et al.* 2011; HANTSON & BAZ 2013), ugyanakkor rövid időtartamon belül sorozatban ugyanazon növényfaj különböző virágain táplálkozva figyelhetjük meg őket (LEWIS 1989; CORY & GOULSON 1993; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A választás a megfelelő táplálékbevitel miatt fontos, az ugyanazon nektárnövényfaj egymást követő látogatása pedig növelheti a táplálkozás hatékonyságát, a forrás felismerését, gyakorlással csökkentve a virág nektáriumának megtalálásához szükséges időt (GOULSON 1999). A nektártermelő, rovarporozta virágfajok érdekeltek az ismételt látogatásban, mert ez biztosítja a beporzást (ANDERSSON 2003; WILLMER 2011), így a magprodukción is, ezáltal a beporzók hatnak a következő évek nektárnövénykínálatára, táplálékforraisaik populációinak méretére (KUNIN 1997; MAHORO 2002; ELZINGA *et al.* 2007; NICOLSON *et al.* 2007). A növényközösségek fajgazdagsága a lepkék számára nyújtott táplálékkínálaton keresztül befolyásolja a lepkéközösségek diverzitását (KITAHARA *et al.* 2008; KUBO *et al.* 2009; WALLISDEVRIES *et al.* 2012).

A természetes, valamint a mezőgazdasági ökoszisztémák stabilitását veszélyezteti a beporzó rovarok számának világszerte tapasztalható csökkenése (POTTS *et al.* 2010; BURKLE *et al.* 2013). Ebben valószínűleg nagy szerepet játszik a jelenlegi tájhasználat, az élőhelypusztulás és -feldarabolódás okozta virággyakoriség- és növényfajgazdagság-csökkenés (POTTS *et al.* 2010; WALLISDEVRIES *et al.* 2012). Mivel a beporzó rovarok és a hozzájuk kötődő növények között szoros kapcsolat van, már kis változások is (pl. a beporzók és/vagy a virágok egyedszámváltozása, időbeli eltolódás a virágzás és a növény beporzóinak jelenléte között) nagy hatással lehetnek egész közösségekre. A beporzók egyedszámának csökkenésével pl. alacsonyabb lesz a megtermékenyített virágok aránya, kisebb lesz a maghozam, kevesebb magból pedig a következő évben kevesebb növény fejlődik (HEGLAND *et al.* 2009). Ha nem egy időben virágzik a növény a beporzó faj(ok) rajzásával, akkor elmarad a virágok megtermékenyítése, ami a növények alacsonyabb szaporodási sikeréhez vezet, valamint éheznek a beporzók (HEGLAND *et al.* 2009). A növény-beporzó közösségeket ezért sebezhetőnek tartják (KEARNS & INOUE 1993; POTTS *et al.* 2010; NILSSON *et al.* 2013). Mivel többszázezer növényfaj fennmaradása múlik azon, hogy a növény-beporzó kapcsolatok, hálózatok megfelelően működnek-e (WILLMER 2011), hatékony természetvédelmi stratégiák kidolgozásához elengedhetetlen, hogy részletes ismeretekkel rendelke-

zünk a védett fajok státuszáról: előfordulásukról, populációméretükről, sebezhetőségükről és az ezeket meghatározó ökológiai tényezőkről (NEW *et al.* 1995; SIMBERLOFF 1998; SUTHERLAND 2000; DICKS *et al.* 2013). Ennek ellenére számos faj, köztük a legtöbb védett rovar ökológiai igényeiről hiányosak az ismereteink (NEW 2012). A lepkék felnőttkori táplálkozásáról ugyancsak szűkös ismeretekkel rendelkezünk (TUDOR *et al.* 2004; MATTER *et al.* 2009). Kevés tanulmány vizsgálja terepi megfigyelésekkel a nektárnövények közötti választást (JENNERSTEN 1984; THOMAS & SCHULTZ 2016), valamint a viráglátogatás és a virágkínálat közötti időben változó kapcsolatokat (STEFANESCU 1997; BĄKOWSKI & BORON 2005; PRATT & WIESENBERN 2009; SZIGETI *et al.* 2018). Megfelelő fajmegőrzési stratégiák kidolgozásához fontos lehet a lepkék felnőttkori forráshasználatának részletes ismerete is (DENNIS 2010; NEW 2012; DICKS *et al.* 2013; THOMAS & SCHULTZ 2016). A lepkék táplálkozási viselkedésével foglalkozó vizsgálatok hozzájárulhatnak a növény-beporzó kapcsolatok megértéséhez, természetvédelmi stratégiák kidolgozásához, és modellrendszerekként segíthetnek akár olyan, a mezőgazdaságban is jelentős folyamatok megértésében, mint a beporzás (ALBRECHT *et al.* 2007; ABROL 2012).

Vizsgálatunkban a következő kérdésekre kerestük a választ: (1) milyen nektárnövény-fajokat látogatnak a kis apollólepkék (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758); Lepidoptera: Papilionidae) a rendelkezésükre álló virágos növények közül, és (2) milyen virágtulajdonságok határozzák meg a növényfajok közötti választást. E faj imágói sok időt töltenek táplálkozással (KONVIČKA & KURAS 1999; VOJNITS & ÁCS 2000; SZIGETI 2018). Táplálkozásuk könnyen megfigyelhető, megfelelő élőhelyen visszalátási valószínűségük magas lehet (KONVIČKA & KURAS 1999; KUUSAAARI *et al.* 2016), az ivarak könnyen elkülöníthetőek (WEISS 1999), ezért megfelelő alanyai mind populációs, mind egyedi szintű nektárnövény-választást és táplálkozási viselkedést célzó vizsgálatoknak.

A kis apollólepkék olyan területeken él, ahol a lárvakori tápnövénye kellő mennyiségben előfordul és ehhez közel az imágóknak szükséges nektárnövényekben gazdag, napos, nyílt élőhelyek találhatóak (VAN HELSDINGEN *et al.* 1996; WEISS 1999; KUUSEMETS *et al.* 2005; KONVIČKA *et al.* 2006; VAN SWAAY *et al.* 2010). Magyarországon gyakori domb- és hegyvidéki faj, április végétől július elejéig repül (RONKAY 1997). A hernyók kizárólag keltikefajokon (*Corydalis* spp.) táplálkoznak, hazánkban az odvas (*C. cava*) és az ujjas keltikét (*C. solida*) fogyasztják (MEGLÉCZ *et al.* 1997). Az imágók eltérő nektárforrásokat látogatnak különböző élőhelyeiken (KUDRNA & SEUFERT 1991; VAN HELSDINGEN *et al.* 1996; VOJNITS & ÁCS 2000; KONVIČKA *et al.* 2001; KONVIČKA *et al.* 2006; LARA RUIZ 2011; PECSENYE 2017; SZIGETI 2018).

A kis apollólepkét a Berni Egyezmény védi, hazai (13/2001. (V. 9.) KöM rendelet – 2. számú melléklet) és európai Vörös Listás faj (VAN SWAAY *et al.* 2010). Populációinak száma és mérete Európa-szerte csökken (WEISS 1999; KUUSAAARI *et al.* 2007; SETTELE *et al.* 2008; CINI *et al.* 2020). Ebben jelentős szerepe lehet a számukra kedvező, geofitonokban gazdag lomberdők lecserélésének túlelvélű állományokra (KONVIČKA & KURAS 1999; FELTON *et al.* 2010). Európai elterjedési területének déli és északi határai a XX. század második felében északabbra tolódtak, feltehetően a klímaváltozás következtében (PARMESAN *et al.* 1999). E kedvezőtlen tendenciák folytatódása várható, ezáltal élőhelyeik száma tovább csökkenhet (WILSON & MACLEAN 2011; SCHWEIGER *et al.* 2012), és néhány évtized múlva hazánkban el is tűnhet (SETTELE *et al.* 2008). E faj hatékony védelme érdekében szükség van ökológiai igényeinek, így táplálkozási viselkedésének ismeretére.

Módszerek

Helyszín és időszak

Vizsgálataink a Visegrádi-hegység két helyszínén, a Leány-kúti réten (47°44'23,20"É; 19°03'33,42"K, 300 m tengerszint feletti magasság, 0,6 hektár) 2009–2013 között (5 év) és a Hegyesden (47°45'22,62"É; 19°02'49,54"K, 295 m tengerszint feletti magasság, 0,5 hektár) 2014–2015 között (2 év) április végétől június elejéig folytak. A két élőhely egymástól kb. 2 km-re található, azokat egymástól zárt erdő választja el, közöttük a kis apollólepkék diszperzióját nem észleltük, jóllehet nyílt élőhelyeken jelölés-visszafogás vizsgálattal kb. 3 km-es elmozdulásukat is megfigyelték (KÖRÖSI Á. szóbeli közlés). E kis területű élőhelyeken kevés mintavételező személlyel is részletes jelölés-visszafogás vizsgálatot végezhetünk a teljes ott élő állományon.

A kis apollólepkéket a repülési időszak alatt az esős és/vagy nagyon hideg napokat kivéve (amikor a lepkék inaktívak; vizsgálatunk ideje alatt a repülési időszak átlagosan 12%-a volt ilyen) minden nap mintavételeztük kb. 9:00–17:00 (Leány-kúti rét), valamint 9:00–18:00 (Hegyesd) között. A különbséget az eltérő kitettség okozta, a Leány-kúti rét délután hamarabb került árnyékba, mint a Hegyesd, és a kis apollólepkék árnyékban inaktívvá válnak. A mintavételt néhány nappal a várt repülési időszak előtt kezdtük.

Kis apollólepké mintavétel

A lepkéket jelölés-visszalátás módszerrel mintavételeztük. Lassú tempóban naponta több alkalommal körbejártuk a teljes területet. A mintavétel során mindkét réten állandó, keskeny ösvényeket használtunk, hogy mérsékeljük a taposást. Az összes észlelt kis apollólepkét feljegyeztük. A jelöletlen példányokat befogtuk és egyedileg jelöltük. A jelölés részben egy egyedi azonosítószámból állt, amit a hátsó szárny fonákjára (ventrális oldalára) fekete alkoholos filctollal írtunk, részben egy három pöttyből álló színkódból, amit edding® lakkrost-tollal festettünk az elülső szárny hasi oldalának csúcsi részére, ahol átlátó a szárny, így a kód mind a szárny felszínéről (dorzális oldaláról), mind fonákjáról távcsővel leolvasható volt. A szám a befogás során olvasható biztonsági jelölés az elülső szárnycsúcs sérülésének esetére. Nem észleltük, hogy az általunk használt jelölés a lepkék viselkedését befolyásolta volna. Amikor egy egyedtet táplálkozni láttunk, feljegyeztük a színkódját, ivarát, az észlelés időpontját, valamint a látogatott növényfajt.

Virággyakoriság mintavételezése

A virággyakoriságot bejárásos módszerrel becsültük (SZIGETI *et al.* 2016) kb. 3 naponta az időjárástól függően (Leány-kúti rét: medián: 3; terjedelem: 2–6 nap; Hegyesd: medián: 3; terjedelem: 1–5 nap). A mintavételt legkésőbb a lepkék repülési időszakának második napján kezdtük és legkorábban a repülési időszak vége előtt két nappal fejeztük be. A mintavétel során körülbelül egy óra alatt körbejártuk a teljes rétet, feljegyeztük az éppen virágzó rovarporozta növényfajokat és becsültük a kinyílt, nem hervadt virágok gyakoriságát. A teljes rét fajonkénti virággyakoriság-bebecslésére a következő, egymástól egyenlő távolságú kategóriákat használtuk: nagyon ritka, ritka, többé-kevésbé ritka, többé-kevésbé gyakori, gyakori, nagyon gyakori.

Nektárnövény tulajdonságok

A nektárnövényfajok közötti választás megértéshez a kis apollólepkék szempontjából fontosnak tűnő virágtulajdonságokról gyűjtöttünk adatokat a Bioflor (KLOTZ *et al.* 2002) adatbázisból. Ezek a következők: (1) a rovarbeporzás jelentősége (kategóriás változó: ritkán, közepesen gyakran, általában, mindig, ismeretlen), (2) nektárjuttatás mennyisége (kategóriás: semmi, kevés, közepes, sok, ismeretlen), (3) virágszerkezet (Kugler-féle virágtípus; kategóriás: korong alakú, mély pártacsövű korong alakú, pillangós, ajakos, fészkes, pollen-/szélporozta, egyéb: eredetileg 3 kategóriába tartozó 9 fajt soroltunk ebbe a csoportba; (KUGLER 1970)), (4) virágszín (kategóriás: fehér, kék, rózsaszín, lila [az adatbázis „violet” és „purple” megnevezéseit egyaránt lilaként használva összevontuk], piros, sárga, barna, zöld). Azon fajok esetében, amelyekről nem találtunk adatot, a nemzetség többi fajához tartozó adatok közül a legvalószínűbbet vagy a leggyakrabban előfordulót használtuk.

Adatelemzés

Arra voltunk kíváncsiak, hogy a virágfajonkénti látogatási arányokkal milyen növényi tulajdonságok függenek össze, hogy ebből következtethessünk a növényfajok közötti választást befolyásoló tényezőkre. A viráglátogatási megfigyeléseket évekre összegeztük, majd növényfajonkénti százalékos viráglátogatási arányokat számoltunk. Egy-egy lepkeegyedről több viráglátogatási megfigyelést is gyűjthettünk, az összes éves megfigyelést összegeztük, nem súlyozva azzal, hogy mely egyedekről származnak a megfigyelések. Kiszámoltuk a virággyakoriságok évenkénti és növényfajonkénti mediánját. A virággyakoriságot kategóriás változóként használtuk az elemzések során.

Válaszváltozónk a növényfajonkénti viráglátogatási arányok $\log_{10}(x + 0,1)$ transzformáltja volt. Az összes lehetséges magyarázó változó a virággyakoriság, az év, a rovarbeporzás szerepe, a nektárjuttatás mennyisége, a Kugler-féle virágtípus és a virág színe voltak. A két helyszín adatait külön-külön elemeztük. A magyarázó változók közül véletlen erdők („random forest”, STROBL *et al.* 2007) módszerrel választottuk ki a viráglátogatással összefüggő fontosabb változókat. Az így kapott változók viráglátogatásra gyakorolt hatásának és a köztük található kapcsolatokat döntési fákkal („decision tree”) elemeztük tovább. A döntési fa olyan módszer, amely grafikusan megmutatja a célváltozók és magyarázó változók közötti összefüggéseket, valamint a magyarázó változók hatásai közti hierarchiát (DE’ATH & FABRICIUS, 2000). E módszerek korlátja, hogy nem tudják figyelembe venni azt, hogy – mint esetünkben is – egyes lepkeegyedek többször is szerepelnek az adatsorban. Munkánk feltáró elemzés, eredményeink ennek ismeretében értelmezhetők.

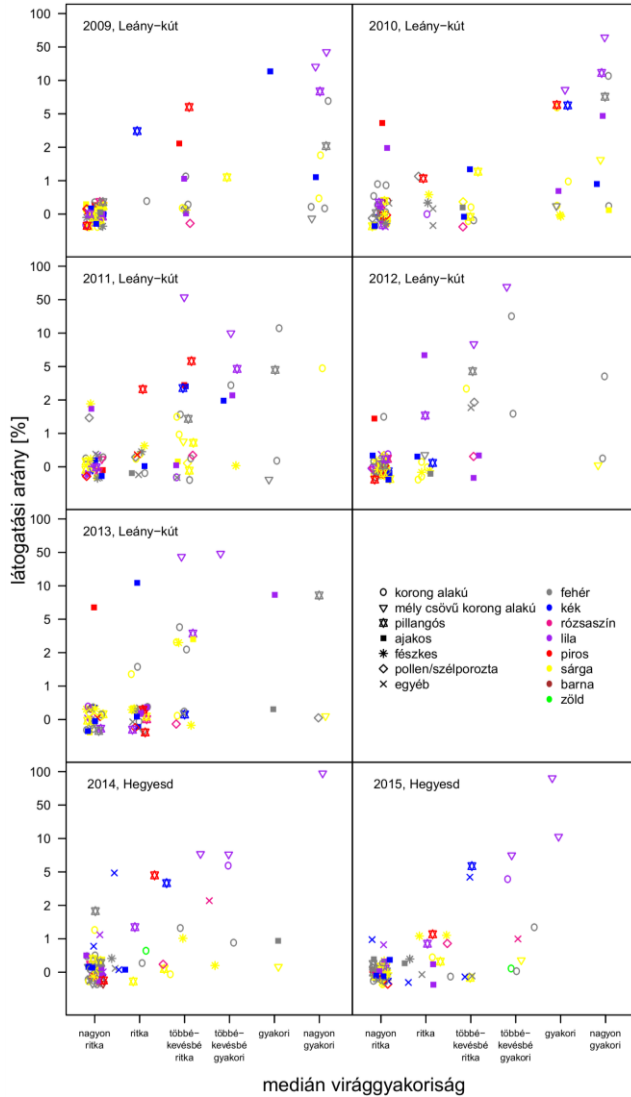
Az elemzéseket és az ábrákat R 3.6.3 statisztikai környezetben (R Core Team 2018) készítettük. A „party 1.3-4” csomagot (HOTHORN *et al.* 2006) használtuk a véletlen erdők és a döntési fa elemzéshez.

Eredmények

A Leány-kúti réten 5 év alatt 524 egyed 2676, míg a Hegyesden 2 év alatt 234 egyed 2552 viráglátogatását figyeltünk meg.

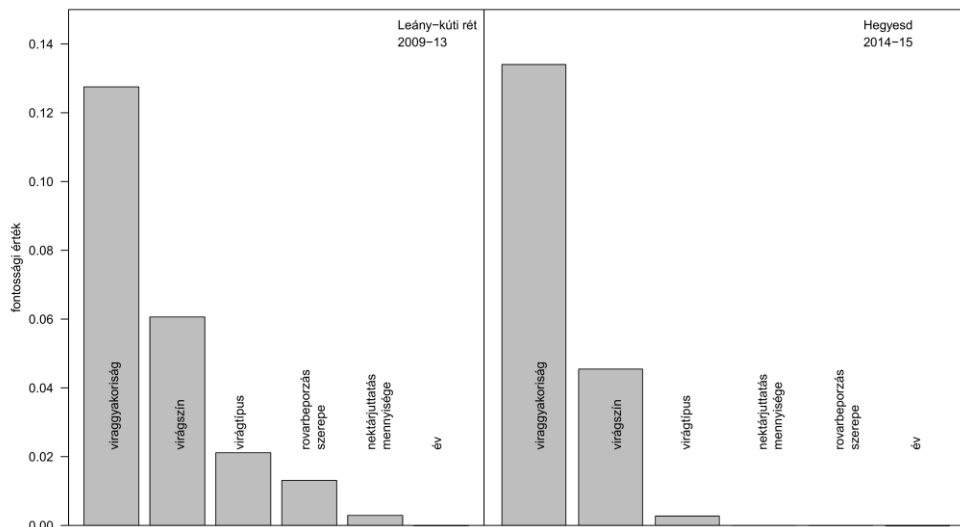
A Leány-kúti réten a talált 71 rovarporozta növényfaj közül 36-on egyszer sem figyeltünk meg kis apollólepkéket; 18 fajt pedig 1%-nál ritkábban látogattak, míg 17 fajt 1%-ban, vagy annál nagyobb arányban látogattak valamelyik évben; Hegyesden 75 növényfaj közül 44-et elkerültek, 24 fajon 1%-nál ritkábban táplálkoztak, 7 fajon figyeltük meg őket legalább 1%-ban (fajlista: Melléklet: 1. táblázat). A repülési időszakonkénti látogatási arány jelentősen változott növényfajok között (min–max: 0–60,4% (Leány-kúti rét), 0–73,6% (Hegyesd)). Az évente négy leggyakrabban látogatott faj összesített látogatási aránya 76,4–84,8% volt a Leány-kúti réten, illetve 89,2–92,8% Hegyesden (Melléklet: 1. táblázat). Az öt vizsgálati év során hét növényfaj közül került ki az adott évben leggyakrabban látogatott négy faj a Leány-kúti réten, melyek a következők: erdei gyöngyköles (*Aegonychon purpurea-coeruleum*), magyar szegfű (*Dianthus giganteiformis* subsp. *pontederiae*), csattogó szamóca (*Fragaria viridis*), üstökös pacsirtafű (*Polygala comosa*), enyves szegfű (*Silene viscaria*), közönséges kakukkfű (*Thymus odoratissimus*), hegyi here (*Trifolium montanum*); a Hegyesden két év alatt öt növényfaj alkotta az évente leggyakrabban látogatott négy faj csoportját: erdei gyöngyköles, közönséges ínfű (*Ajuga genevensis*), magyar szegfű, enyves szegfű, kaszanyűg bükköny (*Vicia cracca*). Az évente leggyakrabban látogatott faj látogatási aránya 36,5–60,4% között változott a Leány-kúti réten és 70,3–73,6% között a Hegyesden. A kis apollólepkék a Leány-kúti réten leggyakrabban a magyar és az enyves szegfűvet, míg a Hegyesden mindkét évben a magyar szegfűvet látogatták (Melléklet: 1. táblázat). A Hegyesden kevesebb fajt látogattak nagy arányban, mint a Leány-kúti réten (Melléklet: 2. táblázat).

Nagy változatosságot találtunk az évek és a rétek között a virágok előfordulásában és a látogatási arányokban a virágok színe és szerkezete szerint (1. ábra). A kis apollólepkék növényfajok közötti választását a véletlen erdők alapján mindkét réten befolyásolta a virággyakoriság és a virág színe, a Leány-kúti réten kisebb mértékben a virágok szerkezete és a rovarbeporzás jelentősége (2. ábra). A döntési fák segítségével e változók közötti hierarchiát is megérthetjük: a kis apollólepkék a Leány-kúti réten a nem túl ritka virágok közül gyakrabban táplálkoztak a lila és piros, a Hegyesden a kék, lila és piros virágúakon, mint a más színűeken. A ritka fajok esetében a párta színe kimutatható mértékben befolyásolta a választást (3–4. ábra). A Leány-kúti réten a nem túl ritka piros és lila virágú fajokat gyakrabban látogatták, ha a virágok pillangósok vagy mély csövű korong alakúak voltak, ritkábban, ha sekély korong alakúak vagy ajakosok (1. ábra). A nagyon ritkán előforduló fajok közül gyakrabban táplálkoztak olyanokon, amelyeknél a rovarok jelentősége a beporzásban kizárólagos. Sem a virágok szerkezete, sem a rovarbeporzás jelentősége nem befolyásolta kimutathatóan a hegyesdi kis apollólepkék nektárforrás-választását, a nektártermelés mennyisége pedig egyik réten sem játszott szerepet a választásban és a különböző években e mintázatok hasonlóak voltak (3–4. ábra).



1. ábra. Kis apollólepkék évenkénti viráglátogatási arányai (%) és a virággyakoriságok a két réten. Mindegyik szimbólum egy-egy növényfajt jelent. A szimbólum típusa a növényfaj virágtípusát (KUGLER 1970), színei a virágok színét jelentik, kivéve a fehér virágokat, amiket az ábrán szürkével jelöltünk. A pontokat mindkét tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért. Az y-tengely 10-es alapú logaritmus-skálájú.

Figure 1. Clouded Apollo butterflies' annual flower visit ratios (%) and flower abundances at the two study sites. Each symbol represents a flower species. Symbol shapes represent floral structures: ○ disc flower, ▼ stalk disk flower, ☆ flag blossom, ■ lip flower, * flower head, ◇ pollen/wind pollinated flowers, × other types (KUGLER 1970). Symbol colours denote petal colours, except in white flowers represented here with grey. On the x-axis, from left to right, flower abundance increases (very scarce → very abundant). We jittered symbols on both axes for better visibility. The y-axis is log₁₀-scaled.



2. ábra. A viráglátogatás arányát magyarázó változók fontossági sorrendje a véletlen erdők szerint, évekre összesítve a két réten.

Figure 2. Explanatory variables' importance in flower visit ratios according to the random forests, pooled for years at the two study sites. Variables from left to right: flower abundance, flower colour, flower type (see symbols on Fig. 1), role of insect pollination, nectar reward, year.

Értékelés

A kis apollólepkék egy–másfél hónapos repülési időszaka alatt a vizsgált két kis területű élőhelyen összesen 71 (Leány-kúti rét), illetve 75 (Hegyesd) rovarporozta növényfajt találunk. Ehhez hasonló a közép-európai természetes rétek rovarporozta virágos növényeinek sokfélesége is (BINKENSTEIN *et al.* 2013; HEJCMAN *et al.* 2013). A Hegyesden kevesebb fajból táplálkoztak a lepkék nagy arányban, mint a Leány-kúti réten, feltehetőleg a vizsgált évek során kiemelkedően magas magyar szegfű abundancia miatt. A hegyesdi viráglátogatások több mint 70%-át ezen a fajon figyeltük meg. Hasonlóan nagy arányban látogatott faj a Leány-kúti réten nem volt, ott évenként 4 fajon figyeltük meg a látogatások több mint 80%-át, és a négy faj közül egyiknek sem volt kiemelkedő a látogatottsága a másik háromhoz képest. A viráglátogatási mintázat mindkét élőhelyen arra utal, hogy a lepkék választanak forrásaikból, és a két rét közötti különbség azt sugallja, hogy a válogatás mértéke környezetfüggő. Környezetfüggőségre utal az is, hogy mindkét réten a virággyakoriság volt a legfontosabb látogatást befolyásoló nektárforrás-jellemző.

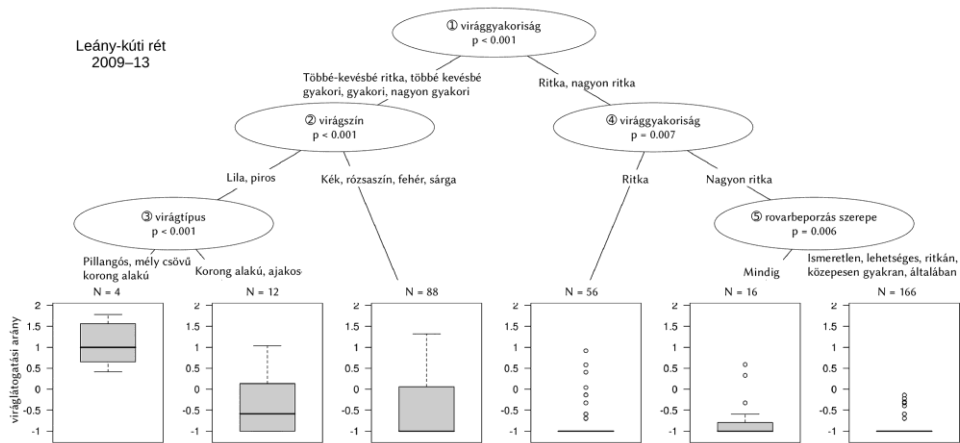
A kis apollólepkék növényfajok közötti választását mindkét réten meghatározta a virággyakoriság, a virágszín alapján választottak a gyakoribb fajokból, de a szín nem játszott szerepet a ritka növényfajok látogatásában (3–4. ábra). A Leány-kúti réten a gyakoribb piros és lila virágú fajok esetében a virágok szerkezete is befolyásolta a választást, a különö-

sen ritka fajok esetében pedig a rovarbeporzás jelentősége (3. ábra). Sem a virágok szerkezete, sem a rovarbeporzás jelentősége nem befolyásolta kimutathatóan a hegyesdi kis apollólepkék nektárforrás-választását (4. ábra). Valószínű, hogy a Hegyesden a magyar szegfű rendkívüli gyakorisága és térbeli homogenitása következtében kialakult magas, több mint 70%-os látogatási arány, valamint az, hogy a többi, viszonylag gyakran fogyasztott növényfaj virága szintén lilás színű és hosszú pártájú volt, elfedte a virágszerkezet hatását. Noha a virággyakoriság volt a kis apollólepkék látogatását befolyásoló legfontosabb változó, néhány gyakori növényt egyáltalán nem látogattak, ilyen pl. a Leány-kúti réten a fehér pártájú pusztai sárma (*Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii*), míg a legtöbbet látogatottak közül számos faj csak közepes gyakorisággal fordult elő (1. ábra; Melléklet: 1. táblázat). Valószínű, hogy az energiabefektetés-arányosan kinyerhető legtöbb és/vagy legjobb nektárt nyújtó fajokat látogatták a leggyakrabban, és valószínűleg vannak olyan növényfajok, amelyek alkalmatlan nektárforrások a kis apollólepkék számára.

A virággyakoriság durva becslése a ténylegesen elérhető táplálék mennyiségének, mivel csak a virágmennyiségről ad információt, a nektár mennyiségéről és minőségéről nem. A nektár mennyisége az elemzéseink szerint nem volt fontos változó (2. ábra). Ennek lehetséges oka, hogy nem aktuális, vizsgálati helyszíneken mért, hanem adatbázisból származó, durva felbontású kategóriás változókat használtunk. Valószínűnek tartjuk, hogy az aktuálisan elérhető, a viráglátogatók által intenzíven mintavételezett nektármennyiségek kapcsolatban állnak a nektárforrás-választással (VAN RIJN & WÄCKERS 2016). A nektármennyiséget sok környezeti tényező befolyásolja, ezért fajok közötti változatossága magas lehet (WITT *et al.* 1999). SZIGETI (2018) alapján a magyar és az enyves szegfű kivételével a gyakran látogatott növényfajok esetén nagy volt azon virágok száma, melyek nem tartalmaztak nektárt, ami azt sugallja, hogy a kis apollólepkék gyakran próbálnak táplálkozni olyan fajokon, amelyek nem, vagy csak nagyon kis mennyiségben tartalmaznak táplálékot. A nektármennyiségeket részletesen is figyelembe vevő elemzésekhez a korábbiaknál jóval nagyobb intenzitású terepi mintavételre volna szükség (SZIGETI 2018).

Vizsgálatunkban a kis apollólepkék által leglátogatottabb virágfajok kékek, lilák vagy pirosak (3–4. ábra). KUDRNA & SEUFERT (1991) nem találtak színpreferenciát kis apollólepkéknél, míg VAN SWAAY *et al.* (2010) piros és lila, VOJNITS & ÁCS (2000) lila és mályva színű virágok, PECSENYE (2017) pedig bíbor és lila színű ajakosok (Lamiaceae) gyakori látogatását figyelték meg. Más lepkefajok, pl. a rokon *Parnassius smintheus* DOUBLEDAY, 1847 sárga (MATTER *et al.* 2009), illetve egyes boglárkalepkék (Lycaenidae) sárga és ibolya, más boglárkák főleg sárga virágokat látogatnak (BAKOWSKI & BORON 2005; PECSENYE 2017). Az adatbázisból vett színkategóriák az emberi látás alapján készültek és a különböző források eltérő szín-elnevezéseket használtak. A virágok színe függhet a termőhelytől is, így egy nemzetközi adatbázisból származó adatsor egy konkrét élőhelyre nézve torzíthat. Például a Hegyesden gyakori és látogatott bérci here (*Trifolium alpestre*) a Bioflor adatbázis szerint piros, ezt a fajt mi inkább lilásrózsaszínnak mondanánk. Az alábbiakban mutatunk néhány példát a Leány-kúti réten, illetve a Hegyesden előforduló növényfaj Bioflor adatbázisban talált a színére: fehér: *Fragaria viridis*, *Trifolium montanum*, kék: *Ajuga genevensis*, *Vicia cracca*, rózsaszín: *Thymus odoratissimus*, lila: *Aegonychon purpurea-coeruleum*, *Dianthus giganteiformis* subsp. *pontederiae*, *Silene viscaria*, piros: *Trifolium alpestre*, *T. pratense*. Az UV-tartományban is látó lepkék más-ként érzékelik a színeket hozzánk képest (ARIKAWA 2003), ezért érdemes lenne a lepkék

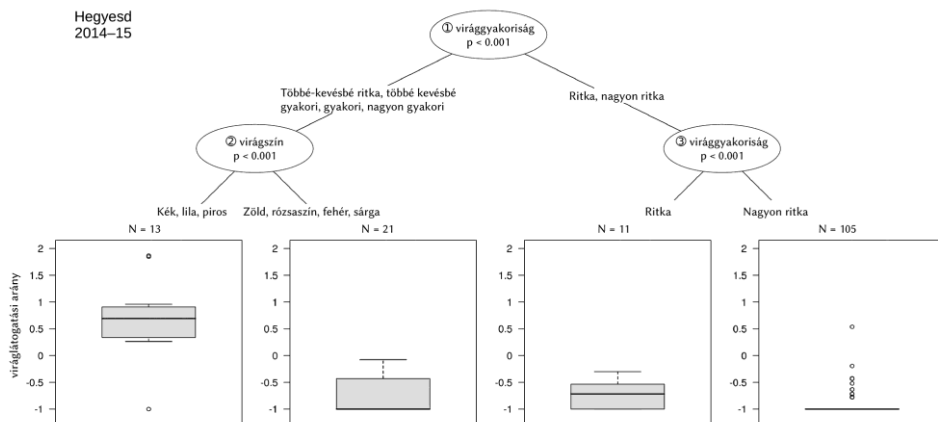
látásának figyelembevételével, hasonló napsugárzási intenzitás mellett, *in situ* spektrofotometriás méréseket végezni a virágszínek objektív meghatározásához. Szemben a méhalkatúak (Apoidea) többségével (PEITSCH *et al.* 1992), a lepkefajok látása jelentősen eltérhet egymástól (EGUCHI *et al.* 1982). A *Parnassius* nemből a *P. glacialis* BUTLER, 1866 látásáról vannak ismereteink (AWATA *et al.* 2010). Ez a faj a kis apollólepkék közeli rokona (MICHEL *et al.* 2008, OMOTO *et al.* 2009), így elképzelhető, hogy látásuk is hasonló, és a *P. glacialis* látásának ismeretében hitelesebb képet kaphatnánk arról, hogyan érzékelik a kis apollók a látogatott virágok színét.



3. ábra. A viráglátogatásra ható tényezők döntési fa alapján a Leány-kúti réten, évekre összesítve. Az ellipszisek a csomópontok, azt mutatják, hogy a magyarázó változó alapján hol lehet szignifikánsan kettébontani a válaszváltozót gyakrabban és ritkábban látogatott csoportokra. A bekarikázott számok csomópont azonosítók. Az élek feliratait jelzik, hogy a magyarázó változók milyen értékei mentén különültek el a szétválasztott csoportok. A dobozábrák mutatják a viráglátogatási arányokat, ahol az y-tengely 10-es alapú logaritmus-skálájú, és N jelöli a növényfajok számát; a növényfajok évente ismétlődnek az elemzésben.

Figure 3. Floral traits influencing visits ratios at Leány-kúti rét, years pooled. The ellipses are the nodes showing where explanatory variables split the response variable, visit ratio, into two groups, i.e. more and less frequently visited. Circled numbers are node identifiers. Edge labels show split values of the response variables. Box-plots show the flower visit patterns; their y-axis is log₁₀-scaled, N is the number of flower species; plant species included in the analyses are annually repeated. The variables responsible for splits are, in node 1 and node 4: flower abundance (1 left: more or less abundant – very abundant, right: scarce, very scarce; 4 left: scarce, right: very scarce), node 2: flower colour (left: purple, red; right: blue, pink, white, yellow), node 3: flower structure (left: flag blossom, stalk disk, right: disk, lip flower) and node 5: importance of insect pollination (left: exclusive, right: facultative).

Valószínűleg a növényfajok közötti választás nem magyarázható csupán a virágok gyakoriságával és színével. Egyszerre több tényező is befolyásolhatja azt, és egyes tényezők egymással is összefügghetnek, a szerkezet és a szín nem függetleníthető: pl. a kék, lila, piros fajok legtöbbször egyben mély kelyhűek, és több nektárt termelnek (GALETTA & BERNARDELLO 2004; RODRÍGUEZ-GIRONÉS & SANTAMARÍA 2004; NEUMAYER & SPAETHE 2007).



4. ábra. A viráglátogatásra ható tényezők döntési fa alapján a Hegyesden, évekre összesítve. Az ellipszisek a csomópontok, azt mutatják, hogy a magyarázó változó alapján hol lehet szignifikánsan kettébontani a válaszváltozót gyakrabban és ritkábban látogatott csoportokra. A bekarikázott számok csomópont azonosítók. Az élek feliratait jelzik, hogy a magyarázó változók milyen értékei mentén különültek el a szétválasztott csoportok. A dobozbrák mutatják a viráglátogatási arányokat, ahol az y-tengely 10-es alapú logaritmus-skálájú, és N jelöli a növényfajok számát; a növényfajok évente ismétlődnek az elemzésben.

Figure 4. Floral traits influencing visits ratios at Hegyesd, years pooled. The ellipses are the nodes showing where explanatory variables split the response variable, visit ratio, into two groups, i.e. more and less frequently visited. Circled numbers are node identifiers. Edge labels show split values of the response variables. Box-plots show the flower visit patterns; their y-axis is log₁₀-scaled, N is the number of flower species; plant species included in the analyses are annually repeated. The variables responsible for splits are, in node 1 and node 3: flower abundance (1 left: more or less abundant – very abundant, right: scarce, very scarce; 3 left: scarce, right: very scarce) and node 2: flower colour (left: blue, purple, red; right: green, pink, white, yellow).

A növényfajok közti választás mértéke hasonló volt más lepkefajokéhoz (JENNERSTEN 1984; BAZ 2002; MATTER *et al.* 2009; HANTSON & BAZ 2013). A viráglátogatás populációs, évek közötti és egyedszintű éntrendbeli különbségeiben, valamint az élőhelyen belüli előfordulás alakításában fontos szerepet tölt be a virággyakoriság tér- és időbeli változása (SZIGETI *et al.* 2015). Élőhelyek és populációk között is lehetnek eltérések az imágók éntrendjében. Ezt részben a két általunk vizsgált hasonló méretű, egymáshoz közeli élőhely (Melléklet: 1. táblázat), részben pedig más közleményekben (KUDRNA & SEUFERT 1991; VAN HELSDINGEN *et al.* 1996; VOJNITS & ÁCS 2000; KONVIČKA *et al.* 2001; KONVIČKA *et al.* 2006; LARA RUIZ 2011) ismertetett, kis apollólepkék látogatta nektárforrások eltérései támasztják alá. Az általunk vizsgált két rét rovarporozta növényeinek jelentős része azonos, abundanciáik azonban nagymértékben különböznek, pl. a magyar szegfű sokkal ritkább a Leány-kúti réten, mint a Hegyesden. A kis apollólepkék táplálkozásának egyedi nyomon követéses vizsgálata kimutatta, hogy a virágokon eltöltött kezelési (azaz a leszállás és a táplálkozás megkezdése közötti) és táplálkozási időtartamok hasonlóak a leggyakrabban látogatott növényfajok többségénél (GÓR 2017). Ezen fajok profitabilitása (azaz, hogy mennyi-

re éri meg egy lepkének táplálkozni a virágon, annak függvényében, hogy mennyi időt, energiát kell fordítania a virág megtalálására, a nektár kinyerésére, ahhoz képest, hogy mennyi tápanyaghoz és energiához juthat a látogatott virágból) hasonló (GÓR 2017), noha e vizsgálat még nem számol azzal, hogy a vizsgált fajok között annak a valószínűsége, hogy egy virág tartalmaz-e nektárt, jelentősen eltérhet (SZIGETI *et al.* 2018). Hasonló profitabilitású fajok pedig a táplálkozó lepkék szempontjából lehetnek felcserélhető források, amelyekből mindegy, hogy egy adott időszakban és élőhelyen melyik fordul elő, feltéve, hogy valamelyik elérhető. A kis apollólepkék különböző élőhelyein talált nagyon eltérő nektárforrások ismeretében jelen vizsgálatunk érvényessége a két rétre korlátozott, általánosításokhoz jóval több, eltérő éghajlatú rét vizsgálata volna szükséges.

A viráglátogató rovaroknak érdemes választaniuk a rendelkezésükre álló széles kínálatból, érdemes tér- és időbeli megjelenésüket forrásaikhoz igazítaniuk, valamint meg kell tanulniuk a virágok kezelését, mivel felnőttkori táplálkozásuknak jelentős hatása lehet rátermettségükre (fitneszükre) (GOULSON 1999; STEPHENS *et al.* 2007; ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009), így a hatékonyabban táplálkozó egyedek előnybe kerülnek kevésbé hatékony fajtársaikkal szemben.

A kis apollólepkék állományai Európa-szerte csökkennek, kivéve Észtországbán, ahol elterjedési területük növekedett (LIIVAMÄGI *et al.* 2013). Hazánkban 2080-ra akár ki is pusztulhat a táj és a klíma változása miatt (PARMESAN *et al.* 1999; SETTELE *et al.* 2008). A növény-beporzó rendszerek az emberi hatásoknak különösen kitett és emiatt sebezhető közösségek (POTTS *et al.* 2010; BURKLE *et al.* 2013; NILSSON *et al.* 2013). Sebezhetőségüket saját kutatómunkánk során is tapasztaltuk: két kis méretű élőhelyen végeztük vizsgálatunkat. Ezek egyikén, a Leány-kúti réten a kis apollólepké állománya drasztikusan lecsökkent 2013-ra, emiatt volt szükséges a kutatások másik területen, a Hegyesden való folytatására. Azt tapasztaltuk, hogy az egyedszámok mellett a táplálkozó egyedek aránya is csökkent. Ezzel ellentétben az elérhető és a látogatott fajok száma és azok virágmennyisége nem mutatott jelentős csökkenést az öt vizsgálati év alatt. Az egyedszámban tapasztalható csökkenést véleményünk szerint a terület beerdősülése okozhatta, mivel az erdőszegélyben csökkentek a kora tavasszal nyíló, keltikét (lárvális tápnövény) tartalmazó területek (SZIGETI 2018), ahol a hernyók és a bábok jól tudnak fejlődni (VALIMAKI & ITAMIES 2005). Emellett a tavaszi geofitonok eltűnésének oka lehet más, az erdőhasználatban bekövetkezett változás is, mint pl. a fafajok összetételének átalakulása (KONVIČKA & KURAS 1999). A kis apollólepkék lárvaként monofágok (MEGLÉCZ *et al.* 1997), imágóként a táplálékspektrumuk szűk, mivel néhány növényfajt látogatnak csak nagy arányban. Ezek a jellemzők is magyarázhatják védeltségét (Berni Egyezmény; VAN SWAAY *et al.* 2010). Ahhoz, hogy egy élőhely megfelelő legyen egy adott lepkefaj számára, meghatározó a lárvális tápnövény jelenléte, de az egyéb források, köztük a felnőtt lepkék táplálékát biztosító nektárnövények jelenléte is lehet nélkülözhetetlen (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009), mivel sok faj esetében a lárva- és a felnőttkori táplálék együttesen biztosítja a megfelelő mennyiségű és elegendően változatos fehérje-, szénhidrát- és ásványianyag-forrásokat (ERHARDT & MEVI-SCHÜTZ 2009). A kis apollólepkék számára a mozaikos élőhelyek kedvezőek: ahol egymáshoz közel találhatók nyílt (gyeppel borított, nektárforrást, napozóhelyet nyújtó) és zárt foltok (erdős terület, amelynek aljnövényzetében a lárvális tápnövény előfordul; hazánkban az odvas és az ujjas keltike erdőkben virágzik még a lombfakadás előtt, de a kis apollólepkék repülési időszakára a lombkorona záródik, a keltikék hajtásai pedig gyakran

már elszáradnak; más élőhelyeken keltikefajok nőhetnek nyílt gyepekben is) (VALIMAKI & ITAMIES 2005; LIIVAMÄGI *et al.* 2013; SZIGETI, 2015). E mozaikosság a fontos nektárforrások hosszú távú biztosításában is szerepet játszhat, hiszen az együtt járhat a nektárforrások heterogenitásával: amennyiben egyes források pl. időjárás hatására bizonyos években nem jelennek meg a lepkéknek szükséges mennyiségben, hasonló értékű források pótolhatják azokat. A kis apollólepke populációit veszélyeztető tényezőket érdemes volna feltárni, azokat a jövőben megszüntetni és a populációik fennmaradását segítő kezelési stratégiákat kidolgozni, valamint érdemes lenne egy fajmegőrzési tervet készíteni, mint ahogy a díszes tarkalepke (*Euphydryas maturna* (LINNAEUS, 1758)) esetében is történt (VARGA 2006). A megfelelő védelmi stratégiák kialakításához elengedhetetlen, hogy részleteiben ismerjük egy faj ökológiáját (BERGSTRÖM 2005; LUOTO *et al.* 2008). A fentiek alapján úgy gondoljuk, hogy a lárvális tápnövény mellett érdemes figyelmet fordítani a lehetséges nektárforrások, elsősorban közepesen mély (8–12 mm), lila, piros, kék és rózsaszín virágú növényfajok megőrzésére, a faj- és élőhelyvédelmi tervek kidolgozása során.

Vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a kis apollólepkék választanak a rendelkezésükre álló növényfajokból; néhányat nagy arányban, számos további fajt alkalmanként látogatnak, és sokat elkerülnek, akár nagy gyakoriságuk ellenére is. A kis apollólepkék esetében a nektárnövényfajok közötti választást leginkább a növényfaj gyakorisága, valamint a virág színe és típusa határozza meg, de feltehetően egyéb, eddig még nem vizsgált tényezők is szerepet játszanak a választásban.

Köszönetnyilvánítás. Köszönjük a terepi mintavételben nyújtott segítségét KÖRÖSI ÁDÁMnak és az ÁTE Biológia BSc és Biológus MSc szakos hallgatóinak. Az ÁTE Doktori Iskolája biztosította Sz.V. és V.F. PhD ösztöndíjait a terepi mintavétel, valamint a kézirat megírása során. Köszönjük az ÁTE által biztosított NKB pályázatokat, melyek anyagi támogatást jelentettek 2018-ban és 2019-ben (témaszámok: 2018/007819, KEDH106320). A Természetvédelmi Hatóság engedélye KTF: 28512/2010, 31430/2014. Az elemzésekhez és a kézirat elkészítéséhez szabad és szabadon felhasználható szoftvereket alkalmaztunk (LibreOffice, Mendeley, R, RKWard; Ubuntu-környezetben). Köszönjük Prof. HORNING ERZSÉBET, Prof. VARGA ZOLTÁN és egy névtelen bíráló hasznos gondolatait és megjegyzéseit.

Irodalomjegyzék

- ABROL D. P. 2012. *Pollination biology – Biodiversity conservation and agricultural production*. Springer Netherlands, Dordrecht, 823 pp.
- ALBRECHT M., DUELLI P., MÜLLER C., KLEIN D. & SCHMID B. 2007. The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology* 44: 813–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01306.x>
- ANDERSSON S. 2003. Foraging responses in the butterflies *Inachis io*, *Aglaia urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents. *Chemoecology* 13: 1–11. <https://doi.org/10.1007/s000490300000>
- ARIKAWA K. 2003. Spectral organization of the eye of a butterfly, *Papilio*. *Journal of Comparative Physiology* 189: 791–800. <https://doi.org/10.1007/s00359-003-0454-7>
- AWATA H., MATSUSHITA A., WAKAKUWA M., ARIKAWA K. 2010. Eyes with basic dorsal and specific ventral regions in the glacial Apollo, *Parnassius glacialis* (Papilionidae). *Journal of Experimental Biology* 213: 4023–4029. <https://doi.org/10.1242/jeb.048678>
- BAKER H. G. & BAKER I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: JONES C. E. & LITTLE T. J. (ed.): *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 117–141.
- BAKOWSKI M. & BOROŃ M. 2005. Flower visitation patterns of some species of Lycaenidae (Lepidoptera). *Biological Letters* 42: 13–19. <http://www.biollett.amu.edu.pl>
- BAZ A. 2002. Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain. *Biological Conservation* 103: 277–282. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00138-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00138-0)
- BERGSTROM A. 2005. Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* – Implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 9: 21–27. <https://doi.org/10.1007/s10841-004-3204-4>
- BINKENSTEIN J., RENOULT J. P. & SCHAEFER H. M. 2013. Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia* 173: 461–471. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2627-6>
- BLACKISTON D., BRISCOE A. D. & WEISS M. R. 2011. Color vision and learning in the Monarch Butterfly, *Danaus plexippus* (Nymphalidae). *Journal of Experimental Biology* 214: 509–520. <https://doi.org/10.1242/jeb.048728>
- BLOCH D., WERDENBERG N. & ERHARDT A. 2006. Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist* 169: 699–706. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01653.x>
- BOGGS C. L. 1997. Reproductive allocation from reserves and income in butterfly species with differing adult diets. *Ecology* 78: 181–191. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0181:RAFRAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0181:RAFRAI]2.0.CO;2)
- BOGGS C. L. & FREEMAN K. D. 2005. Larval food limitation in butterflies: Effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia* 144: 353–361. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0076-6>
- O'BRIEN D. M., BOGGS C. L., FOGEL M. L., 2004. Making eggs from nectar: The role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. *Oikos* 105: 279–291. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13012.x>

- BURKLE L. A., MARLIN J. C. & KNIGHT T. M. 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence and function. *Science* 339: 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- CAHENZLI F. & ERHARDT A. 2013. Nectar amino acids enhance reproduction in male butterflies. *Oecologia* 171: 197–205. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2395-8>
- CONNER J. K., DAVIS R. & RUSH S. 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104: 234–245. <https://doi.org/10.1007/BF00328588>
- CINI A., BARBERO F., BONELLI S., BRUSCHINI C., CASACCI L. P., PIAZZINI S., SCALERCIO S. & DAPPORTO L. 2020. The decline of the charismatic *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera: Papilionidae) in a Central Italy national park: a call for urgent actions. *Journal of Insect Biodiversity* 16: 47–54. <https://doi.org/10.12976/jib/2020.16.2.2>
- CORY J. S. & GOULSON D. 1993. Flower constancy and learning in foraging preferences of the green veined butterfly- *Pieris napi*. *Ecological Entomology* 18: 315–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01107.x>
- CURTIS R. J., BRERETON T. M., DENNIS R. L. H., CARBONE C. & ISAAC N. J. B. 2015. Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *Journal of Applied Ecology* 52: 1676–1684. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12523>
- DE'ATH G. & FABRICIUS K. E. 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178–3192. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3178:CARTAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3178:CARTAP]2.0.CO;2)
- DENNIS R. L. H. 2010. *A resource-based habitat view for conservation: butterflies in the British landscape*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, 420 pp. <https://doi.org/10.1002/9781444315257>
- DICKS L. V., ABRAHAMAS A., ATKINSON J., BIESMEIJER J., BOURN N., BROWN C. & SUTHERLAND W. J. 2013. Identifying key knowledge needs for evidence-based conservation of wild insect pollinators: a collaborative cross-sectoral exercise. *Insect Conservation and Diversity* 6: 435–446. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00221.x>
- EGUCHI E., WATANABE K., HARIYAMA T. & YAMAMOTO K. 1982. A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *Journal of Insect Physiology* 28(8): 675–682. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90145-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90145-7)
- ELZINGA J. A., ATLAN A., BIERE A., GIGORD L., WEIS A. E. & BERNASCONI G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 432–439. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>
- ERHARDT A. 1991. Nectar sugar and amino-acid preferences of *Battus philenor*. *Ecological Entomology* 16: 425–434. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1991.tb00235.x>
- ERHARDT A. & MEVI-SCHÜTZ J. 2009. Adult food resources in butterflies. In: SETTELE J., SHREEVE T., KONVIČKA M. & DYCK H. VAN (ed.): *Ecology of European butterflies*. Cambridge University Press, pp. 9–16.
- FARKAS Á., MOLNÁR R., MORSCHHAUSER T. & HAHN I. 2012. Variation in nectar volume and sugar concentration of *Allium ursinum* L. ssp. *ucrainicum* in three habitats. *The Scientific World Journal* 2012: 1–7. <https://doi.org/10.1100/2012/138579>
- FELTON A., LINDBLADH M., BRUNET J. & FRITZ Ö. 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management* 260: 939–947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011>

- GALETTA L. & BERNARDELLO G. 2004. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94: 269–280. <https://doi.org/10.1093/aob/mch137>
- GILBERT F., HAINES N. & DICKSON K. 1991. Empty flowers. *Functional Ecology* 5: 29–39. <https://doi.org/10.2307/2389553>
- GÓR Á. 2017. *Kis Apolló-lepkék (Parnassius mnemosyne) táplálkozási stratégiáinak vizsgálata egyedi nyomonkövetéssel*. Szakdolgozat. Állatorvostudományi Egyetem, 40 pp.
- GOULSON D. 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185–209. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00070>
- HALMÁGYI L. & KERESZTESI B. 1991. *Méhlegelő. 2. kiadás*. Akadémiai Kiadó, Budapest. 309 pp.
- HANTSON S. & BAZ A. 2013. Seasonal change in nectar preference for a mediterranean butterfly community. *Journal of the Lepidopterists' Society* 67: 134–142. <https://doi.org/10.18473/lepi.v67i2.a5>
- HEGLAND S. J., NIELSEN A., LÁZARO A., BJERKNES A.-L. & TOTLAND Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letter* 12: 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- HEJCMAN M., HEJCMANOVÁ P., PAVLŮ V. & BENEŠ J. 2013. Origin and history of grasslands in Central Europe – A review. *Grass and Forage Science* 68: 345–363. <https://doi.org/10.1111/gfs.12066>
- HELSDINGEN P. J. J. VAN, WILLEMSE L. & SPEIGHT M. C. D. (ed.) 1996. *Background information on invertebrates of the habitats directive and the Bern Convention: Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera*. Council of Europe Publishing, Strasbourg, 529 pp.
- HICKS D. M., OUVREARD P., BALDOCK K. C. R., BAUDE M., GODDARD M. A., KUNIN W. E., MITSCHUNAS N., MEMMOTT J., MORSE H., NIKOLITSI M., OSGATHORPE L. M., POTTS S. G., ROBERTSON K. M., SCOTT A. V., SINCLAIR F., WESTBURY D. B. & STONE G. N. 2016. Food for pollinators: Quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. *PLoS ONE* 11: 1–37. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158117>
- HILGARTNER, R., RAOILSON, M., BÜTTIKER, W., LEES, D. C. & KRENN, H. W. 2007. Malagasy birds as hosts for eye-frequenting moths. *Biology Letters* 3: 117–120. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0581>
- HILL C. J. 1989. The effect of adult diet on the biology of butterflies - 2. The common crow butterfly, *Euploea core corinna*. *Oecologia* 81: 258–266. <https://doi.org/10.1007/BF00379812>
- HOTHORN T., HORNIK K. & ZEILEIS A. 2006. Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15: 651–674. <https://doi.org/10.1198/106186006X133933>
- JENNERSTEN O. 1984. Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies. *Oecologia* 63: 80–89. <https://doi.org/10.1007/BF00379789>
- JENNERSTEN O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359–366. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00200.x>
- JOHNSON S. D. & BOND W. J. 1994. Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. In: ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M. & GROVES, R. H. (ed.): *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems. Tasks for vegetation science*. Springer, Dordrecht, pp. 137–148. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0908-6_13

- KANDORI I. & OHSAKI N. 1996. The learning abilities of the white cabbage butterfly, *Pieris rapae*, foraging for flowers. *Researches on Population Ecology* 38: 111–117. <https://doi.org/10.1007/BF02514977>
- KEARNS C. A. & INOUE D. W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, 582 pp.
- KIM W., GILET T. & BUSH J. W. M. 2011. Optimal concentrations in nectar feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 16618–16621. <https://doi.org/10.1073/pnas.1108642108>
- KITAHARA M., YUMOTO M. & KOBAYASHI T. 2008. Relationship of butterfly diversity with nectar plant species richness in and around the Aokigahara primary woodland of Mount Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation* 17: 2713–2734. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9265-4>
- KLOTZ S., KÜHN I., DURKA W. & BRIEMLE G. 2002. *BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland (Vol. 38)*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn. <http://www.ufz.de/biolflor/>
- KNOPP M. C. N. & KRENN H. W. 2003. Efficiency of fruit juice feeding in *Morpho peleides* (Nymphalidae, Lepidoptera). *Journal of Insect Behavior* 16(1): 67–77. <https://doi.org/10.1023/A:1022849312195>
- KONVIČKA M., DUCHOSLAV M., HARAŠTOVÁ M., BENEŠ J., FOLDYNOVÁ S., JIRKŮ M. & KURAS T. 2001. Habitat utilization and behaviour of adult *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in the Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Nota Lepidopterologica* 24(4): 39–51.
- KONVIČKA M. & KURAS T. 1999. Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Journal of Insect Conservation* 3: 211–223. <https://doi.org/10.1023/A:1009641618795>
- KONVIČKA M., VLASANEK P. & HAUCK D. 2006. Absence of forest mantles creates ecological traps for *Parnassius mnemosyne* (Papilionidae). *Nota Lepidopterologica* 29(1/2): 145–152.
- KRENN H. W. 2001. Proboscis musculature in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): settling the proboscis recoiling controversy. *Acta Zoologica* 81: 259–266. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2000.00055.x>
- KRENN H. W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. *Annual Review of Entomology* 55: 307–327. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085338>
- KUBO M., KOBAYASHI T., KITAHARA M. & HAYASHI A. 2009. Seasonal fluctuations in butterflies and nectar resources in a semi-natural grassland near Mt. Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation* 18: 229–246. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9471-8>
- KUDRNA O. & SEUFERT W. 1991. Ökologie und Schutz von *Parnassius mnemosyne* in der Rhön. *Oedippus* 2: 1–44. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9471-8>
- KUGLER H. 1970. *Blütenökologie*. Gustav Fischer, Stuttgart, 345 pp.
- KUNIN W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: Pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *The Journal of Ecology* 85: 225. <https://doi.org/10.2307/2960653>
- KUUSEMETS V., MEIER K., LUIG J. & LIIVAMÄGI A. 2005. Habitat and landscape structure requirements of Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*). In KÜHN, E. (ed.): *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*. Pensoft, Sofia-Moscow, pp. 18–21.
- KUUSAAARI M., HELIÖLÄ J., PÖYRY J. & SAARINEN K. 2007. Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 1: 351–366. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9052-7>

- KUUSAAARI M., RYTTERI S., HEIKKINEN R. K., HELIÖLÄ J. & BAGH P. VON 2016. Weather explains high annual variation in butterfly dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20160413. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0413>
- LARA RUIZ J. 2011. Fuentes nectaríferas de los Papilionidae ibéricos (Lepidoptera). *Boletín de la SAE* 18: 68–87.
- LEBEAU J., WESSELINGH R. A. & VAN DYCK H. 2016. Floral resource limitation severely reduces butterfly survival, condition and flight activity in simplified agricultural landscapes. *Oecologia* 180: 421–427. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3492-2>
- LEWIS A. C. 1989. Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly. *The Journal of Animal Ecology* 58: 1. <https://doi.org/10.2307/4982>
- LIIVAMÄGI A., KUUSEMETS V., LUIG J. & KASK K. 2013. Changes in the distribution of Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in Estonia. *Entomologica Fennica* 24: 186–192. <https://doi.org/10.33338/ef.8985>
- LUOTO M., KUUSAAARI M., RITA H., SALMINEN J. & BONSDORFF T. VON 2008. Determinants of distribution and abundance in the Clouded Apollo butterfly: A landscape ecological approach. *Ecography* 24: 601–617. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00494.x>
- MAHORO S. 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany* 80: 82–92. <https://doi.org/10.1139/b01-136>
- MATTER S.F., EZZEDDINE M., DUERMIT E., MASHBURN J., HAMILTON R., LUCAS T. & ROLAND J., 2009. Interactions between habitat quality and connectivity affect immigration but not abundance or population growth of the butterfly, *Parnassius smintheus*. *Oikos* 118: 1461–1470. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17438.x>
- MAY P. G. 1992. Flower selection and the dynamics of lipid reserve in two nectarivorous butterflies. *Ecology* 73: 2181–2191. <https://doi.org/10.2307/1941466>
- MEGLÉCZ E., PECSENYE K., PEREGOVIĆ L. & VARGA Z. 1997. Allozyme variation in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in North-East Hungary: Variation within a subspecies group. *Genetica* 101: 59–66. <https://doi.org/10.1023/A:1018368622549>
- MEVI-SCHÜTZ J. & ERHARDT A. 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. *The American Naturalist* 165: 411–419. DOI: <https://doi.org/10.1086/429150>
- MICHEL F., REBOURG C., COSSON E. & DESCIMON H. 2008. Molecular phylogeny of Parnassiinae butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) based on the sequences of four mitochondrial DNA segments. *Annales de la Société entomologique de France* 44: 1–36. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697541>
- NEUMAYER J. & SPAETHE J. 2007. Flower color, nectar standing crop, and flower visitation of butterflies in an alpine habitat in Central Europe. *Entomologia Generalis* 29: 269–284. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/29/2007/269>
- NEW T. R. (ed.) 2012. *Insect conservation: past, present and prospects*. Springer Netherlands, Dordrecht. 436 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2963-6>
- NEW T. R., PYLE R. M., THOMAS I. A., THOMAS C. D. & HAMMOND P. C. 1995. Butterfly conservation management. *Annual Review of Entomology* 40: 57–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.000421>
- NICOLSON S. W., NEPI M. & PACINI E. (ed.) 2007. *Nectaries and Nectar*. Springer. 408 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7>

- NILSSON S. G., FRANZÉN M. & PETTERSSON L. 2013. Land-use changes, farm management and the decline of butterflies associated with semi-natural grasslands in southern Sweden. *Nature Conservation* 6: 31–48. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.6.5205>
- O'BRIEN D. M., BOGGS C. L. & FOGEL M. L. 2003. Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen to eggs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 2631–2636. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2552>
- OMOTO K., YONEZAWA T. & SHINKAWA T. 2009. Molecular systematics and evolution of the recently discovered “Parnassian” butterfly (*Parnassius davydovi* CHURKIN, 2006) and its allied species (Lepidoptera, Papilionidae). *Gene* 441(1–2): 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2008.10.030>
- OMURA H., HONDA K., ASAOKA K. & INOUE T. A. 2008. Tolerance to fermentation products in sugar reception: gustatory adaptation of adult butterfly proboscis for feeding on rotting foods. *Journal of Comparative Physiology A* 194(6): 545–555. <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0330-6>
- PARMESAN C., RYRHOLM N., STEFANESCU C., HILL J. K., THOMAS C. D., DESCIMON H., KAILA L., KULLBERG J., TAMMARU T., TENNENT W. J., THOMAS J. A. & WARREN M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579–583. <https://doi.org/10.1038/21181>
- PECSENYE K. 2017. *Védett lepkék populációinak genetikai diverzitása*. MTA doktori értekezés. Debreceni Egyetem, 160 pp.
- PEITSCH D., FIETZ A., HERTEL H., DE SOUZA J., VENTURA D. F. & MENZEL R. 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* 170(1): 23–40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>
- PLOTKIN D. & GODDARD J. 2013. Blood, sweat, and tears: A review of the hematophagous, sudophagous, and lachryphagous Lepidoptera. *Journal of Vector Ecology* 38(2): 289–294. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2013.12042.x>
- POTTS S. G., BIESMEIJER J. C., KREMEN C., NEUMANN P., SCHWEIGER O. & KUNIN W. E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- PRATT G. F. & WIESENBOERN W. D. 2009. Macneill's Sootywing (*Hesperopsis graciellae*) (Lepidoptera: Hesperidae) behaviors observed along transects. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 111: 698–707. <https://doi.org/10.4289/0013-8797-111.3.698>
- PYKE G. H., PULLIAM H. R. & CHARNOV E. L. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* 52: 137–154. <https://doi.org/10.1086/409852>
- R CORE TEAM 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- RIJN P. C. J. VAN & WÄCKERS F. L. 2016. Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology* 53: 925–933. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS M. A. & SANTAMARÍA L. 2004. Why are so many bird flowers red? *PLoS Biology* 2: e350. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020350>
- RONKAY L. 1997. *Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer VII. Lepkék*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. 70 pp.
- SCHOONHOVEN L. M., LOON J. J. A. VAN & MARCEL D. (ed.) 2005. *Insect-plant biology. 2nd edition*. Oxford University Press, Wallingford. 440 pp.
- SCHWEIGER O., HEIKKINEN R. K., HARPKE A., HICKLER T., KLOTZ S., KUDRNA O., KÜHN I., PÖYRY J. & SETTELE J. 2012. Increasing range mismatching of interacting species under global change is re-

- lated to their ecological characteristics. *Global Ecology and Biogeography* 21: 88–99. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00607.x>
- SETTELE J., KUDRNA O., HARPKE A., KÜHN I., SWAAY C. VAN, VEROVNIK R., WARREN M., WIEMERS M., HANSFACH J., HICKLER T., KÜHN E., HALDER I. VAN, VERLING K., Vliegenthart A., WYNHOFF I. & SCHWEIGER O. 2008. *Climatic risk atlas of European butterflies*. BioRisk. Sofia-Moscow. 711 pp. <https://doi.org/10.3897/biorisk.1>
- SIMBERLOFF D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247–257. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5)
- STANG M., KLINKHAMER P. G. L., WASER N. M., STANG I. & MEIJDEN, E. VAN DER 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of Botany* 103: 1459–1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp027>
- STEFANESCU C. 1997. 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.
- STEFFAN-DEWENTER I. & TSCHARNTKE T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432–440. <https://doi.org/10.1007/s004420050949>
- STEPHENS D. W., BROWN J. S. & YDENBERG R. C. (ed.) 2007. *Foraging: behavior and ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 626 pp.
- STROBL C., BOULESTEIX A.-L., ZEILEIS A. & HOTHORN T. 2007. Bias in random forest variable importance measures: Illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics* 8: 1–21. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-8-25>
- Sutherland R.J. (ed.) 2000. *The conservation handbook: research, management and policy*. The Energy Journal. Wiley, 296 pp. <https://doi.org/10.1002/9780470999356>
- SWAAY C. VAN, CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., MUNGUIRA M. L., ŠAŠIĆ M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOF I. 2010. *European red list of butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 47 pp.
- SZIGETI V. 2018. *Nektárnövény kínálat és használat kis Apolló-lepkéknél (Parnassius mnemosyne)*. Doktori disszertáció. Állatorvostudományi Egyetem, 157 pp.
- SZIGETI V., HARNOS A., KÖRÖSI Á., BELLA M. & KIS J. 2015. Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) élőhelyhasználat a nektárforrásuk és lárvális tápnövényük függvényében. *Természetvédelmi Közlemények* 21: 1–10.
- SZIGETI V., KÖRÖSI Á., HARNOS A. & KIS J. 2018. Temporal changes in floral resource availability and flower visitation in a butterfly. *Arthropod-Plant Interactions* 12: 177–189. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9585-6>
- SZIGETI V., KÖRÖSI Á., HARNOS A., NAGY J. & KIS J. 2016. Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats. *Annales de la Société entomologique de France* 52: 289–299. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1261003>
- THOMAS R. C. & SCHULTZ C. B. 2016. Resource selection in an endangered butterfly: Females select native nectar species. *The Journal of Wildlife Management* 80: 171–180. <https://doi.org/10.1002/jwmg.987>
- TUDOR O., DENNIS R. L. H., GREATORREX-DAVIES J. N. & SPARKS T. 2004. Flower preferences of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. *Biological Conservation* 119: 397–403. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.01.002>

- VALIMAKI P. & ITAMIES J. 2005. Effects of canopy coverage on the immature stages of the Clouded Apollo butterfly with observations on larval behaviour. *Entomologica Fennica* 16: 117–123. <https://doi.org/10.33338/ef.84244>
- VARGA Z. 2006. KvVM Természetvédelmi Hivatal Fajmegőrzési Tervek – Díszes tarkalepke. Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal, Budapest, 21 pp.
- VOJNITS A. M. & ÁCS E. 2000. Biology and behaviour of a Hungarian population of *Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758). *Oedipus* 17: 1–24.
- WALLISDEVRIES M., SWAAY C. VAN & PLATE C. 2012. Changes in nectar supply: A possible cause of widespread butterfly decline. *Current Zoology* 58: 384–391. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.3.384>
- WARDHAUGH C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interactions* 9: 547–565. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>
- WEISS J.-C. 1999. *The Parnassiinae of the world 3*. Hardwickii-, Orleans-, Ariadne-, Eversmanni-, Mnemosyne Groups. Sciences Nat. Canterbury. 18 pp.
- WILLMER P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, Princeton, 792 pp. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691128610.001.0001>
- WILSON D. S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353: 199–205. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0202>
- WILSON R. J. & MACLEAN I. M. D. 2011. Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *Journal of Insect Conservation* 15: 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9342-y>
- WITT T., JÜRGENS A., GEYER R. & GOTTSBERGER G. 1999. Nectar dynamics and sugar composition in flowers of *Silene* and *Saponaria* species (Caryophyllaceae). *Plant Biology* 1: 334–345. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00261.x>

Flower choice in Clouded Apollo butterflies (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758))

FLÓRA VAJNA*¹, VIKTOR SZIGETI², ANDREA HARNOS³ and JÁNOS KIS¹

¹University of Veterinary Medicine, Department of Ecology, Rottenbiller utca 50, H-1077 Budapest, Hungary

²Centre for Ecological Research, Lendület Ecosystem Services Research Group
Alkotmány út 2, H-2163 Vácrátót, Hungary

^{2,3}University of Veterinary Medicine, Department of Biomathematics and Informatics
István utca 2, H-1078 Budapest, Hungary. *E-mail: vajnaflora@yahoo.com

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2021) 106(1–2): 5–31.

Abstract. Animals choose among food resources according to their nutritional needs and opportunities. Butterflies are ideal model organisms to study resource use, since adults select among food resources, and are capable to adapt to dynamically changing supplies, although they usually feed regularly on the same plant species sequentially. Our aim was to study which plant species are visited by Clouded Apollo butterflies (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758)) from all the available insect-pollinated plants, and to understand which floral traits determine their choice. We monitored the butterflies by mark-resight for 5+2 years in two closely-situated meadows. We estimated flower abundance by scanning. Floral traits were collected from the Bioflor database. Annual visit ratios changed significantly among plant species. We found great variability in the traits of available flowers and in flower availability between the investigated meadows. Choice was influenced by flower abundance, colour and structure, and the importance of insect pollination in one meadow, and only by abundance and colour in the other. Floral traits influencing choice may be related to each other. Flower visit patterns imply strong selectivity, and the differences between meadows suggest environmental impact. Clouded Apollos probably visit the most beneficial nectar-sources the most often. The presence of larval host-plants is essential for a butterfly to occupy a habitat. We believe that the presence of nectar plants is also a must, at least for some butterfly species.

Keywords: food availability, foraging, nectar source, plant-pollinator interactions, resource use

Accepted: 28.08.2020

Published online: 29.10.2020

1. táblázat (Melléklet). Kis apollólepké viráglátogatási arányok megoszlása (%) különböző években a Leány-kúti réten és a Hegyesden. Az NA (nincs adat) értékek azt mutatják, hogy az adott évben nem figyeltük meg a növényfajt a réten.

Table 1 (Appendix). Annual Clouded Apollo flower visit ratios (%) at Leány-kúti rét and Hegyesd. NA-s denote plant species not observed (not available) in specific years.

növényfaj	látogatási arány (%)						
	Leány-kúti rét					Hegyesd	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
<i>Aegonychon purpurea-coeruleum</i>	20,8	0,3	1,1	0,0	8,2	4,8	8,9
<i>Ajuga genevensis</i>	1,1	2,0	1,4	0,4	3,8	3,4	1,7
<i>Ajuga reptans</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,3	0,0
<i>Anacamptis morio</i>	0,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Anthyllis vulneraria</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Arabis</i> sp.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Berberis vulgaris</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Campanula persicifolia</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Campanula rapunculus</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Cerastium</i> sp.	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Clematis integrifolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Colutea arborescens</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Cornus mas</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Cornus sanguinea</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,1	0,0
<i>Cota tinctoria</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Crataegus monogyna</i>	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
<i>Cydonia oblonga</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Cynoglossum officinale</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Dianthus collinus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Dianthus giganteiformis</i> subsp. <i>pontederiae</i>	21,3	48,3	15,2	60,4	42,8	73,6	70,3
<i>Dictamnus albus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Digitalis grandiflora</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Eremogone procera</i>	0,0	0,2	0,6	0,4	0,6	NA	NA
<i>Euonymus verrucosus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Euphorbia cyparissias</i>	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,2	0,0
<i>Euphorbia epithymoides</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Ficaria verna</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,0	0,2	0,3	0,7	0,0	NA	NA
<i>Fragaria viridis</i>	6,2	9,2	16,2	15,9	1,3	0,5	0,3
<i>Fraxinus ornus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

1. táblázat (Melléklet) (Folytatás)

Table 1 (Appendix) (Continued)

növényfaj	látogatási arány (%)						
	Leány-kúti rét					Hegyesd	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
<i>Galium glaucum</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,1	0,0
<i>Galium sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Genista tinctoria</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Geranium robertianum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Geranium sanguineum</i>	NA	NA	NA	NA	NA	2,6	3,3
<i>Geum urbanum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Helianthemum ovatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Helianthemum sp.</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Hieracium bauhini</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0
<i>Hypochaeris oligocephala</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Inula hirta</i>	0,0	0,2	0,5	0,0	1,3	0,2	0,2
<i>Iris graminea</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Iris variegata</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Lamium purpureum</i>	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Lathyrus latifolius</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Lathyrus nissolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lathyrus tuberosus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Leopoldia comosa</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Lepidium campestre</i>	0,0	0,0	0,0	2,2	2,5	0,0	0,0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1
<i>Ligustrum vulgare</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Lithospermum arvense</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Lotus corniculatus</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	NA	NA
<i>Melampyrum cristatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Myosotis stricta</i>	0,0	0,3	0,1	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Orchis mascula</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Ornithogalum orthophyllum</i> subsp. <i>kochii</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Orobanche sp.</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Plantago sp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Polygala comosa</i>	4,4	9,1	3,9	0,4	2,5	0,0	0,0
<i>Polygonatum odoratum</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Potentilla sp.</i>	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Primula veris</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Prunus spinosa</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0

1. táblázat (Melléklet) (Folytatás)**Table 1 (Appendix)** (Continued)

növényfaj	látogatási arány (%)						
	Leány-kúti rét					Hegyesd	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
<i>Pseudolysimachion spicatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Ranunculus acris</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,3	0,0
<i>Ranunculus illyricus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	NA	NA
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	0,5	4,4	3,2	1,9	1,3	NA	NA
<i>Rhinanthus minor</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	NA	NA
<i>Robinia pseudoacacia</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Rosa canina</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Rosa gallica</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Salvia nemorosa</i>	0,0	0,0	0,4	3,7	0,0	NA	NA
<i>Salvia pratensis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,1	0,0
<i>Sambucus nigra</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Sanguisorba minor</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Saxifraga bulbifera</i>	0,2	0,2	1,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Scorzonera laciniata</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	NA	NA
<i>Silene nutans</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Silene viscaria</i>	36,5	9,8	44,5	8,9	18,2	7,4	8,0
<i>Silene vulgaris</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Stachys recta</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Stellaria graminea</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Stellaria holostea</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Symphytum tuberosum</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Syringa vulgaris</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,2	0,1
<i>Tanacetum corymbosum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Taraxacum officinale</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Thymus odoratissimus</i>	0,2	3,3	1,0	0,0	10,7	0,7	0,3
<i>Tragopogon orientalis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Trifolium alpestre</i>	0,0	0,2	1,0	0,0	0,0	2,1	0,2
<i>Trifolium campestre</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trifolium montanum</i>	1,3	4,2	3,2	4,1	5,0	0,5	0,0
<i>Trifolium pratense</i>	4,5	3,1	2,5	0,0	0,0	NA	NA
<i>Trifolium repens</i>	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	NA	NA
<i>Valerianella locusta</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Verbascum phoeniceum</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Veronica austriaca</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA	NA
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,3	0,3	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0

1. táblázat (Melléklet) (Folytatás)

Table 1 (Appendix) (Continued)

növényfaj	látogatási arány (%)						
	Leány-kúti rét					Hegyesd	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
<i>Veronica teucrium</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vicia angustifolia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3
<i>Vicia cracca</i>	2,4	3,3	1,9	0,0	0,0	1,9	5,6
<i>Vicia sp.</i>	NA	NA	NA	NA	NA	0,0	0,0
<i>Vincetoxicum hirsutifolium</i>	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0
<i>Viola arvensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0

2. táblázat (Melléklet). A növényfajok számának megoszlása a kis apollólepkék látogatottság függvényében különböző években a Leány-kúti réten és a Hegyesden.

Table 2 (Appendix). Distribution of the number of plant species according to Clouded Apollo visit ratios (categorized) in the studied years at Leány-kúti rét and Hegyesd. Column sub-headers show visit categories (from left to right; non-visited, visited <1%, >1% except the 4 most visited, the 4 most visited species in a specific year, and in grey: all visited species and all insect-pollinated species.

		megfigyelt látogatottság						
		nem látogatott	<1%	1%< (kivéve évi 4 leggyakrabban látogatott)	évi 4 leggyakrabban látogatott	összesen látogatott	összes rovarporozta	
növényfajok száma	Leány-kúti rét	2009	56	6	5	4	15	71
		2010	48	13	6	4	23	71
		2011	45	16	6	4	26	71
		2012	58	6	3	4	13	71
		2013	57	2	8	4	14	71
		2009–2013	36	18	10	7	35	71
	Hegyesd	2014	49	19	3	4	26	75
		2015	57	12	2	4	18	75
		2014–2015	44	24	2	5	31	75