



## Egy halhatatlan biológus: Charles Darwin – II.\*

### POPULÁCIÓSTRUKTÚRA ÉS POLIMORFIZMUS KONZERVÁCIÓGENETIKAI ESETTANULMÁNYOK NAPPALI LEPKÉKEN

Pecsenye Katalin

PhD, habil., egyetemi docens  
pecskati@tigris.klte.hu

Bereczki Judit

PhD, egyetemi tanársegéd

Aranyos Júlia

egyetemi hallgató

Tóth Andrea

PhD-hallgató

Miklós Éva

egyetemi hallgató

Varga Zoltán

DLA, professor emeritus

Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

A természetes populációk genetikai variabilitásának szintjét és szerkezetét a különböző mikroevolúciós hatások, mint a szelekció, a genetikai sodródás, a génáramlás, a szaporodási preferencialítások stb. alakítják ki. Ezeknek a hatásoknak a hátterében pedig részben a fajok elterjedési területének változása, a legutóbbi jégkorszak utáni kolonizációs folyamatai és az egyedfejlődési rendszerek evolúciójának aspektusairól olvashattak, most a konzervációbiológia, az együttműködés evolúciójának problémái, a nyelv és a pszichológia evolúciós vonatkozásai kerülnek terítékre.

\* Előző és mostani számunkban két csokorba gyűjtöttük a Tudomány Napja alkalmából tavaly november 12-én, az MTA székházában elhangzott előadások írott változatait. Az áprilisi számban a molekuláris, a mikrobiális

és az egyedfejlődési rendszerek evolúciójának aspektusairól olvashattak, most a konzervációbiológia, az együttműködés evolúciójának problémái, a nyelv és a pszichológia evolúciós vonatkozásai kerülnek terítékre.

tok dinamikája, részben a jelenlegi környezeti tényezők, valamint a kérdéses faj biológiai jellemzői, mint az élőhelyigény, a tápnövény-specializáció, az életmenet, a szaporodási struktúra állnak. Ebből adódóan a fajok különböző biológiai jellemzőinek ismeretében hipotéziseket állíthatunk fel a kérdéses faj genetikai és fenotípusos változatosságára, illetve differenciálódási mintázatára nézve. Ezeket a hipotéziseket a faj különböző földrajzi helyzetű és élőhelyű populációinak tanulmányozása révén tesztelhetjük. Az ilyen jellegű vizsgálatoknak nem csak elméleti jelentősége van. A környezeti változások, de különösen az antropogén hatások következtében napjainkban egyre több faj válik veszélyeztetetté. Így a természetvédelem számára egyre nagyobb kihívást jelent a biológiai sokféleség fenntartása, aminek egyik lényeges eleme a veszélyeztetett fajok, illetve populációik genetikai változatosságának a megőrzése. E feladatok megoldásában nélkülözhetetlenek azok a vizsgálatok, amelyek a fajok, illetve a populációk genetikai szerkezetének aktuális helyzetét tárják fel.

A Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani Tanszékének populációgenetikai csoportjában mintegy tizenöt éve zajlanak ilyen irányú vizsgálatok különböző nappali lepke fajok Kárpát-medencei populációiban. Különösen a boglárkalepkék (*Lycaenidae*) és a tarkalepkék (*Nymphalidae*) családjának fajait tanulmányozzuk, melyek közül Európában és/vagy hazánkban számosan veszélyeztetettek, esetleg kritikusan veszélyeztetettek. A genetikai variabilitást az enzimpolimorfizmus alapján, míg a fenotípusos varianciát a szárnyak morfológiai vizsgálatával elemeztük. Célunk az, hogy a fajok biológiai jellemzőinek ismeretében megállapítsuk a genetikai és a fenotípusos változatosság várható mintáza-

tát, és elemezzük a ténylegesen tapasztalt képet. Eredményeinket itt három esettanulmányban mutatjuk be.

**I. ESETTANULMÁNY:** Egy obligát és egy fakultatív mirmekofil faj: a szürkés hangyaboglárka (*Maculinea alcon*) és a bükki szerecsenboglárka (*Aricia artaxerxes issekutzii*) genetikai és fenotípusos varianciájának összehasonlítása

A hangyaboglárkák életmenete az obligát mirmekofília következtében rendkívül sajátos (Elmes – Thomas 1987; Elmes et al. 1991a, b; Thomas – Wardlaw 1992). A nőstények speciális tápnövényre (a szürkés hangyaboglárka esetében tárnics fajokra) petéznek. A hernyók az első három stádiumban a tápnövény éretlen magvaival táplálkoznak, majd a magházból a talajra ereszkedve várják, hogy a szintén specifikus hangyagazdafajok dolgozói megtalálják és adoptálják őket (a szürkés hangyaboglárka esetében például ilyenek a *Myrmica scabrinodis*, *M. sabuleti*, *M. schencki*) (Elmes et al. 1991a, b, 1994). A negyedik stádiumú hernyók csak a megfelelő hangyagazda fészékében képesek táplálkozni, továbbfejlődni és áttelelni. A tápnövényt elhagyó hernyókból azonban a hangyák legfeljebb 10%-nyit képesek adoptálni, és további veszteségek várhatók a hangyafészkekben zajló erős kompetíció miatt. Így a szürkés hangyaboglárka populációiban generációról generációra erős sztochasztikus hatások érvényesülnek.

Ezzel szemben a fakultatív mirmekofil életmódú bükki szerecsenboglárka nem kötődik specifikusan a hernyóit őrző hangyafajokhoz (Malicky, 1969). Mivel a hernyók áttelelése nem függ a hangyagazdától, a populációkban kevésbé érvényesülnek a sztochasztikus hatások. A szürkés hangyabog-

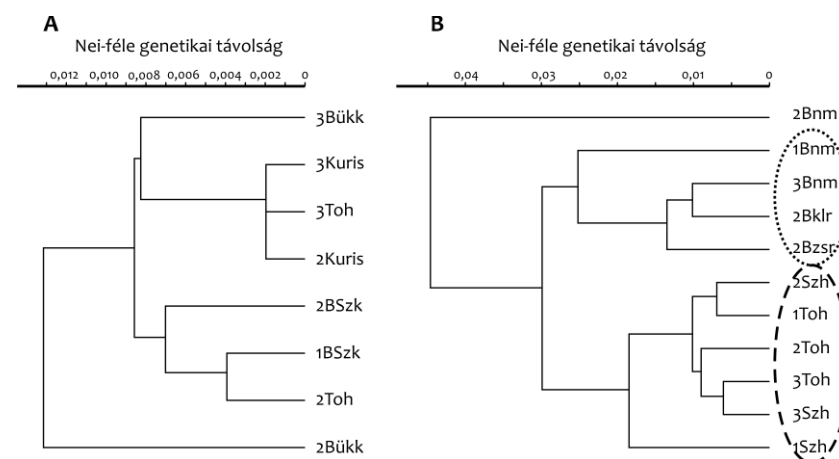
lárka és a bükki szerecsenboglárka életménében mutatkozó jelentős különbségek azt eredményezik, hogy a hangyaboglárka-populációkban rendkívül intenzív, a szerecsenboglárka-populációk esetében pedig kevésbé kifejezett drifthatással számolhatunk. Ennek következtében a két faj variabilitását összevetve azt várjuk, hogy a hangyaboglárka-populációkban alacsonyabb szintű variabilitást tapasztalunk, ami a populációk közötti erősebb differenciálódással párosul.

Mintáink mindkét faj esetében az Aggteleki karsztról (bükki szerecsenboglárka – genetika: Jósfa, Tohonya-völgy és Szőlő-hegy, morfometria: Teresztenyei-fennsík és Szádelői-fennsík; szürkés hangyaboglárka – genetika és morfometria: Jósfa, Tohonya-völgy és Kuriszlán), valamint a Bükk hegységéből (bükki szerecsenboglárka – genetika és morfometria: Nagymező, Zsidó-rét, Kecskeláb-rét; szürkés hangyaboglárka – genetika: Nagymező és Bükkzentkereszt, morfometria: Nagymező) származtak.

A genetikai adatok elemzése során kapott eredmények mindenben alátámasztották várakozásainkat. A szürkés hangyaboglárka vizsgált populációiban a variabilitás minden mérőszáma alatta maradt a bükki szerecsenboglárkájénak. A legszembetűnőbb különbség a két faj allélkészletében és az allélok frekvencia szerinti megoszlásában mutatkozott. A bükki szerecsenboglárka tizenkilenc vizsgált genetikai lokuszának teljes allélkészlete hetvenhét allélból állt, míg a szürkés hangyaboglárkánál tizenhat lokuszon mindössze huszonnyolc allélt találtunk. Az allélok relatív gyakoriságának megoszlásában különösen a fixálódott allélok (olyan allélok, melyek gyakorisága 100%) arányában találtunk különbséget. Ez a bükki szerecsenboglárka populációiban mintegy 9%, míg a szürkés hangya-

boglárka esetében több mint 33% volt. Ami a differenciálódás mértékét illeti, a genetikai távolságok alapján szerkesztett dendrogramok a bükki szerecsenboglárka-populációk esetében földrajzi mintázatot mutatnak, amennyiben az Aggteleki-karszton gyűjtött minták jól elkülönülnek a Bükk-hegységben gyűjtöttéktől (1. *B ábra*). A szürkés hangyaboglárkánál viszont a különböző populációkból származó minták nem mutatnak földrajzi mintázatot, vagyis a régiók nem különülnek el egyértelműen egymástól (1. *A ábra*). A földrajzi mintázat hiánya arra utal, hogy a viszonylag közeli (azonos régióból származó) populációk nem hasonlítanak jobban egymáshoz, mint a távoliak (különböző régiókból származók). Ilyen helyzet például akkor alakulhat ki, amikor a populációk között erős a differenciálódás, és ezt nem tudja ellensúlyozni a migráció hatása. A kis populációk nagyfokú differenciálódásának hátterében pedig leggyakrabban az erős drifthatás állhat.

A morfometriai adatok elemzésének eredményei azonban nem tükrözték egyértelműen a várakozásainkat. A mintákon belüli variabilitás mértékét a Leven-féle változók segítségével állapítottuk meg. A szürkés hangyaboglárka esetében a mért jellegek hasonló mértékű, a kérdéses jelleg átlagához viszonyítva 2–8%-os variabilitást mutattak. A bükki szerecsenboglárka-populációkban a legtöbb jelleg esetében a mintákon belüli variabilitás szintje hasonló mértékű volt. Találtunk azonban két, a szárny mintázatát leíró jelleget, amelyeknél kiugróan magas volt a változottság mértéke, elérte a jellegátlag 28–38%-át. A genetikai adatokkal ellentétben tehát nem egyértelmű, hogy a bükki szerecsenboglárka-populációk fenotípusos változottsága a szárny morfometriai jellegeit tekintve magasabb szintű lenne. A fenotípusos differenciá-



1. *ábra* • A Nei-féle genetikai távolságok alapján szerkesztett UPGMA-dendrogramok a két faj esetében. A: szürkés hangyaboglárka. B: bükki szerecsenboglárka. Pontozott ellipszis: Bükk-hegység; szaggatott ellipszis: Aggteleki-karszt

lódás mértékének megállapításához a morfometriai adatokból számított Mahalanobis-távolságok alapján szerkesztett fenogramot használtuk. A fenogramok értékelése során mindkét faj esetében azt tapasztaltuk, hogy a két régió mintái nem különültek el egymástól. A fenotípusos variancia tehát nem mutatott földrajzi mintázatot.

Eredményeinket összegezve azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a bükki szerecsenboglárka- és hangyaboglárka-populációk genetikai variabilitásának szintje és a genetikai differenciálódás mintázata tükrözi az életmenetükben mutatkozó különbségeket. Az obligát mirmekofília következtében várható intenzív genetikai sodródás eredményeként a szürkés hangyaboglárka-populációk jelentősen alacsonyabb genetikai variabilitást, és ezzel együtt magasabb szintű differenciálódást mutattak. Ugyanakkor a morfometriai vizsgálatok eredményeiben ezek a különbségek a két faj között nem mutatkoztak meg, vagyis a fenotípusos variancia szintje és

szerkezete nem tükrözte a két faj életciklusának különbségeit.

2. **ESETTANULMÁNY:** A díszes tarkalepke (*Euphydryas maturna*) és a lápi tarkalepke (*E. aurinia*) genetikai varianciájának mintázata

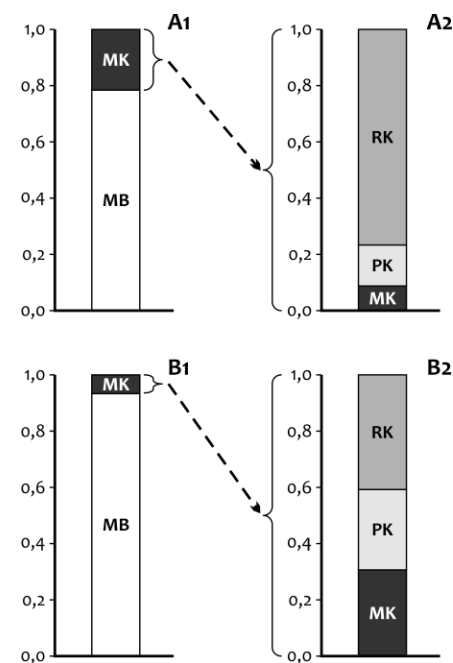
Annak ellenére, hogy a díszes tarkalepke és a lápi tarkalepke közel rokon fajok, ökológiai igényükben, mai áreájukban, elterjedéstörténetükben és természetvédelmi státuszukban jelentős különbségeket mutatnak. A díszes tarkalepke strukturált habitatot igényel: olyan felnyíló lombkoronájú erdőt, amelynek természetközeli állapotú erdőszegélye van, és amelyben gyakoriak a virágokban gazdag tisztások és nyiladékok (Weidemann, 1986; Benes et al., 2002; Konvička et al., 2005). A nőstények petéiket a szegélyhelyzetű fiatalabb kőrisek (*Fraxinus* spp.), illetve fagyalcserjék (*Ligustrum vulgare*) levélfonákjaira rakják nagy, többretegű csomókban. A fiatal her-

nyók az elsődleges tápnövényen hernyófészkekben, társasan táplálkoznak (Weidemann, 1986). A 3. stádiumban felfüggesztik a táplálkozást, majd folyamatosan átnyaralnak és áttelelnek. Az áttelelt hernyók tápnövényt váltanak, és tavasszal légyszárú növényekkel (főleg veronika fajokkal) táplálkoznak. Ez az összetett életmenet nagyon sérülékennyé teszi a díszes tarkalepke populációkat, jelentős teret nyújtva a sztochasztikus folyamatoknak (Cizek – Konvicka, 2005). A lápi tarkalepke főleg a nedves, tápanyagban szegény réteket kedveli (Konvicka et al., 2003, Liu et al., 2006). Az utóbbi időben azonban Európa egyes területein egyre inkább megtalálható fűszáraz gyepekben is. Bár a lápi tarkalepke életmenete nagyrészt hasonló a díszes tarkalepkéhez, egy lényeges különbség van a két faj között: a lápi tarkalepke hernyója fejlődése során nem vált tápnövényt, hibernálás előtt és után egyaránt réti ördöggharaptafűvel (*Succisa pratensis*), illetve fűszáraz gyepekben ördög-szem fajokkal (*Scabiosa* spp.) táplálkozik (Liu et al. 2006). A két faj habitat- és tápnövényigényét összehasonlítva úgy tűnik, hogy a díszes tarkalepke fenotípusos plaszticitása alacsonyabb szintű, és tápnövényigénye is speciálisabb. Mindez azt eredményezi, hogy populációi relatíve nagyobb mértékben vannak kitéve sztochasztikus folyamatoknak, bennük a genetikai sodródás hatása intenzívebb. Ezek alapján azt várjuk, hogy a genetikai variabilitás alacsonyabb szintű lesz a díszes-, mint a lápi tarkalepke-populációkban. Ugyanakkor viszont, a genetikai differenciálódás várhatóan erőteljesebb a díszes-, mint a lápi tarkalepke esetében.

A díszes tarkalepke minták Magyarországhat földrajzi régiójából (Beregi-sík, Nyírség, Körösök vidéke, Észak-Magyarországi Középhegység, Kiskunság, Dunántúl: Bakony),

valamint Erdélyből (Torockó) és Dobruzdából származtak. A lápi tarkalepke mintákat hazánk két régiójában (Őrség és Közép-Dunántúl), valamint Erdélyben (Şardu/Magyar-sárd) és Szlovéniában (Trnovski Gozd) gyűjtöttük.

A genetikai variabilitás szintjére vonatkozó elképzeléseinket az eredmények csak



2. ábra • A molekuláris varianciaanalízis eredményei a díszes (A) és a lápi tarkalepke (B) esetében. A1 és B1: a teljes genetikai variancia megoszlása. MB: mintákon belüli variancia; MK: minták közötti variancia. A2 és B2: a teljes minták közötti variancia megoszlása. MK: az egy populációból származó minták közötti variancia (a variancia időbeli komponense); PK: az egy régióban gyűjtött populációk közötti variancia; RK: a régiók közötti variancia. PK+RK: a variancia térbeli komponense.

résben igazolták. Bár a lápi tarkalepke minták mérete ( $N_{ait}=19,4$ ) kisebb volt, mint a díszes tarkalepke mintáké ( $N_{ait}=34,5$ ), teljes allélkészlete mégis gazdagabbnak mutatkozott a másik fajénál. A díszes tarkalepkének tizenöt lókuszon összesen hatvankilenc alléljét, míg a lápi tarkalepkének ugyanezen lókuszon hetvenhat alléljét detektáltuk a vizsgált mintákban. Az allélok relatív gyakoriság szerinti megoszlása viszont a két fajban nem különbözött jelentősen. A fixált allélok aránya például 23,9% volt a díszes-, míg 21,8% a lápi tarkalepkében. Számottevő különbséget tapasztaltunk viszont a genetikai variancia megoszlásában (2. ábra). A két faj közötti eltérések különösen a minták feletti szinteken voltak egyértelműek (2. A2 és 2. B2 ábrák). A díszes tarkalepke esetében a minták közötti teljes varianciának jelentős hányadát (30,1%) tették ki a populáción belüli, a különböző években vett minták között tapasztalt különbségek, vagyis a genetikai variancia időbeli komponense (2. B2 ábra). Ugyanakkor ez a komponens sokkal alacsonyabb (9,3%) volt a lápi tarkalepkénél (2. A2 ábra). A régiók közötti variancia viszont éppen ellenkező irányban tért el a két faj között: a díszes tarkalepke esetében ez a komponens a minták közötti varianciának a 40,1%-át tette ki (2. B2 ábra), míg a lápi tarkalepkénél a 76,6%-át (2. A2 ábra). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a generációk közötti genetikai különbségek kisebbek, míg a régiók közötti különbségek kifejezettebbek a lápi-, mint a díszes tarkalepkénél. Az a tény, hogy a generációk jelentősen különböznek egymástól, intenzív genetikai sodródást feltételez. Ennek az erős drifthatásnak az a következménye, hogy a közeli (azonos régióban lévő) és a távoli (különböző régióban előforduló) populációk között hasonló mértékűek a genetikai kü-

lönbségek, tehát a genetikai differenciálódásnak nincs földrajzi mintázata. A két faj genetikai távolságainak mátrixából szerkesztett dendrogramok azt is feltárják, hogy milyen a lápi tarkalepke földrajzi mintázata, illetve, hogy miből adódik a földrajzi mintázat hiánya a díszes tarkalepke esetében. A regionális különbségek legnagyobb hányada mindkét faj esetében az erdélyi (illetve a díszes tarkalepkénél a dobruzdai) populációk eltérő genetikai összetételére vezethető vissza. A dendrogramok ugyanakkor egyértelműen azt tükrözik, hogy az erdélyi populációk elkülönülése sokkal nagyobb mértékű a lápi-, mint a díszes tarkalepke esetében.

Eredményeinket összefoglalva elmondhatjuk tehát, hogy a genetikai variabilitás szintje a két fajban nem mutatja egyértelműen a fenotípusos plaszticitásukban, valamint a habitat- és a tápnövényigényükben megnyilvánuló különbségek következményeit. Ugyanakkor a differenciálódásuk mintázata világosan tükrözi a sztochasztikus hatások erősségében meglévő különbségeket.

3. ESETTANULMÁNY: A nagy tarkalepke (*Melitaea phoebe*) és a Kovács-tarkalepke (*M. telona kovacsi*) genetikai és morfológiai varianciájának szerkezete

A nagy tarkalepke széles elterjedésű faj, amely areáján belül számos alfajra tagolódik (Pelz, 1995; Wahlberg – Zimmermann, 2000). Hazánkban két nemzedéke van, nyáron a hernyók folyamatosan táplálkoznak, majd bebábozódnak, és az új nemzedék már nyár derekán megjelenik. Fenotípusos plaszticitása viszonylag nagy, aminek következtében különböző zavart élőhelyeken, akár gyomos legelőkön, útszegélyeken is előfordul. Tápnö-

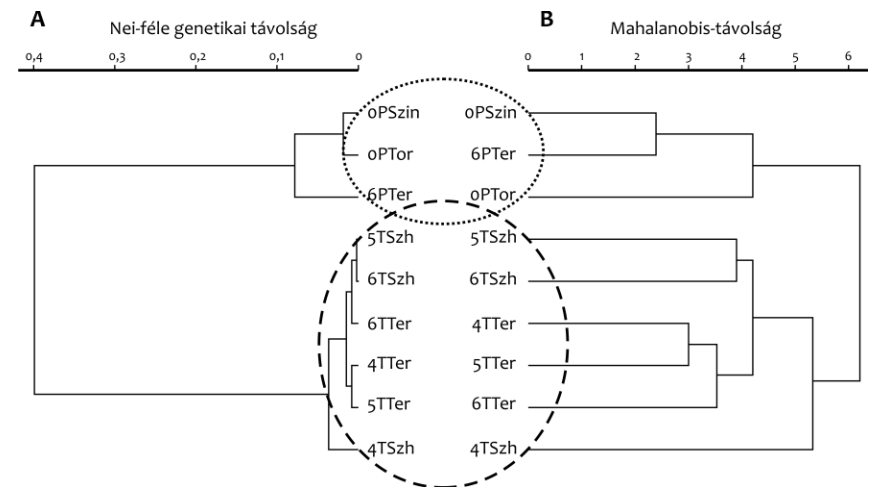
vényválasztása széleskörű, hernyói számos aszat (*Cirsium* spp.) és imola (*Centaurea* spp.) fajjal táplálkoznak. Egy-egy élőhelyen többnyire nem nagy egyedsűrűségű, de nagy diszperziós képessége miatt előfordulása egyenletesnek mondható. A Kovács-tarkalepke taxonómiai helyzete hosszú időn keresztül vitatott volt, önálló faji státusza a 2005–2006 között megjelent közlemények alapján vált elfogadottá (Varga et al., 2005; Russel et al., 2006). A Kovács-tarkalepke egynemzedékű faj, hernyója folyamatosan átnyiral és áttelel. A Kovács-tarkalepke hazai élőhelyein monofág, hernyói gyakorlatilag kizárólag a magyar aszattal (*Cirsium pannonicum*) táplálkoznak. Előfordulására jellemző, hogy lokálisan, foltokban jelenik meg, ahol populációit rendszerint nagy egyedsűrűség jellemzi. Diszperziós képességét limitálja, hogy erősen tápnövényhez kötött (Tóth et al., 2010, in print). A két faj diszperziós képességét, tápnövény- és élőhelyigényét tekintve tehát jelentősen különbözik egymástól. Arra számítottunk, hogy ezeknek a különbségeknek a következményei a fajok variabilitásának szerkezetében is megnyilvánulnak. Az alacsonyabb szintű génáramlás következtében a Kovács-tarkalepke populációi között erősebb az izoláció mértéke. Emiatt bennük alacsonyabb szintű variabilitást, közöttük viszont intenzívebb differenciálódást vártunk, mint a nagy tarkalepke esetében. Ugyanakkor a nagyobb elterjedés következtében feltételeztük, hogy a nagy tarkalepke populációkban kifejezettebb a szubpopulációs tagolódás, mint a lokálisan előforduló Kovács-tarkalepke-populációkban.

Mindkét faj mintáit az Aggteleki-karszt régióban gyűjtöttük. A genetikai és morfológiai vizsgálatokban is két Kovács-tarkalepke és három nagy tarkalepke populáció mintáit vizsgáltuk meg. Tekintettel a Kovács-tarkalep-

ke faji státusának korábbi bizonytalanságára, elsődleges célunk az volt, hogy a két faj közötti genetikai és morfológiai differenciálódást megvizsgáljuk. Ezen túlmenően azonban teszteltük kezdeti hipotézisünket is.

A genetikai variabilitás szintjének összehasonlító elemzése egyértelműen alátámasztotta feltételezésünket. A fajok allélkészletét tekintve a nagy tarkalepke populációkban jelentősen több allélt (tizenöt lókuszból ötvenegy) detektáltunk, mint a Kovács-tarkalepke (ugyanaz lókuszból harminckettő), annak ellenére, hogy ez utóbbi fajnál a mintavételek három egymást követő évben megismétlődtek, míg a nagy tarkalepke három populációjában csak egy-egy évben gyűjtöttünk mintát. Az allélok frekvencia szerinti megoszlása a két fajban szintén világos eltéréseket mutatott. A Kovács-tarkalepke populációkban viszonylag sok (28,8%) fixálódott allélt találtunk, míg a nagy tarkalepke populációkban kisebb volt az arányuk (12,4%). A genetikai variancia szerkezetének tanulmányozása során összehasonlítottuk a Wright-féle F-statisztika indexeit. Eredményeink arra utaltak, hogy a nagy tarkalepke populációkban jelentős heterozigóta-hiány volt, ami nem volt jellemző a Kovács-tarkalepke-re. A heterozigóta-hiány számos evolúciós hatás következménye lehet. Ezek egyike az, hogy a populációk nem homogének, hanem szubpopulációs tagolódást mutatnak. A Nei-féle genetikai távolságok mátrixából szerkesztett dendrogram a két faj egyértelmű elkülönülését mutatta (3.A ábra). Ugyanakkor a két fajon belül a dendrogram nem mutatott jelentős különbséget a differenciálódás mértékében.

A morfológiai vizsgálatok eredményei a genetikai eredményeket sok tekintetben alátámasztották. Bár statisztikai szempontból



3. ábra • A: A Nei-féle genetikai távolságok alapján szerkesztett UPGMA-dendrogram a két faj mintáira. Pontozott ellipszis: nagy tarkalepke; szaggatott ellipszis: Kovács-tarkalepke. B: A Mahalanobis távolságok alapján szerkesztett UPGMA-fenogram a két faj mintáira

egyértelmű különbséget nem tudtunk kimutatni a két faj között, bizonyos tendenciákat mégis észleltünk. A vizsgált tizenhat jellegből nyolc több mint 10%-kal variabilisabbnak mutatkozott a nagy tarkalepke populációkban, mint a Kovács-tarkalepkeben. A fenotípusos variancia szerkezetét a Mahalanobis-távolságok alapján szerkesztett fenogramokon tanulmányoztuk. A genetikai adatok alapján szerkesztett dendrogramhoz hasonlóan a fenogramokon is egyértelmű elkülönülés mutatkozott a két faj között (3.B ábra).

Eredményeink alapján megállapíthatjuk, hogy a korábbi taxonómiai és ökológiai vizsgálatokkal összhangban mind a morfológiai, mind pedig a genetikai adatok alátámasztják a Kovács-tarkalepke faji státusát. A két faj variabilitásának szintjére megfogalmazott hipotézisünket a genetikai és a morfológiai vizsgálatok eredményei egyaránt alátámasztják. A heterozigóta-hiány mértékében mutatkozó különbségek pedig a két faj populáció-

struktúrájában meglévő eltérésekre utalnak. Ugyanakkor a vizsgált populációk kevés száma nem tette lehetővé, hogy a differenciálódás földrajzi mintázatában feltételezett különbségeket is igazolni tudjuk.

#### 4. Tanulságok és további lehetőségek

Mint várható volt, vizsgálatunk nagyrészt igazolták előzetes elvárásainkat. Ezért általánosítható eredményeink alapján, ha mutatkoznak ilyenek, el kell gondolkodnunk azon, hogyan léphetünk innen tovább. Ilyen lehetőségeknek az alábbiak kínálkoznak.

Láttuk, hogy a szürkés hangyaboglárka és a bükki szerecsenboglárka esetében lényegében ugyanaz a területi elkülönülés mutatkozik a bükk-hegységi és az aggteleki-karszti populációk között. Változatosságukban és a területenkénti genetikai differenciálódás mértékében azonban lényeges különbségek mutatkoztak. Ezeket jórészt megmagyarázhattuk az életmenetükben tapasztalható jelentős elté-

résekkel: az obligát, illetve fakultatív mirmekofiliával. Ebből az életmenet-különbségből azonban az is adódik, hogy a bükk-fennsíki rétek kezeletlenség okozta degradációjára, a jelek szerint, a kettős függőségű (tápnövény + hangyagazda) hangyaboglárka-populáció érzékenyebben reagált, mint a kevésbé tápnövény-specialista és csak kevésbé hangyafüggő szerezsenboglárka. Láthattuk tehát, hogy a két esetben a nagyjából ugyanolyan mértékű árszakszakadozás eltérő mintázatot generál a populációk szerkezetében és genetikai változatosságában. Az élőhelykezelési prioritások meghatározásában tehát célszerű az érzékenyebb indikátorfaj alapján elindulni.

A lápi tarkalepkénél végzett eddigi genetikai vizsgálataink alapján legalábbis erősen gyanítható, hogy a Kárpát-medence legutóbbi jégkorszak utáni benépesedése nem egyetlen göcsterületből ment végbe. Feltűnő egyrészt, hogy ez a faj a medence nyugati-délnyugati részén a szinte síkvidéki-völgyi helyzetű (Dráva, Mura, Zala stb.) területektől egészen a magaskarsztokig (Magas-Bakony, Szlovéniai-karszt) és a szubalpin-öv rétejiig (Stájerország) eredetileg, legalábbis potenciálisan szinte összefüggő nagy területeket népesíthetett be, ugyanakkor a „középdunai flóraválasztót” nemhogy nem lépi át sehol, de meg sem közelíti. Mint ahogy, másrészt, keleti irányból sem lépi át az Erdélyi-szigethegységet mint hasonló rangú faunaválasztót. Ez az eredmény legalább két dologgal nagyon erősen egybecseng. Elterjedéstörténeti szempontból azzal a ténnyel, amit már több, természetvédelmi szempontból is lényeges fajnál sikerült igazolni, hogy a Kárpát-medence posztglaciálisan, genetikailag is jól igazolhatóan, több önálló

gócból népesült be, mint ahogy ezt például a kis apollólepkénél (*Parnassius mnemosyne*) és a kerekfoltú szerezsenlepkénél (*Erebia medusa*), gerincesek közül a mocsári békánál (*Rana arvalis*), az erdei pocoknál (*Chlethrionomys rutilus*) láthattuk. Evolúciógenetikai szempontból pedig ismételt aláhúzza a növényvilágunk és faunánk diverzitásában is kulcsfontosságú „preillír-prealpin” területeink önálló evolúciós-differenciálódási göcsterület értékét. Amiből természetvédelmünknek máris le kell vonnia azokat a gyakorlati következtetéseket, amelyek szerint nem egyszerűen „fajmegőrzési programokban” kell gondolkodnia és cselekednie, hanem máris hatékonyan kell törekednie a hagyományos taxonómiai szemlélet szerinti „fajokon” belüli evolúciósan jelentős populációcsoportok, az ún. evolúciósan szignifikáns egységek (ESU) megőrzésére.

A nagy és a Kovács-tarkalepkénél vizsgálataink mindenekelőtt arra világítottak rá, hogy az átfedő külső- és genitália-morfológiai jelek ellenére közöttük szinte bizonyos a génáramlás teljes hiánya. Ez egyrészt a két faj közti ökológiai (tápnövény, életsiklus, populációstruktúra) eltérések részletesebb elemzésére irányíthatja figyelmünket, amelyen jelenleg is dolgozunk. Másrészt viszont további hipotéziseket is megfogalmazhatunk arra vonatkozóan, hogy melyek lehetnek azok a szaporodásbiológiai és genetikai tényezők, amelyek mintegy „ráerősítenek” a koegzisztáló populációk ökológiai elkülönülésére.

Kulcsszavak: *sziürkés hangyaboglárka, bükki szerezsenboglárka, lápi és díszes tarkalepke, nagy és Kovács-tarkalepke, enzim polimorfizmus*

## IRODALOM

- Benes, Jiri et al. (eds.) (2002): *Butterflies of the Czech Republic: Distribution And Conservation*. I–II. SOM, Prague
- Cizek, Oldrich – Konvicka, Martin (2005): What is a Patch in a Dynamic Metapopulation? Mobility of an Endangered Woodland Butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*. 28, 791–800.
- Elmes, Graham W. & Thomas, Jeremy A. (1987): Die Biologie und Ökologie der Ameisen der Gattung *Myrmica*. In: Schweizerische Bund für Naturschutz: *Tagfalter und ihre Lebensräume: Arten, Gefährdung, Schutz*. Basel, 404–409.
- Elmes, Graham W. – Thomas, J. A. – Wardlaw, J. C. (1991a): Larvae of *Maculinea rebeli*, a Large Blue Butterfly and Their *Myrmica* Host Ants. Patterns of Growth and Survival. *Journal of Zoology* (London). 224, 79–92.
- Elmes, Graham W. – Wardlaw, J. C. – Thomas, J. A. (1991b): Larvae of *Maculinea rebeli*, a Large Blue Butterfly and Their *Myrmica* Host Ants. Wild Adoption and Behaviour in Ants Nests. *Journal of Zoology* (London). 223, 447–460.
- Elmes, Graham W. – Thomas, J. A. – Hammarstedt, O. – Munguira, M. L. – Martin, J. – van der Made, J. (1994): Differences in Host Ant Specificity between Spanish, Dutch and Swedish Populations of the Endangered Butterfly, *Maculinea alcon* (Den. & Schiff., 1775) (Lepidoptera). *Memorabilia zoologica*. 48, 55–98.
- Fowles, Adrian P. – Smith, Richard G. (2006): Mapping the Habitat Quality of Patch Networks for the Marsh Fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Wales. *Journal of Insect Conservation*. 10, 161–177.
- van Halder, Inge – Barbaro, L. – Corcket, E. – Jactel, H. (2008): Importance of Semi-natural Habitats for the Conservation of Butterfly Communities in Landscapes Dominated by Pine Plantations. *Biodiversity and Conservation*. 17, 1149–1169.
- Konvicka, Martin – Hula, V. – Fric Z. (2003): Habitat of Prehibernating Larvae of the Endangered Butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What Can Be Learned from Vegetation Composition and Architecture? *European Journal of Entomology*. 100, 313–322.
- Konvička, Martin – Čížek, O. – Filipová, L. – Fric, J. – Beneš, J. – Krůpka, M. – Zámečník, J. – Dočkalová, Z. (2005): For Whom the Bells Toll: Demography of the Last Population of the Butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Rep. *Biologia*. 60, 5, 1–7.
- Liu, W. H. – Wang, Y. F. – Xu, R. M. (2006): Habitat Utilization by Ovipositing Females and Larvae of the Marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) in a Mosaic of Meadows and Croplands. *Journal of Insect Conservation*. 10, 351–360.
- Malicky, Hans (1969): Übersicht über Präimaginalstadien, Bionomie und Ökologie der mitteleuropäischen Lycaenidae (Lepidoptera). *Mitteilungen der entomologischen Gesellschaft Basel*. 19, 25–91.
- Pelz, Volker (1995): Biosystematik der europäischen Arten der Tribus *Melitaeini* Newman, 1870. *Oedipus* (Gesellschaft für Schmetterlingsschutz, Bad Neustadt). 11, 1–62.
- Russell, Peter – Tennent, W. J. – Pateman, J. – Varga, Z. – Benyamini, D. – Pe'er, G. – Bálint, Zs. – Gascoigne-Pees, M. (2007): Further Investigations into *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 (= *ogygia* Fruhstorfer, 1908; = *emipunica* Verity, 1919) (Lepidoptera: Nymphalidae), with Observations on Biology and Distribution. *Entomologist's Gazette*. 58, 137–166.
- Thomas, Jeremy A. – Wardlaw, Judith C. (1992): The Capacity of a *Myrmica* Ant Nest to Support a Predacious Species of *Maculinea* Butterfly. *Oecologia*. 91, 101–109.
- Varga Zoltán – Szabó S. & Kozma P. (2005): *Melitaea ogygia* kovacs Varga 1967 (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Pannonian Region: Taxonomy, Binomy, Conservation Biology. In: Kühn, E. – Feldmann, R. – Thomas, J. – Settele, J. (eds.): *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*. Vol. I: *General Concepts and Case Studies*. Conference Proceedings UFZ Leipzig-Halle, December 2005. 65–68.
- Wahlberg, Niklas – Zimmermann, Marie (2000): Pattern of Phylogenetic Relationships Among Members of the Tribe *Melitaeini* (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Cladistics*. 16, 347–363.
- Weidemann, Hans-Josef (1986): *Tagfalter 1. Entwicklung-Lebensweise*. Neumann-Neudamm, Melsungen