

## **Preferencje siedliskowe i biologia rozrodu niepylaka mnemosyny *Parnassius mnemosyne* oraz ich znaczenie dla ochrony gatunku**

Habitat preferences and breeding biology  
of the clouded apollo *Parnassius mnemosyne*  
– and consequences for the species conservation

Paweł Adamski



Kraków 2013

*STUDIA NATURAE* jest seryjnym wydawnictwem Instytutu Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk w Krakowie, ukazującym się od 1967 roku. Jego celem jest publikowanie oryginalnych prac, których problematyka wiąże się z ekologicznymi podstawami ochrony przyrody, stanem zagrożenia świata roślin, zwierząt i przyrody nieożywionej oraz możliwością ich aktualnego zabezpieczenia, zwłaszcza w formie ochrony rezerwatowej; zamieszczane są również prace stanowiące dokumentację istniejących i proponowanych przedmiotów ochrony. Każdy zeszyt *Studia Naturae* poświęcony jest jednemu problemowi i zawiera jedną lub kilka prac; często są to wyniki badań zespołowych. Dawniej pismo składało się z dwóch serii: seria A zawierała prace naukowe, seria B – prace popularnonaukowe. W 1993 roku zrezygnowano z wydawania serii B. Pismo kontynuuje linię programową serii A, zachowując jej numerację. Prace wydawane są w języku polskim ze streszczeniem w języku angielskim lub w języku angielskim ze streszczeniem polskim.

*STUDIA NATURAE* is the serial publication of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences in Kraków, coming out since 1967. Its main purpose is the dissemination of original papers dealing mainly with ecological foundations of nature conservation, analysis of threats to flora, fauna and inanimate nature, and of the state of their conservation. There are also published documentation works on the existing and proposed objects of protection in Poland. Each fascicle of *Studia Naturae* deals with one problem and it includes one, or several papers, which often describes results of team-research. Formerly the publication had two series: series A handled scientific papers, while series B, popular–scientific ones. In 1993 editing of series B was stopped. The publication has kept the character of series A and its numeration. Papers are published in Polish with English summary, or in English with Polish summary.

Instytut Ochrony Przyrody PAN

# STUDIA NATURAE 61

**Preferencje siedliskowe i biologia rozrodu  
niepylaka mnemoszyny *Parnassius mnemosyne*  
oraz ich znaczenie dla ochrony gatunku**

Habitat preferences and breeding biology  
of the clouded apollo *Parnassius mnemosyne*  
– and consequences for the species conservation

Paweł Adamski



Kraków 2013

Redaktor naczelny – Editor in Chief  
Henryk OKARMA

Zespół redakcyjny – Associate editors  
Róża KAŻMIERCZAKOWA, Włodzimierz MARGIELEWSKI, Elżbieta WILK-WOŹNIAK  
Agata SKOCZYLAS (sekretarz – secretary)

Rada Redakcyjna – Editorial Board

Zygmunt DENISIUK – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków  
Barbara KAWECKA – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków  
Adam ŁOMNICKI – Instytut Nauk o Środowisku UJ, Kraków  
Tadeusz NIEDŹWIEDŹ – Wydział Nauk o Ziemi UŚ, Sosnowiec  
Elżbieta PANCER-KOTEJOWA – Wydział Leśny UR, Kraków  
Stefan SKIBA – Instytut Geografii UJ, Kraków

Adres Redakcji: al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 12 37 03 549  
e-mail: skoczylas@iop.krakow.pl

Recenzent: prof. dr hab. Dariusz Tarnawski

Autor fotografii na okładce: Paweł Adamski  
Opracowanie okładki: Andrzej Kalemba

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2013

ISSN 0081-6760

Druk:  
Drukarnia Kolejowa  
ul. Forteczna 20A, 32-086 Węgrzce

nakład 150 egz.

## Spis treści

Abstrakt	5
Abstract	6
1. WSTĘP	7
2. MATERIAŁ I METODY	9
2.1. Obiekt badań	9
2.2. Metodyka badań	11
2.2.1. Badania terenowe	11
Analiza siedliskowa	11
Eksperymenty dotyczące drapieżnictwa	14
Badania behawioru postaci dojrzałych	14
Obserwacje gąsienic	15
2.2.2. Badania zachowań rozrodczych	16
2.3. Opracowanie danych	17
2.3.1. Przygotowanie warstw podstawowych	17
2.3.2. Wyznaczenie obszaru stanowisk	17
2.3.3. Określenie preferencji siedliskowych	17
	19
3. WYNIKI	20
3.1. Preferencje siedliskowe	20
3.1.1. Struktura siedliska	20
3.1.2. Preferencje siedliskowe osobników dojrzałych w zależności od płci	20
3.1.3. Preferencje siedliskowe gąsienic	22
3.1.4. Szacowanie presji drapieżników	23
3.1.5. Behawior osobników dojrzałych	23
3.1.6. Behawior gąsienic	26
3.2. Zachowania rozrodcze	27
4. DYSKUSJA	35
4.1. Preferencje siedliskowe i określenie stanowiska	35
4.2. Zachowania rozrodcze	42
4.3. Konsekwencje uzyskanych wyników dla ochrony gatunku	44
4.3.1. Podstawy teoretyczne i praktyka ochrony motyli	44
4.3.2. Możliwości wykorzystania uzyskanych wyników w ochronie niepylaka mnemoszyny	49
5. WNIOSKI	52
SUMMARY	54
LITERATURA	57

## Contents

Abstract	6
1. INTRODUCTION	7
2. MATERIAL AND METHODS	9
2.1. Object of study	9
2.2. Methods	11
2.2.1. Field study	11
Analysis of habitat	11
Estimation of predation pressure	14
Behavioral study of adult butterflies	14
Research of caterpillars	15
2.2.2. Study of breeding behaviour	16
2.3. Data analysis	17
2.3.1. Preparing of GIS layer	17
2.3.2. Delimitation of sites	17
2.3.3. Habitat preferences analysis	17
3. RESULTS	20
3.1. Habitat preferences	20
3.1.1. Habitat structure	20
3.1.2. Sex related habitat preferences of adult butterflies	20
3.1.3. Habitat preferences of caterpillars	22
3.1.4. Estimation of predation pressure	23
3.1.5. Behaviour of adult butterflies	23
3.1.6. Behaviour of caterpillars	26
3.2. Breeding behaviour	27
4. DISCUSSION	35
4.1. Habitat preferences and site delimitation	35
4.2. Breeding behaviour	42
4.3. Consequences for the species conservation	44
4.3.1. Theoretical background and practice of butterfly conservation	44
4.3.2. Possible implementation of the results into conservation practice of the clouded apollo	49
5. CONCLUSIONS	52
SUMMARY	54
REFERENCES	57

**Abstrakt:** Niepylak mnemosyna (*Parnassius mnemosyne*) jest rzadkim i zagrożonym gatunkiem motyla z rodziny paziowatych (*Papilionidae*). Status ten powoduje, że od co najmniej kilku dziesiątków lat stanowi on przedmiot intensywnych badań, dzięki czemu bardzo dokładnie opisana została jego systematyka i genetyka. Niestety, ciągle słabo rozpoznane są pewne bardzo istotne elementy biologii tego gatunku, dotyczące wymagań siedliskowych oraz biologii rozrodu. Tymczasem są to zagadnienia kluczowe nie tylko dla zrozumienia przyczyn bardzo ograniczonego występowania niepylaka mnemosyny, ale także dla planowania i realizacji ewentualnych działań ochronnych. W niniejszej pracy podjęto próbę wypełnienia tej luki w wiedzy oraz określenia znaczenia uzyskanych informacji dla ochrony gatunku.

Jako podstawę do badań preferencji siedliskowych przyjęto dokładne zmapowanie oraz opis siedlisk w miejscach występowania niepylaka mnemosyny na terenie południowej Polski. Na tak przygotowane podkłady naniesiono miejsca stwierdzeń osobników dojrzałych oraz gąsienic. W oparciu o te stwierdzenia, posługując się metodą *minimum kernel polygon*, wyznaczono na terenie badań obszary stanowisk niepylaka mnemosyny. W oparciu o analizy statystyczne dokonano porównania struktury siedlisk na stanowiskach ze strukturą całego terenu badań, a także analizy preferencji *imagines* w obrębie stanowiska.

Wykazano, że stanowiska niepylaka mnemosyny charakteryzuje wyższa niż ich otoczenie różnorodność siedlisk, a także zwiększony udział nieleśnych siedlisk wilgotnych i podmokłych oraz ziołorośli. Analiza stwierdzeń motyli w obrębie stanowisk wskazuje, że osobniki dojrzałe wyraźnie preferują siedliska podmokłe i wilgotne, takie jak turzycowiska oraz łąki z ostrożeniem łąkowym *Cirsium rivulare*. Dodatkowe eksperymenty sugerują, że preferencja ta może, przynajmniej częściowo, wynikać z minimalizacji drapieżnictwa ze strony mrówek. W takich bezpiecznych siedliskach *imagines* realizują większość swoich potrzeb życiowych (żerowanie, kojarzenie). Wyjątek stanowi konieczność złożenia przez samicę jaj w pobliżu rośliny żywicielskiej. Na badanym terenie była to kokorycz pusta *Corydalis cava* rosnąca w lesie i na jego obrzeżu. Obserwacje larw wskazują z kolei, że występują one głównie w tych częściach płatów kokoryczy, które znajdują się poza granicą lasu, co należy wiązać z lepszym nasłonecznieniem, a tym samym nieco wyższą temperaturą.

Badania behawioru rozrodczego pozwoliły na dokładne opisanie procesu kopulacji niepylaka mnemosyny, przede wszystkim zaś potwierdziły przesłanki sugerujące, że u tego gatunku budowa *sphragis* nie zabezpiecza samicy przed wielokrotną kopulacją. Wykazano również zależność pomiędzy kategorią wiekową samca oraz historią jego życia, a zdolnością do tworzenia *sphragis* oraz czasem trwania niektórych faz kopulacji.

Uzyskane wyniki pozwalają na opracowanie wiarygodnych metod określania stanowisk niepylaka mnemosyny. Stwarza to nie tylko możliwość lepszego rozpoznania statusu gatunku, ale także daje podstawy do planowania skutecznych projektów jego ochrony. W przypadku podejmowania działań związanych z ochroną aktywną, a zwłaszcza działań restytucyjnych obejmujących prowadzenie hodowli, informacje dotyczące wielokrotnych kopulacji samic pozwalają na skuteczne kierowanie procesem rozmnażania w celu zapewnienia możliwie wysokiej różnorodności genetycznej uzyskanego potomstwa.

**Słowa kluczowe:** niepylak mnemosyna, siedlisko, wyznaczanie stanowiska, dobór płciowy, konkurencja rozrodcza, ochrona gatunkowa.

**Abstract:** The clouded apollo (*Parnassius mnemosyne*), the rare, endangered butterfly from Papilionidae family, has been intensively investigated during last decades. Unfortunately, although data about its systematics and genetics is fairly detailed, important information about its habitat preferences and breeding behavior lacking. As such information is crucial for understanding the restricted distribution of the species and thus for its effective conservation, the aim of this paper is filling this gap.

The basic tool for habitat preferences investigation was a detailed map of habitat types and clouded apollo observations in the study area. Basing on the observations density, borders of localities were delimited with the GIS minimum kernel polygon techniques. Statistical analysis included comparison of the habitat structure of the localities with the same parameters of the remaining study area. The results revealed that clouded apollo localities are more heterogeneous than the surrounding area. Moreover, they were also characterized by a higher ratio of wet and moisture habitat, as well as tall herbs. Analysis also showed that *imagines* of clouded apollo strongly prefer sedge marshes and wet meadows with abundant plume thistle *Cirsium rivulare*. Additional experiments suggest that these preferences may be connected with minimalising the risk of predation by ants. There are also significant differences between males and females with respect to oviposition behavior: females lay eggs in the vicinity of the host plant, hollowroot birthwort *Corydalis cava*, growing in the forest and the forest-open area ecotone whereas the males have no reason to fly in the vicinity of forest. Caterpillars were observed on well-insolated parts of the food plant area, which is probably related to higher temperature.

Study of clouded apollo breeding behavior proved the possibility of multiple copulation by females, which was considered impossible due to deposition of *sphragis* by copulating males. Moreover, copulation length and probability of *sphragis* deposition were related to the male age and life history.

The results of this research may be useful for designing effective plans of species management, as well as for planning its protection. Moreover, the data on breeding behavior may contribute to more effective management of its genetic diversity, if restoration of the species will be necessary.

**Key words:** clouded apollo, habitat, site delimitation, sexual selection, sperm competition, protection plan.



## 1. WSTĘP

Przy podejmowaniu działań mających na celu ochronę konkretnych gatunków – niezależnie od tego, czy mają to być jedynie działania konserwatorskie, czy też bardziej złożone programy ochrony aktywnej – jedną z najważniejszych kwestii jest znajomość szczegółów ich biologii. Stwierdzenie to może wydawać się oczywiste, gdyż już w najstarszych znanych zapisach dotyczących ochrony zwierząt – turów (*Bos primigenius*), bobrów (*Castor fiber*) i jeleni (*Cervus elaphus*) znaleźć można informacje wskazujące na zainteresowanie ich wymogami siedliskowymi czy możliwością rozrodu (Kluk 1779, Siła-Nowicki 1865, Maciejewski 1988, Donald i in. 2010). W praktyce sprowadzało się to zwykle do ochrony miejsc występowania ostatnich populacji przed przekształceniem siedliska oraz innymi formami ingerencji (IUCN 1980, Carey i in. 2000, Hocking i in. 2000, Brunner i in. 2001). Należy jednak pamiętać, że najstarsze działania ochroniarskie obejmowały zwykle gatunki dużych ssaków, charakteryzujące się rozległymi arealami osobniczymi, obejmującymi wiele typów siedlisk, wśród których zdecydowanie dominowały różne rodzaje lasów. W tej sytuacji wyznaczanie terenów chronionych dla zachowania określonych gatunków nie wymagało szczegółowej analizy wymagań siedliskowych. Dla dużych gatunków leśnych kluczowym problemem jest bowiem utrzymanie odpowiednio rozległego arealu w miarę zwartych lasów, a charakter ich drzewostanu ma znaczenie co najmniej drugorzędne (Lawhead i in. 1995, Jakubiec 1993, 2001, Okarma i in. 2001, Jamrozy 2008). O stosunkowo niewielkiej wybiórczości siedliskowej makrofauny świadczy choćby przykład żubra (*Bison bonasus*), który choć zaliczany jest do gatunków typowo leśnych, na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego skutecznie wykorzystuje także tereny otwarte, w tym agrocenozy (Grabińska 2007). Wysoką plastyczność wymagań siedliskowych wykazują również niektóre rzadkie gatunki ptaków, dla których istnieją potwierdzone przypadki zakładania gniazd na terenach silnie zurbanizowanych (Jokimäki i Huhta 2000, Dolata 2003). Zupełnie inaczej przedstawia się jednak sprawa ochrony zwierząt o wąskich i mało plastycznych niszach ekologicznych (Holt i Loreau 2002). Jest to szczególnie widoczne u owadów, wśród których bardzo licznie występują gatunki oligo- lub monofagiczne (Caughley i Gunn 1997, Elzinga 2004, Pullin 2005). Co więcej, w wielu przypadkach dla utrzymania populacji nie wystarczy sama obecność gatunków żywicielskich, ale istotny jest także ich stan oraz struktura przestrzenna siedliska. Dobrą ilustracją omawianego problemu jest przypadek nadobnicy alpejskiej (*Rosalia alpina*), która jest gatunkiem silnie zagrożonym w całym zasięgu (Starzyk 2004) mimo znacznego rozprzestrzenienia stanowiących jej siedlisko lasów bukowych. Rozbieżność pomiędzy rozprzestrzenieniem rośliny żywicielskiej i wykorzystującego ją roślinożercy wynika w tym przypadku głównie z faktu, że do rozwoju nadobnicy nadaje się tylko część buczyn – starodrzewia obfitujące w posusz, uszkodzone drzewa i wiatrołomy (Witkowski 2007, Michalcewicz 2012).

Jeszcze bardziej złożona jest sytuacja organizmów związanych z terenami nieleśnymi. Większość występujących obecnie w Polsce tego typu siedlisk, w tym uznawanych za niezwykle wartościowe, ma charakter seminaturalny, a ich przetrwanie jest uzależnione od prowadzenia regularnych zabiegów, takich jak koszenie lub wypas (Vera 2000, Perzanowska i Kujawa-Pawłaczyk 2004). Skuteczna ochrona tych siedlisk wymaga zatem nie tyle wyłączenia ich z normalnego użytkowania, ile zachowania takich jego form, które pozwolą na przetrwanie gatunków stanowiących przedmiot zainteresowania ochrony przyrody (Perzanowska i Kujawa-Pawłaczyk 2004, Witkowski i Adamski 2004, Pullin 2005). Podejście to jest odmienne od tradycyjnej koncepcji „ochrony naturalności”, według której najodpowiedniejszą i najskuteczniejszą formą działań

ochronnych jest powstrzymanie się od ingerencji. W przypadku niektórych bezkręgowców określenie preferencji siedliskowych dodatkowo komplikują różne wymagania osobników dojrzalych i stadiów larwalnych, a także stosunkowo mała wiedza na temat charakteru preferowanych siedlisk (Elzinga 2004, Pullin 2005).

Należy w tym miejscu podkreślić, że prowadzenie aktywnych zabiegów służących zachowaniu odpowiedniego stanu siedliska – w tym utrzymanie tradycyjnych form użytkowania ziemi – jest w ochronie przyrody podejściem stosunkowo niedawnym. Tradycyjna koncepcja tworzenia obszarów chronionych zakłada bowiem brak jakiegokolwiek ingerencji, zgodnie z postulatem ochrony naturalności. Obecnie na obszarach chronionych zmierza się do osiągnięcia swego rodzaju kompromisu pomiędzy wspomnianą koncepcją, a wymagającą aktywnych działań ochroną różnorodności biologicznej (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005).

Równoległe z ochroną miejsc występowania gatunków uznanych za cenne rozwijał się drugi ważny kierunek ochrony zwierząt – ochrona w postaci hodowli prowadzonych *ex situ*, w warunkach zbliżonych do naturalnych lub całkowicie sztucznych. We współczesnej ochronie przyrody oba te kierunki ściśle ze sobą współdziałają (Conway 1995, Caughley i Gunn 1997, Pedrono i in. 2004), a za pierwszy spektakularny sukces ich połączenia można uznać odtworzenie populacji żubra w oparciu o osobniki pochodzące z ogrodów zoologicznych (Pucek 1991). W przypadku owadów programy ochrony populacji z udziałem hodowli pojawiły się dopiero w kilku ostatnich dekadach XX wieku (Thomas i Jones 1993, Adamski i Witkowski 2007, Settele i Kühn 2009, Thomas i in. 2009). Należy przy tym podkreślić, że znaczenie hodowli w tego typu programach nie ogranicza się jedynie do namnażania osobników. W warunkach hodowlanych prowadzi się też szereg badań dotyczących fizjologii, behawioru oraz innych elementów biologii badanych gatunków, a ich wyniki często są wykorzystywane w realizowanych programach ochrony (Dolek i Geyer 2002, Nakonieczny i in. 2006). W działaniach takich istotną rolę ogrywają badania behawioru rozrodczego. Wynika to z dwóch podstawowych faktów. Po pierwsze, dobra znajomość problematyki rozmnażania ma często zasadnicze znaczenie dla prowadzenia hodowli. Po drugie, pozwala ona na skuteczne ingerowanie w różnorodność genetyczną zarówno w hodowli, jak i w dzikiej populacji czy też w złożonym systemie metapopulacji dziko-hodowlanej (*wild-captive metapopulation*) (Pedrono i in. 2004).

Celem niniejszej pracy jest prześledzenie dwóch kluczowych elementów biologii niepylaka mnemozyny: wybiórczości mikrosiedliskowej oraz behawioru rozrodczego. Motyl ten bowiem należy do grupy owadów, w której – pomimo intensywnych badań oraz prac ochroniarskich – nadal istnieją spore luki w znajomości zarówno czynników środowiskowych odpowiedzialnych za jego występowanie, jak i istotnych elementów behawioru rozrodczego. Z kolei stosunkowo wysoki status zagrożenia niepylaka mnemozyny (Witkowski 2004, Adamski 2012) powoduje, że staje się on przedmiotem celowych działań ochronnych, a ich powodzenie wymaga jak najlepszego rozpoznania elementów biologii.

## 2. MATERIAŁ I METODY

### 2.1. Obiekt badań

Niepylak mnemozyna jest motylem dziennym z rodziny paziowatych (*Papilionidae*), pierwotnie opisanym przez Linnaeusa (1758) jako *Heliconius mnemosyne*. Klasyfikacja taka występuje także w najstarszych polskich opracowaniach, w których przytaczana jest również polska nazwa gatunku: „Finlandczyk” (Kluk 1780). W XIX-wiecznych opracowaniach (Siła-Nowicki 1864) nazwa naukowa przybiera obowiązującą do dziś formę *Parnassius mnemosyne*, zaś jej polski odpowiednik zmienia się na „mnemozyn”.

Rodzaj „niepylak” (*Parnassius*) w europejskiej faunie reprezentują jeszcze niepylak apollo (*P. apollo*) i *P. phoebus* (Omoto i in. 2004, Katoh i in. 2005). Najprawdopodobniej wyodrębnił się on ok. 20–30 mln lat temu na terenach Azji Środkowej, która do dziś stanowi centrum jego występowania (Omoto i in. 2004, Todisco i in. 2010). Polska nazwa rodzajowa związana jest z niewielką ilością lusek pokrywających skrzydła *imagines*, dzięki czemu schwytane okazy nie pozostawiają charakterystycznych dla większości motyli, śladów w postaci „pyłu” z oderwanych lusek.

Współczesny zasięg geograficzny niepylaka mnemozyny obejmuje znaczną część Eurazji. Jego wschodnia granica zlokalizowana jest w zachodniej części Chin, skąd przez Tadżykistan, Kirgistan, Kazachstan, Turkmenistan, Irak i Iran oraz Azję Mniejszą, a także środkowy Ural dochodzi do Europy. Na terenie naszego kontynentu obejmuje na północy Kraje Bałtyckie oraz Skandynawię, zaś na południu Bałkany, Półwysep Apeniński, Alpy oraz znaczną część Europy Środkowej i Zachodniej, osiągając swój zachodni kraniec w Pirenejach (Skalski 1992, Tolman 1997).

W Polsce gatunek ten zasiedla szereg rozproszonych stanowisk, które grupują się w dwu obszarach (Buszko 1997, Witkowski 2004, Adamski 2012): północno-wschodnim, obejmującym Dolinę Biebrzy i Narwi, Puszcze Augustowską, Knyszyńską i Białowieską, oraz południowo-wschodnim, obejmującym Puszcze Solską, Roztocze, a także szereg stanowisk karpaccich ciągnących się od Bieszczad i Gór Słonnych przez Beskid Niski i Sąddecki do Pienin, Pogórza Spisko-Gubałowskiego i Rowu Podtatrzańskiego oraz Tatr Zachodnich. Ponadto znane jest izolowane stanowisko na terenie Sudetów, w Górach Kamiennych w pobliżu miejscowości Sokółsko (Witkowski 2004, Masłowski 2006, Adamski 2012).

Podobny wzór rozmieszczenia w postaci wielu mniej lub bardziej izolowanych stanowisk jest widoczny niemal w całym zasięgu gatunku. Sytuacja taka sprzyja różnicowaniu się lokalnych populacji i wyodrębnianiu licznych podgatunków oraz lokalnych form (Page i Holmes 1998, Łomnicki 2012), których u niepylaka mnemozyny opisano ponad 200 (Bryk 1918, 1932, 1935, Weiss 1991, 1992). Ta ogromna różnorodność morfologiczna była źródłem sporego zainteresowania gatunkiem ze strony genetyków, co spowodowało, że obecnie jest on jednym z najlepiej pod tym względem przebadanych gatunków europejskich motyli dziennych (Gratton i in. 2008, Todisco i in. 2010).

Niepylak mnemozyna jest gatunkiem o jednorocznym cyklu rozwojowym. Rozpoczyna się on wiosną, kiedy z jaj zniesionych w poprzednim sezonie wylęgają się gąsienice rozpoczynające żerowanie na kokoryczy (*Corydalis* sp.). Gąsienica przechodzi cztery wylinki, a jej ostatnie stadium (L5) przekształca się w poczwarkę, z której po kilku tygodniach wychodzi osobnik dojrzały (Tolman 1997). Czas rozwoju larwalnego jest zróżnicowany i zależy od lokalnych warunków – przede wszystkim od dostępu do pożywienia (Witkowski 2004, Nazari i in. 2007, Adamski 2012).

U niepylaka mnemozyny występuje zjawisko protandrii (Konvička i Kuras 1999, Witkowski 2004, Adamski 2008), tzn. samce pojawiają się w terenie wcześniej niż samice, co prawdopodobnie wiąże się z charakterystycznym dla rodzaju *Parnassius* sposobem kojarzenia (Adamski i Witkowski 2006). Jest nim tzw. strategia poszukiwania (*pearching strategy*), polegająca na tym, że samce patrolują obszar stanowiska w poszukiwaniu receptywnych samic. Do kopulacji dochodzi z reguły na roślinach, a w jej trakcie samiec buduje na ciele samicy *sphragis* – chitynową strukturę zabezpieczającą przed powtórą kopulacją (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001).

Zapłodnione samice rozpoczynają składanie jaj, aktywnie wybierając miejsca, w których występuje roślina żywicielska. Ponieważ jednak pojaw samic następuje bardzo często już po obumarciu nadziemnych części kokoryczy, nie zostało rozstrzygnięte, czy przy wyborze miejsca składania jaj samice kierują się sygnałami chemicznymi (Bergström 2005) czy filopatrią natalną (Konvička i Kuras 1999).

Pomimo że niepylak mnemozyna od dawna cieszy się ogromnym zainteresowaniem lepidopterologów, ciągle otwarta pozostaje kwestia wymagań siedliskowych tego gatunku. Zestawienie danych na temat występowania kokoryczy w Polsce (Zajac i Zajac 2001) z niewielką liczbą znanych stanowisk niepylaka mnemozyny (Buszko 1997) świadczy, że roślina żywicielska nie może być uznawana za główny czynnik decydujący o występowaniu omawianego gatunku. Potwierdzają to badania prowadzone w innych częściach Europy (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001). Co więcej, informacje dotyczące znanych stanowisk omawianego gatunku wskazują, że pomimo iż lokalnie osiąga on wysokie zagęszczenia, motyle wydają się zasiedlać jedynie niewielką część potencjalnego stanowiska, mimo braku wyraźnych różnic w stosunku do pozostałego obszaru (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001, Styskal 2005, Adamski 2008). Należy przy tym podkreślić, że w przypadku niepylaka mnemozyny już sam termin „potencjalne siedlisko” jest nieco mylący. Prace o charakterze przeglądowym (Tolman 1997, Konvička i Kuras 1999, Meier i in. 2005, Buszko i Masłowski 2011) jako siedlisko podają „łąki”, „tereny otwarte”, „brzegi rzek” czy „sąsiedztwo lasów”. Tak szeroko i nieprecyzyjnie zdefiniowane wymagania siedliskowe pozostawiają otwartym pytanie o czynniki odpowiedzialne za ograniczony zasięg przestrzenny stanowisk niepylaka mnemozyny. Najbardziej kompleksowe prace mające na celu określenie, jakie czynniki środowiskowe odpowiedzialne są za obecność niepylaka mnemozyny, zostały przeprowadzone na terenie Finlandii przez Luoto i współpracowników (2001). Wykazano w nich, że prawdopodobieństwo występowania *imagines* omawianego gatunku związane jest z całym szeregiem zmiennych opisujących cechy siedliskowe, które zebrano w trzy zasadnicze grupy: dostępność pokarmu, obecność siedlisk nieleśnych oraz warunki mikroklimatyczne (Tab. 1).

Wyniki te okazały się jednak mało przydatne do wyjaśnienia aktualnego rozmieszczenia stanowisk niepylaka mnemozyny na terenie południowej Polski. Sytuacja ta może wynikać albo z różnicy w wymaganiach siedliskowych populacji poszczególnych podgatunków, albo ze zbytnej generalizacji danych dotyczących siedliska wykorzystanych w pracy Luoto i in. (2001). Generalizacja ta dotyczy zarówno stosowania dużych jednostek przestrzennych, takich jak kwadraty 50 m × 50 m, jak i łącznego rozpatrywania wszystkich typów półnaturalnych siedlisk nieleśnych. Poza tym, większość badań siedliskowych prowadzono jedynie dla dojrzałych motyli, których wymagania troficzne całkowicie odbiegają od wymagań postaci larwalnych. Problem preferencji siedliskowych badanego gatunku pozostaje zatem ciągle kwestią otwartą.

Tabela 1. Czynniki siedliskowe badane przez Luoto i współpracowników (2001), związane z obecnością *imagines* niepylaka mnemoszyny: „+” – wpływ pozytywny; „-” – wpływ negatywny; „+/-” – kierunek wpływu zależny od interakcji z innymi badanymi czynnikami

Table 1. Factors related to the clouded apollo presence investigated by Luoto *et al.* (2001): ‘+’ – positive relation; ‘-’ – negative relation; ‘+/-’ – direction of relation dependent on the interactions with other investigated factors

Analizowany czynnik Investigated factor	Kierunek oddziaływania Direction of effect	Istotność oddziaływania Significance of effect
Zasoby pokarmowe /Food resources		
Rośliny wytwarzające nektar/Nectar plants	+	***
Roślina żywicielska /Host plant	+	***
Elementy siedliska /Habitat composition		
Półnaturalne tereny trawiaste /Semi-natural grasslands	+	***
Pola uprawne i trwałe użytki zielone /Agricultural land	-	**
Las iglasty /Coniferous forest	-	**
Las liściasty /Deciduous forest	+/-	***
Las mieszany /Mixed forest	+/-	***
Cieki wodne /Water courses	+	**
Zabudowa /Settlements	-	**
Topografia i warunki pogodowe /Topography and weather conditions		
Nachylenie /Slope	+/-	***
Wysokość n.p.m. /Altitude	+	ns
Prędkość wiatru /Wind speed	-	***
Struktura siedliska /Habitat structure		
Bioróżnorodność kwadratu /Shannon diversity index	+	*
Współczynnik kształtu płatu siedliska /Area shape index	+/-	***

\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$

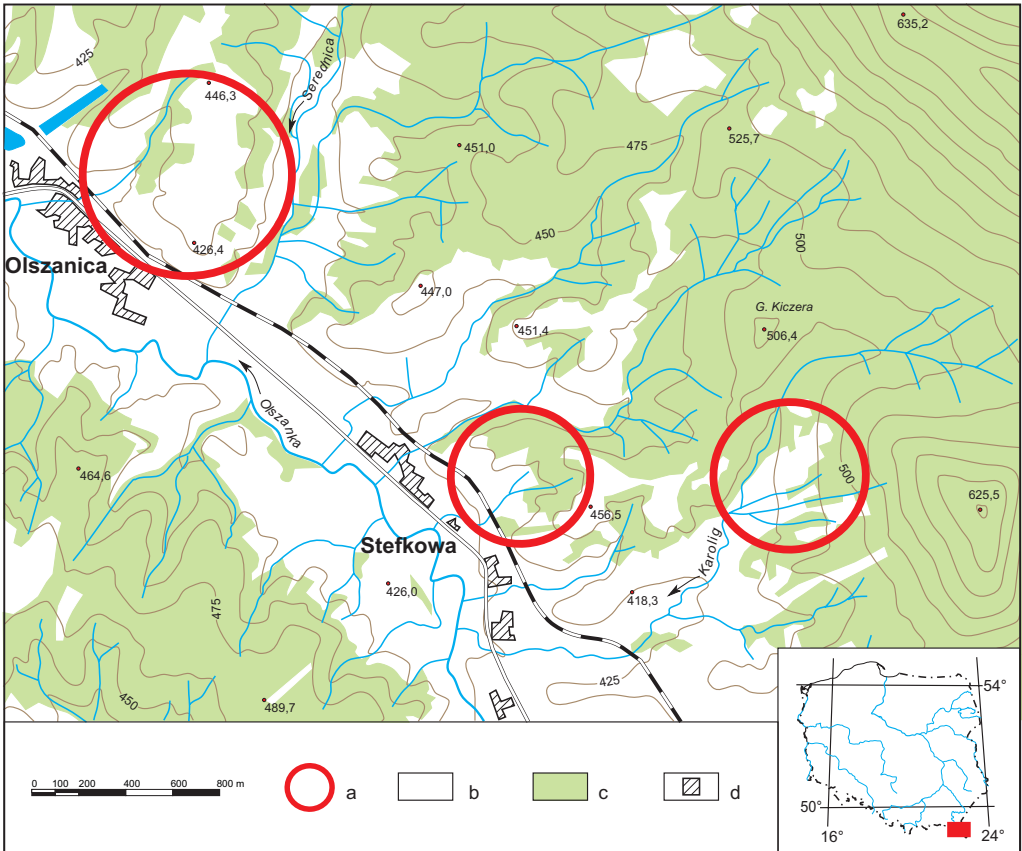
## 2.2. Metodyka badań

### 2.2.1. Badania terenowe

Prace pilotażowe dotyczące preferencji siedliskowych *imagines* niepylaka mnemoszyny prowadzono w roku 2004 w na terenie Gór Słonnych, w okolicy miejscowości Olszanica i Stefkowa. Na tej podstawie wytypowano trzy stanowiska: Olszanica, Stefkowa 1 i Stefkowa 2 (Ryc. 1, 2). Właściwe badania dotyczące *imagines* przeprowadzono w roku 2005 i powtórnie w 2007. W tym ostatnim roku oprócz *imagines* badaniami objęto także gąsienice. Z kolei w latach 2008–2009 na terenie Pienińskiego Parku Narodowego badano preferencje pokarmowe gąsienic, model żerowania oraz wzór składania jaj przez samice.

#### Analiza siedliskowa

Na terenie stanowisk z Gór Słonnych pierwszym etapem pracy było wykonanie map prezentujących wszelkie różnice mikrosiedliskowe. Mapy zostały sporządzone na podkładach map topograficznych w skali 1:10 000 na osnowie geodezyjnej PUG 1965, uzyskanych z WODGiK w Rzeszowie w postaci plików cyfrowych „geotif”. Ze względu na konieczność współpracy z odbiornikiem GPS, podkłady te zostały przekonwertowane do odwzorowania WGS 1984. Dane dotyczące aktualnej struktury lokalnych siedlisk uzyskano przez mapowanie rzeczywiste-



Ryc. 1. Stanowiska niepyłaka mnemoszyny w Górach Słonnych opisane przez Styskal (2005). a – stanowisko, b – tereny nieleśne, c – lasy, d – obszar zabudowany

Fig. 1. Sites of Clouded apollo in the Góry Słonne described by Styskal (2005). a – site, b – non-forest areas, c – forests, d – settlements

go rozmieszczenia w terenie. Podejście takie wynikało z dwóch przesłanek. Pierwszą z nich była zbyt duża, w stosunku do zadań badawczych, generalizacja informacji na temat użytkowania ziemi zawartych na mapach topograficznych, dotycząca zarówno skali, jak i podziału siedlisk. Drugą przesłankę stanowiły szybko postępujące zmiany użytkowania, powodujące, że nawet przebieg granicy rolno-leśnej zaznaczony na mapach był w momencie podjęcia badań w wielu miejscach nieaktualny. Do mapowania siedlisk wykorzystano kartograficzny odbiornik GPS „Trimble GeoExplorer II”. W celu oceny lokalnej precyzji pomiarów wykonano także kontrolne mapowanie trzech jednoznacznie identyfikowalnych w terenie obiektów o charakterze punktowym i liniowym, występujących także na wykorzystywanych podkładach: punkt sieci triangulacyjnej w Olszanicy, figury przydrożne pomiędzy Olszanicą a Stefkową oraz linię kolejową na trasie Olszanica–Stefkowa.

Na potrzeby mapowania wyróżnione zostały następujące typy siedlisk (Ryc. 2):

- lasy,

- zakrzewienia i kępy drzew,
- nieużytkowane łąki i pastwiska,
- użytkowane łąki mezofilne,
- pola uprawne,
- użytkowane wilgotne łąki z ostrożeniem łąkowym,
- szuwary turzycowe,
- ziołorośla,
- tereny zabudowane,
- „inne” – ta kategoria obejmowała miedze, rowy melioracyjne, zbiorowiska ruderalne, a także niewielkie powierzchnie z otwartym lustrem wody lub zarośnięte pałąk wodną (*Typha* sp.).

Wszystkie mapy zostały przekonwertowane do układu odniesienia PUG 1992, a ich dalsze analizy prowadzono przy zastosowaniu oprogramowania ArcMap firmy ESRI.

Na początku sezonu wegetacyjnego w roku 2007 na wyznaczonych stanowiskach pobrano okazy kokoryczy w celu określenia, który z gatunków występuje na terenie badań oraz przeprowadzono mapowanie miejsc występowania tej rośliny. Uzyskane dane zostały naniesione na przygotowane wcześniej podkłady, zaś w miejscach, w których mapowanie z zastosowaniem odbiornika GPS było zakłócone – np. na skutek lokalnego ukształtowania powierzchni czy zalesienia – dane naniesiono na wydruki map w skali 1:5 000, a następnie wprowadzono do systemu GIS metodą ręcznej digitalizacji ekranowej.

W 2007 roku na stanowiskach w Górach Słonnych w okresie pojawu *imagines* przeprowadzono analizę kwiecistości na preferowanych przez motyle typach siedlisk. Kwiecistość oszacowano ilościowo poprzez liczenie kwiatostanów lub kwiatów roślin wytwarzających nektar w losowo wybranych poletkach pomiarowych o powierzchni 0,5 m<sup>2</sup>, wyznaczanych za pomocą obręczy o średnicy 80 cm.

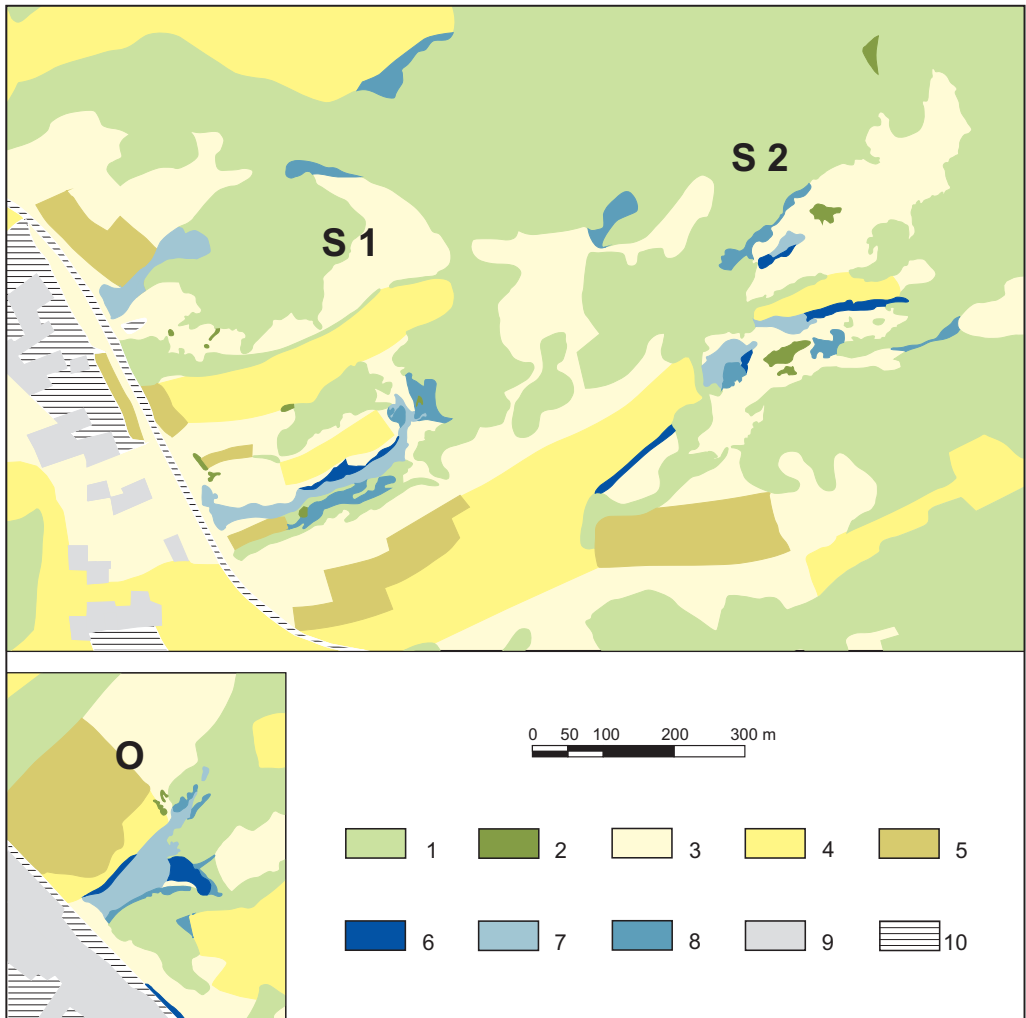
#### *Eksperymenty dotyczące drapieźnictwa*

W 2012 roku przeprowadzono eksperyment, mający na celu określenie presji drapieźników na nieaktywne wskutek złej pogody lub w czasie nocy *imagines*, występującej w różnych typach siedlisk. W eksperymencie rolę nieruchomych motyli pełniły porcje mięsa o masie około 1 g, umocowane przy pomocy aluminiowych drutów o średnicy 3 mm na wysokości 30 cm nad gruntem. Na etapie badań pilotażowych wystawiono 15 takich porcji na pograniczu użytkowanej wilgotnej łąki z ostrożeniem łąkowym i użytkowanej łąki mezofilnej. Po wyłożeniu przeprowadzono 6 kontroli w odstępach godzinnych oraz następne 6 w odstępach trzygodzinnych. Podczas kontroli sprawdzano stan wyłożonych porcji mięsa, przypisując go do jednej z trzech kategorii: nienaruszone, częściowo naruszone przez bezkręgowce (mrówki, ślimaki, inne), całkowicie lub prawie całkowicie zjedzone.

W oparciu o uzyskane wyniki ustalono, że w trakcie właściwego eksperymentu kontrole odbywać się będą w czasie trzech, sześciu, dwunastu oraz dwudziestu czterech godzin od jego rozpoczęcia. Eksperyment obejmował wyłożenie po 20 porcji w najważniejszych typach siedlisk: turzycowisku, łące ostrożeniowej, łące użytkowanej, łące nieużytkowanej, ziołoroślach oraz lesie.

#### *Badania behawioru postaci dojrzałych*

Obserwacje owadów doskonałych niepylaka mnemozyny prowadzono w okresie od trzeciej dekady maja do końca drugiej dekady lipca. Obejmowały one regularne, wykonywane 2 razy w tygodniu, kontrole stanowisk, na których stwierdzono występowanie motyli. Aby uniknąć artefaktów wynikających z niejednorodnego kontrolowania stanowisk (Denis i in. 1999, Luoto



Ryc. 2. Typy siedlisk na terenie badań. S1 – stanowisko „Stefkowa 1”, S2 – stanowisko „Stefkowa 2”, O – stanowisko „Olszanica”. 1 – lasy, 2 – zakrzewienia i kępy drzew, 3 – nieużytkowane łąki i pastwiska, 4 – użytkowane łąki mezofilne, 5 – pola uprawne, 6 – użytkowana wilgotna łąka z ostrożeniem łąkowym, 7 – szuwały turzycowe, 8 – ziołorośla, 9 – zabudowania, 10 – inne

Fig. 2. Habitat types on the study area. S1 – site „Stefkowa 1”, S2 – site „Stefkowa 2”, O – site „Olszanica”. 1 – forests, 2 – bushes and clusters of trees, 3 – abandoned meadows and pastures, 4 – managed mesophilous meadows, 5 – arable fields, 6 – managed wet meadow with plume thistle, 7 – sedge rushes, 8 – tall herbs, 9 – settlements, 10 – other

i in. 2002), przyjęto standard 1 godziny kontroli na 5 ha powierzchni. Z kolei, potencjalnych artefaktów związanych z powtarzalnymi różnicami w porach dnia unikano stosując każdorazowo losowanie kolejności kontroli. Obserwacjami objęto nie tylko same stanowiska, ale także tereny otwarte położone pomiędzy nimi – w celu uchwycenia ewentualnej aktywności dyspersyjnej. Podczas kontroli starano się odłowić wszystkie zaobserwowane motyle. Osobniki odłowione



po raz pierwszy znakowano unikalnym kodem wpisanym nietoksycznym markerem na prawym skrzydle drugiej pary. Metoda ta stosowana jest powszechnie w badaniach motyli z rodzaju *Parnassius* i nie stwierdzono, aby była ona w jakikolwiek sposób szkodliwa dla tej grupy motyli (Adamski i Witkowski 2007, Adamski 2008). Po schwytaniu notowano następujące informacje:

- czas odłowu z dokładnością do 5 min,
- kod, jakim został oznaczony schwytany motyl,
- płeć motyla, a w przypadku samic obecność lub brak *sphragis*,
- stan motyla obejmujący stopień zniszczenia skrzydeł oraz ewentualne anomalie morfologiczne.

Miejsce odłowu notowano przy pomocy datalogera GPS firmy Garmin 60CxS. W przypadku małej precyzji namiaru GPS – np. na granicy lasu – miejsce obserwacji oznaczano na mapie terenu w skali 1:5 000.

W roku 2007 na terenie Gór Słonnych oraz w roku 2008 w Pienińskim Parku Narodowym prowadzono obserwacje behawioru osobników dojrzałych. Polegały one na sporządzaniu budżetów czasowych poszczególnych osobników. W celu uniknięcia potencjalnych artefaktów wynikających z płoszenia osobników, obserwacje prowadzono z odległości co najmniej 10 m przy zastosowaniu lornetki Minolta Activia 10×50. Podczas obserwacji nagrywano na dyktafon informacje o zachowaniu osobnika. Obserwacje prowadzono w optymalnych dla aktywności *imagines* warunkach pogodowych, a więc w temperaturze 18–25°C, zachmurzeniu od 0/8 do 2/8 (Kossowska-Cezak 2007) i braku wiatru. Notowano następujące elementy behawioru osobnika:

- lot nad stanowiskiem,
- spoczynek na kwitnących roślinach,
- żerowanie na kwiatach,
- spoczynek na innych roślinach,
- składanie jaj.

Notowano ponadto, czy składanie jaj odbywało się na obszarze występowania kokoryczy, i czy były jeszcze widoczne części nadziemne tej rośliny.

Obserwacje kończono w momencie utraty osobnika z pola widzenia lub też rozpoczęcia przez niego kopulacji. W drugim przypadku notowano jedynie fakt znalezienia partnera, zaś dokładniejsze badania behawioru rozrodczego prowadzono przy zastosowaniu wolier.

### Obserwacje gąsienic

W 2007 roku na terenie stanowisk w Górach Słonnych oraz w latach 2008 i 2009 na dwu stanowiskach pienińskich – na Macelaku i Polanie Pieniny – prowadzono w okresie wegetacyjnym kokoryczy poszukiwania gąsienic, jak również śladów ich żerowania. Przy pomocy datalogera GPS zapisywano miejsca żerowania gąsienicy oraz notowano następujące informacje:

- stadium gąsienicy,
- jej aktywność,
- stadium rozwoju kokoryczy (przed kwitnieniem, kwitnienie, po kwitnieniu),
- informacje o charakterze płatu obejmujące jego wielkość (powyżej 10 m<sup>2</sup>, poniżej 10 m<sup>2</sup>, pojedyncze rośliny).

W latach 2008 i 2009 określano także dodatkowe parametry:

- odległość od granicy lasu, którą ustalano jako linię pomiędzy zewnętrzną stroną pni dwu drzew na skraju lasu, najbliższych w stosunku do obserwowanej gąsienicy. W przypadku obserwacji na płatach kokoryczy notowano również odległość granicy płatu od granicy lasu w stronę łąki (wartości dodatnie) oraz w głąb lasu (wartości ujemne),
- zacinienie – w przypadku obserwacji wykonywanych poza granicą lasu.

Ponadto, w 2009 roku określono także budżety czasowe aktywności gąsienic czwartego i piątego stadium. Dane do budżetów czasowych zbierano przez 20 minut, pomiędzy godziną 10 a 15, w optymalnych warunkach pogodowych, tzn. przy temperaturze pomiędzy 18°C a 25°C, bez opadów. Podczas obserwacji notowano następujące typy zachowania gąsienic:

- żerowanie,
- przemieszczanie się po roślinie,
- przemieszczanie się pomiędzy roślinami w obrębie jednej kępy kokoryczy,
- przemieszczanie się pomiędzy kępami kokoryczy,
- spoczynek.

### 2.2.2. Badania zachowań rozrodczych

Analiza danych zebranych podczas obserwacji i eksperymentów dotyczących behawioru rozrodczego niepylaka mnemozyny pozwoliła na opis poszczególnych etapów kopulacji oraz określenie czasu ich trwania w zależności od kategorii wiekowej samca oraz jego doświadczenia.

Eksperymenty dotyczące behawioru rozrodczego prowadzono w 2009 roku na terenie Pieśnińskiego Parku Narodowego (pozwolenie nr 2/09 wydane przez Dyrektora PPN dnia 12 kwietnia 2009 r.) z wykorzystaniem dwóch wolierek wykonanych na bazie namiotów Quechua Base II o rozmiarach 2,5 m × 2,5 m × 2 m, przy czym w jednej woliereze oryginalne pokrycie zastąpiono siatką o oczkach 0,7 mm × 0,7 mm. Woliery rozstawiano na stanowiskach niepylaka mnemozyny w masywie Trzech Koron, w miejscach niewidocznych ze szlaku turystycznego. Na stanowisku odławiano motyle i znakowano indywidualnym kodem. Skrzydła motyli z rodzaju *Parnassius* bezpośrednio po napompowaniu mają odmienną strukturę oraz nieco inny odcień niż u osobników starszych (Witkowski i Adamski 1996, Adamski i Witkowski 2007), dzięki czemu możliwe było przypisanie odłowionego osobnika do jednej z dwu kategorii wiekowych:

- świeżo wylęte – osobniki zaobserwowane w trakcie pompowania skrzydeł oraz takie, których skrzydła pomimo napompowania nie zdążyły jeszcze osiągnąć pełnej sztywności. Cecha ta, wraz z żółtawym odcieniem skrzydeł, utrzymuje się, w zależności od warunków pogodowych, przez 6 do 12 godzin od zakończenia pompowania skrzydeł,

- starsze.

Indywidualne znakowanie pozwoliło na bardziej precyzyjne (z dokładnością do dnia) określenie wieku motyli oznakowanych jako „świeżo wylęte”.

Samice posiadające *sphragis* wypuszczano, samce zaś umieszczano pojedynczo w zawieszonych siatkach do czasu przeprowadzenia eksperymentów. Samice bez *sphragis* umieszczano w woliereze, a po 20-minutowym okresie aklimacji do woliery wpuszczano po dwa samce, różniące się kategorią wiekową. W drugiej części eksperymentu wpuszczano samce o podobnym wieku, przy czym jeden z nich wcześniej już kopulował z samicą. Wyznaczone do tej części eksperymentu samce przetrzymywano przez kilka dni w woliereze. Możliwość żerowania zapewniało przesuwanie woliery po stanowisku oraz umieszczenie w niej kwiatostanów roślin z rodziny złożonych (*Astreaeae*), spryskanych roztworem miodu i wody w stosunku 1:1. Po umieszczeniu samców w wolierekach kopulacyjnych mierzono czas do zlokalizowania samicy przez samca, a także czas całej kopulacji oraz poszczególnych jej etapów. Notowano również wszelkie inne elementy zachowania osobników, w tym konflikty pomiędzy samcami.

Pomiarów czasu dokonywano przy pomocy stopera. W trakcie obliczeń statystycznych analizowano czas wyrażony w sekundach, a dla statystyk opisowych dane te przeliczono na minuty i sekundy. W przypadkach wielogodzinnych kopulacji, po upływie 2,5 godziny ciągłą obserwację zamieniano na prowadzone co 30 minut kontrole.

### 2.3. Opracowanie danych

#### 2.3.1. Przygotowanie warstw podstawowych

Cyfrowe mapy terenu, uszczegółowiane podczas mapowań z zastosowaniem geodezyjnego odbiornika GPS, posłużyły do stworzenia Geograficznego Systemu Informacji (GIS) badanych stanowisk niepylaka mnemozyny. System ten opracowany został w pakiecie ArcInfo i, oprócz wspomnianych już map terenu, obejmował warstwy tematyczne dotyczące miejsc odłowu. Z warstwami tymi zintegrowane były tabelaryczne bazy danych, zawierające informacje dotyczące danego stwierdzenia lub obserwacji.

#### 2.3.2. Wyznaczenie obszaru stanowisk

Granice stanowisk wyznaczono w oparciu o naniesione na mapę miejsca stwierdzeń zarówno gąsienic, jak i motyli dojrzałych. Na ich podstawie metodą najmniejszych zwartych wielokątów (*minimum convex polygon*) wytyczano obszary uznane za stanowisko (Southwood 1966) (Ryc. 3). Pewien problem stanowiło rozstrzygnięcie, czy pojedyncze, oddalone od pozostałych, obserwacje motyli należy uznać za leżące w skrajnych obszarach stanowiska, czy też za przejawy migracji. Problem ten rozwiązano analizując rozkłady odległości pomiędzy najbliższymi punktami w obrębie stanowiska. Za stanowiące przejaw dyspersji uznano te obserwacje, dla których odległość od najbliższego stwierdzenia spełniała warunki „wartości odstającej” (*outlayer*) – była oddalona od średniej o co najmniej trzy wartości odchylenia standardowego. Jeżeli rozkład odległości istotnie odbiegał od normalnego, jego zakres poddawano standardowemu rangowaniu, a za wartości odstające uznawano te, które mieściły się w najwyższej randze, jeżeli dwie rangi niższe nie obejmowały żadnego przypadku (Analytical Method Committee 1989).

#### 2.3.3. Określenie preferencji siedliskowych

Określenie preferencji siedliskowych motyli zmierzało do wyjaśnienia:

- jakie czynniki siedliskowe wyróżniają stanowiska motyli od otaczającego terenu,
- jakie elementy mikrosiedlisk w obrębie stanowisk są preferowane przez motyle.

Odpowiedzi na te pytania poszukiwano przy pomocy metody polegającej na porównaniu frakcji poszczególnych typów siedlisk na terenie badań oraz w obszarze wyznaczonych stanowisk niepylaka mnemozyny. Proces wyznaczania stanowisk opisano powyżej, natomiast jako „teren badań” traktowano prostokąt, w który wpisano obszar stanowiska poszerzony o bufor szerokości 100 m (Ryc. 1).

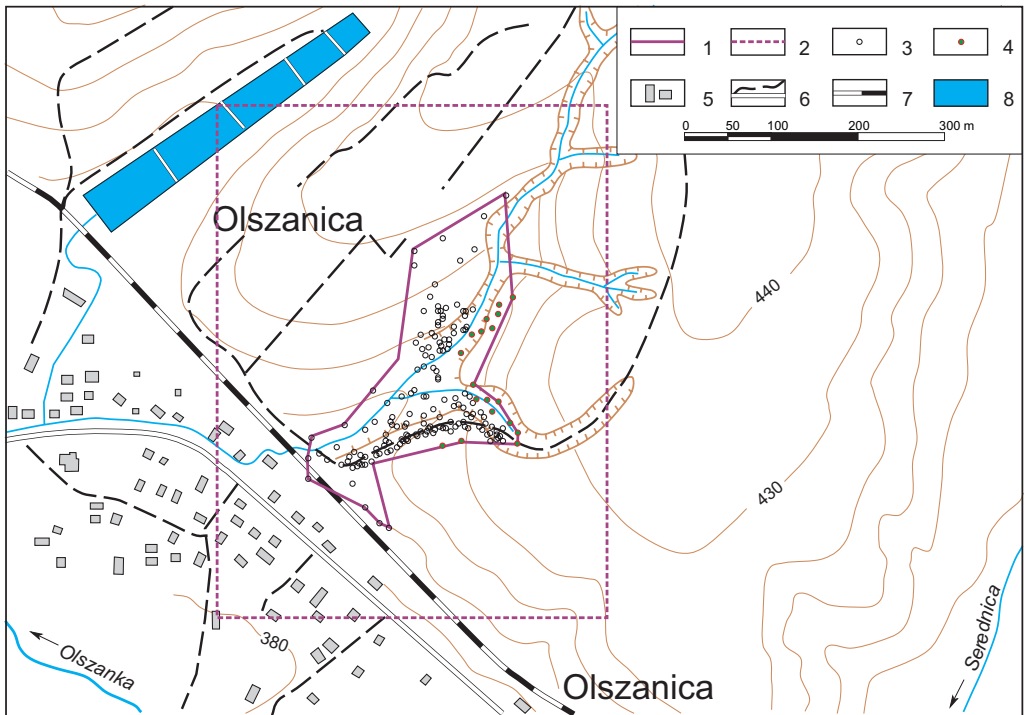
Do określenia elementów wyróżniających siedlisko stosowano metodę bezpośredniej frakcji poszczególnych mikrosiedlisk na powierzchni objętej badaniami oraz na obszarze stanowiska. Na podstawie uzyskanych danych obliczono oczekiwane liczebności stwierdzeń motyli na poszczególnych siedliskach, posługując się wzorem:

$$N_{oh} = N_{total} \cdot p_h$$

gdzie:

- $N_{oh}$  – oczekiwana liczba osobników stwierdzonych w danym siedlisku,
- $N_{total}$  – całkowita liczba stwierdzeń,
- $p_h$  – frakcja obszaru zajmowana przez siedlisko.

Obliczone w ten sposób wartości oczekiwane zestawiano przy pomocy testów frekwencji z rzeczywistymi danymi uzyskanymi podczas obserwacji motyli.



Ryc. 3. Przykład wyznaczania obszaru stanowiska na podstawie metody najmniejszego zwartejgo poligonu. 1 – granica stanowiska, 2 – granica obszaru badań, 3 – obserwacje *images*, 4 – obserwacje gąsienic, 5 – zabudowania, 6 – drogi, 7 – linia kolejowa, 8 – stawy rybne

Fig. 3. Exemple of site area delimitation based on minimum convex polygon method. 1 – border of site, 2 – border of study area, 3 – observations of *images*, 4 – observations of caterpillars, 5 – settlements, 6 – roads, 7 – railway, 8 – fish ponds

Dokonano również porównania różnorodności siedliskowej obszaru stanowisk z tą samą cechą całego terenu badań z zastosowaniem testu istotności różnic współczynnika różnorodności biologicznej  $H'$  Shannona–Wienera (Magurran 2005). Ponieważ badanie dotyczyło różnorodności siedlisk, przy obliczaniu współczynnika  $H'$  używano wartości frakcji danego siedliska w badanym areale (Luoto i in. 2001, Magurran 2005).

Z kolei analizę wybiórności motyli w obrębie siedliska uzupełniono o porównanie struktury mikrosiedlisk w buforach wokół miejsc stwierdzenia motyli z analogiczną strukturą w takich samych buforach wyznaczonych wokół losowo rozmieszczonych punktów. Metoda ta zaczerpnięta została z badań nad preferencjami siedliskowymi ptaków (Zając i in. 2006, 2011) i dostosowana do wymogów prowadzonych badań. W pierwszym etapie, wokół naniesionych na mapę miejsc stwierdzeń motyli wyznaczano koliste bufory o promieniu 5 m. Następnie, przy użyciu rozszerzenia *Animal Movement* stanowiącego element pakietu *ArcView*, na powierzchni stanowisk wylosowano 400 punktów „kontrolnych”, wokół których również wyznaczono takie same bufory. W wyznaczonych okręgach obliczono powierzchnię oraz frakcję poszczególnych mikrosiedlisk.

Ponieważ obserwacje gąsienic dokonane były jedynie na płatach rośliny żywicielskiej, analiza preferencji siedliskowych ograniczyła się do porównania cech płatów kokoryczy, na których dokonano obserwacji gąsienic z pozostałymi płatami tej rośliny na terenie badań oraz do analizy położenia gąsienicy względem granicy lasu.

Porównania frakcji dokonano przy zastosowaniu testu frekwencji  $\chi^2$  Pearsona, z kolei przy analizie struktury siedlisk w buforach stosowano analizę wariancji (*ANOVA*), w razie wykrycia istotności uzupełnianej o testy *post-hoc* Tuckeya–Kramera. Jeżeli rozkład danych istotnie odbiegał od rozkładu normalnego, stosowano nieparametryczne zamienniki analizy wariancji: test Kruscala–Wallisa oraz związany z nim test *post-hoc* Steela–Dwasssa. Wspólne oddziaływanie wielu zmiennych badano przy użyciu Uogólnionych Modeli Liniowych i Nieliniowych (GLZ). Szczegółowe parametry modeli, takie jak rozkład danych czy funkcja wiążąca, dopasowywano do typu oraz rozkładu używanych w modelu zmiennych zależnych oraz niezależnych (Steel 1961, Sokal i Rohlf 1981, Olsson 2002). W oparciu o dane z buforów wokół losowo wyznaczonych punktów dokonano także analiz korelacji przestrzennych, mających na celu określenie, czy pomiędzy badanymi elementami siedliska występują zależności polegające na zmniejszonym lub zwiększonym prawdopodobieństwie ich współwystępowania (Luoto i in. 2001).

### 3. WYNIKI

#### 3.1. Preferencje siedliskowe

##### 3.1.1. Struktura siedliska

W 2005 i 2007 roku dokonano na terenie badań łącznie 712 obserwacji 253 *imagines* niepylaka mnemozyny, z czego 35 obserwacji uznano za dokonane podczas dyspersji. Na podstawie 677 pozostałych stwierdzeń 243 osobników, zgodnie z przyjętą metodyką, wyznaczono 3 stanowiska o łącznej powierzchni 38,19 ha: jedno w Olszaniczy (1,37 ha) oraz dwa w Stefkowej (14,52 ha i 22,30 ha) (Ryc. 4). Dla stanowisk w Stefkowej, ze względu na stosunkowo niewielką odległość oraz obserwacje osobników przemieszczających się między stanowiskami, wyznaczono wspólny obszar badań. Całkowita powierzchnia obszaru badań wynosiła 263,02 ha (Ryc. 3).

W tabeli 2 przedstawiono powierzchnie poszczególnych siedlisk w całym obszarze badań oraz na stanowiskach niepylaka mnemozyny. Analiza testem różnorodności biologicznej (Magurran 2005) wykazała, że na stanowiskach niepylaka mnemozyny różnorodność siedliskowa jest istotnie wyższa niż na całym terenie badań ( $t = 1,7053$ ;  $p = 0,0081$ ). Istotne różnice pomiędzy stanowiskami a ich otoczeniem wykazywały także sumaryczne frekwencje poszczególnych mikrosiedlisk ( $\chi^2 = 42,144$ ;  $df = 9$ ;  $p < 0,0001$ ). Na stanowiskach niepylaka mnemozyny udział lasów, łąk użytkowanych oraz obszarów zabudowanych w stosunku do innych typów siedlisk był zdecydowanie niższy, zaś istotnie większa była frakcja szuwarów, ziółorośli oraz łąk z ostrożeniem (Tab. 3).

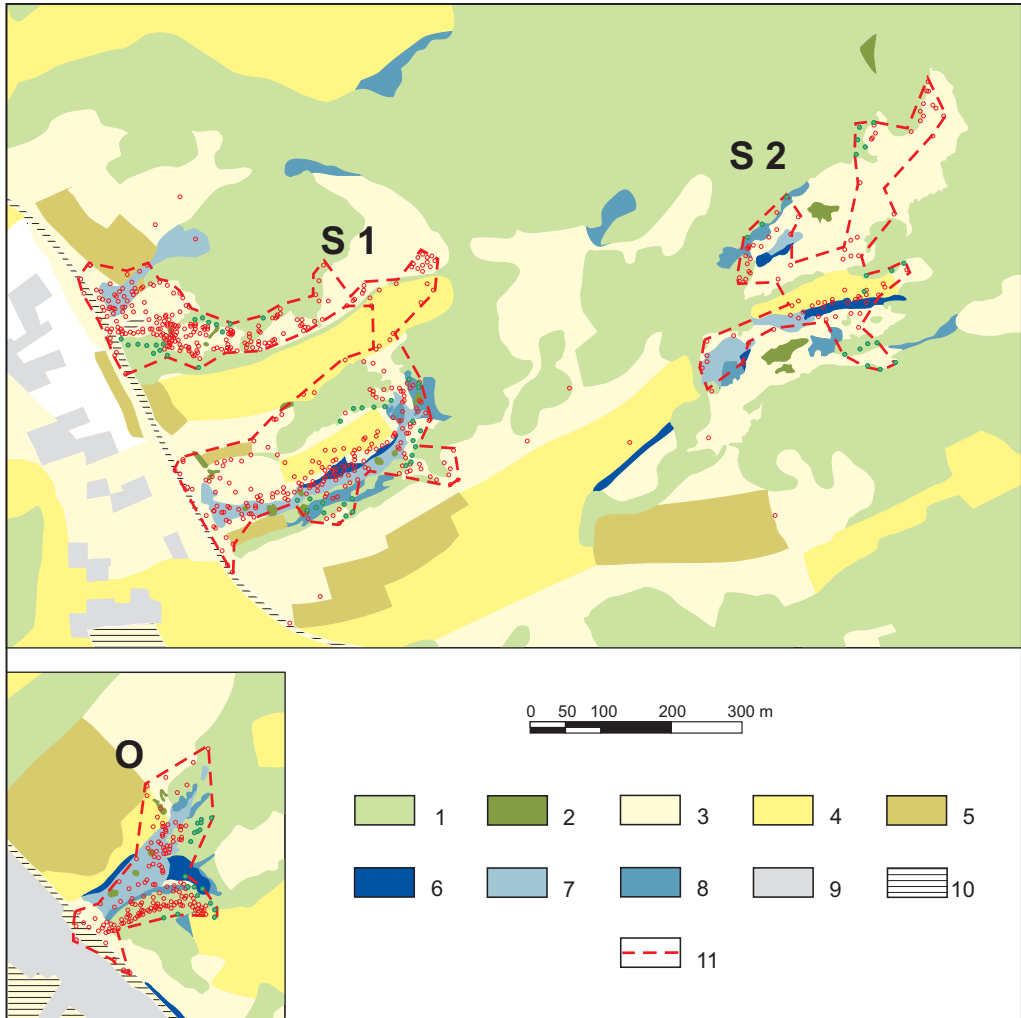
Analiza kwiecistości wybranych typów siedlisk otwartych wykazała zależność między typem siedliska a jego kwiecistością ( $H = 52,1035$ ;  $p < 0,0001$ ). Przeprowadzona analiza *post-hoc* wykazała, że wilgotna łąka z ostrożeniem i użytkowana łąka mezofilna były znacznie bardziej kwieciste niż szuwały i nieużytkowane łąki i pastwiska (Ryc. 5).

Zestawienie liczebności stwierdzeń niepylaka mnemozyny na poszczególnych typach siedlisk wykazało, że istotnie różnią się one od liczebności oczekiwanych obliczonych w oparciu o udział tych siedlisk w powierzchni stanowiska i terenu badań: ( $\chi^2_{\text{stanowisko}} = 373,112$ ;  $df = 9$ ;  $p < 0,0001$ ); ( $\chi^2_{\text{teren}} = 632,513$ ;  $df = 7$ ;  $p < 0,0001$ ) (Tab. 3). *Imagines* stwierdzane były w lesie, zakrzewieniach oraz na nieużytkowanych łąkach i pastwiskach istotnie rzadziej, niżby to wynikało z udziału tych siedlisk w powierzchni stanowiska i całego terenu badań; wyraźnie preferowane były zaś turzycowiska i łąka z ostrożeniem.

Bardzo podobne wyniki uzyskano porównując frakcje poszczególnych siedlisk w buforach wokół miejsc stwierdzenia *imagines* oraz punktów rozmieszczonych losowo na terenie stanowisk. Analiza przy pomocy Uogólnionego Modelu Liniowego (GLZ) z założeniem binarnego rozkładu zmiennej zależnej i funkcji wiążącej logit wykazała istotne różnice w strukturze siedlisk pomiędzy buforami wokół rzeczywistych miejsc stwierdzeń i wokół punktów losowych ( $\chi^2 = 203,3904$ ;  $df = 9$ ;  $p < 0,0001$ ). Analiza wpływu poszczególnych uwzględnionych w modelu parametrów (Tab. 4) wskazała, że otoczenie miejsc rzeczywistych stwierdzeń niepylaka mnemozyny od otoczenia losowo wybranych punktów różniło się większym udziałem łąki ostrożeniowej, turzycowiska i pól uprawnych, a także mniejszą frakcją łąki użytkowanej i zakrzewień. W tabeli 5 przedstawiono wyniki analizy korelacji przestrzennych pomiędzy poszczególnymi elementami siedliska.

##### 3.1.2. Preferencje siedliskowe osobników dojrzałych w zależności od płci

Spośród 243 stwierdzonych osobników 57 stanowiły samice. Przeciętna liczba obserwacji samic wynosiła 3,2 (SD = 4,31), zaś samców 2,2 (SD = 1,84). Wszystkie obserwacje



Ryc. 4. Stanowiska (11) wyznaczone na podstawie stwierdzeń *imagines* (kropki czerwone) oraz gąsienic (kropki niebieskie) niepylaka mnemozyny wraz ze strefami buforowymi. Pozostałe oznaczenia jak na rycinie 2

Fig. 4. Sites (11) delimited based on observation of *imagines* (red spots) and caterpillars (blue spots) of the clouded apollo with buffer zones. Other explanations as in Fig. 2

uznane za dokonane podczas dyspersji dotyczyły samców i jako niemiernodajne dla oceny preferencji siedliskowych zostały wyłączone z dalszych analiz. Po ich odrzuceniu przeciętna liczba stwierdzeń dla samca wzrosła do 2,8 (SD = 1,67). Porównania stwierdzeń w poszczególnych siedliskach wskazują na istotną różnicę pomiędzy płciami ( $\chi^2 = 95,679$ ;  $df = 4$ ;  $p = 0,0003$ ) (Tab. 6). U obu płci zdecydowana większość stwierdzeń dokonywana była na terenie turzycowiska i łąki ostrożeńiowej, jednak w przypadku samic bardzo dużą część stanowiły też obserwacje dokonane w lesie, gdzie samce pojawiały się tylko sporadycznie.

Tabela 2. Powierzchnia poszczególnych typów siedlisk na terenie badań oraz wyznaczonych stanowisk niepylaka mnemozyny

Table 2. Surface of particular habitat types on the study area and localities of clouded apollo

Siedlisko Habitat type	Obszar badań Study area (ha)	Stanowiska Sites (ha)	p
Lasy Forests	78,92	9,02	0,0023
Zakrzewienia i kępy drzew Bushes and clusters of trees	1,80	0,49	0,3160
Nieużytkowane łąki i pastwiska Abandoned meadows and pastures	62,48	8,88	0,1083
Użytkowane łąki mezofilne Managed mesophilous meadows	59,98	5,99	0,0046
Pola uprawne Arable fields	8,04	3,29	0,0144
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeniem łąkowym Managed wet meadows with plume thistle	0,71	0,25	0,0013
Szuwary turzycowe Sedge rushes	10,38	5,63	< 0,0001
Ziołorośla Tall herbs	13,60	3,86	< 0,0001
Tereny zabudowane Settlements	7,30	0,32	0,0077
Inne Other	9,81	0,45	0,0312

Należy przy tym podkreślić, że obserwacje samic w lesie dokonywane były jedynie w miejscach występowania kokoryczy, zaś w innych częściach lasu *imagines* niepylaka mnemozyny nie stwierdzano.

Analiza oparta o strukturę siedlisk w buforach wokół miejsc stwierdzenia samic i samców wskazała bardzo istotne statystyczne różnice ( $H = 85,2628$ ;  $df = 9$ ;  $p < 0,0001$ ). Analiza poszczególnych parametrów wskazała, że udział większości z nich w dopasowaniu modelu jest statystycznie istotny (Tab. 7).

### 3.1.3. Preferencje siedliskowe gąsienic

W 2007 roku w Górach Słonnych i w 2009 roku w Pieninach dokonano łącznie 63 obserwacji larw niepylaka menemozyny, w większości wypadków czwartego i piątego stadium (Tab. 8). Wszystkie obserwacje dokonane zostały w płatach kokoryczy, przy czym na terenie Pienin częściej niż w Górach Słonnych obserwowano gąsienice w płatach o niewielkiej powierzchni, jednak różnica ta nie wykazywała statystycznej istotności ( $\chi^2 = 2,1974$ ;  $p = 0,13825$ ).

Zdecydowana większość stwierdzeń (84%) została odnotowana na części płatu kokoryczy położonej poza granicą lasu, 14,5% w lesie, a jedno stwierdzenie (1,5%) dokładnie na wyznaczonej granicy lasu. Prawidłowość ta występowała na obu badanych stanowiskach ( $\chi^2 = 1,112$ ;  $p = 0,5734$ ). Przeciętna, wyrażona medianą, odległość, w jakiej stwierdzano gąsienice wynosiła 60 cm od granicy lasu w kierunku terenu otwartego, podczas gdy środek szerokości płatu przypadła przeciętnie 25 cm w głąb lasu. Badanie testem par związanych wykazało, że obserwowane różnice są silnie statystycznie istotne ( $z = 1065,0$ ;  $p < 0,0001$ ).



Tabela 3. Liczby stwierdzeń niepylaków mnemoszyny w różnych typach siedlisk uzyskane podczas badań w zestawieniu z liczbami oczekiwanymi obliczonymi w oparciu o strukturę siedliskową stanowisk oraz terenu badań

Table 3. Number of observations of clouded apollo in different habitat types versus expected number calculated based on fraction of habitats in location and study areas

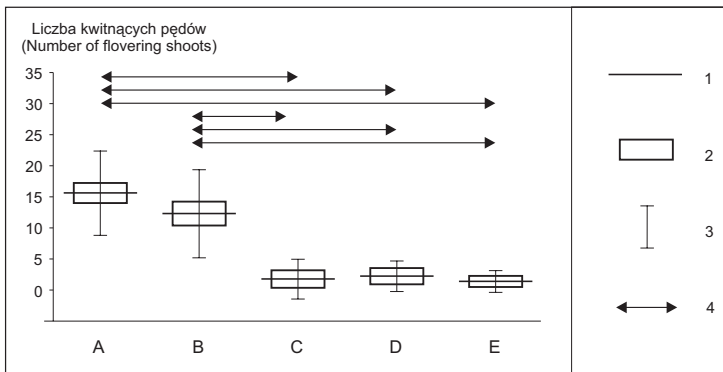
Typ siedliska Habitat type	Uzyskane Observed	Oczekiwane obliczone na podstawie Expected based on			
		struktury stanowiska site habitat structure		struktury terenu badań study area habitat structure	
		Liczba Number	p	Liczba Number	p
Lasy Forests	63	160	< 0,0001	203	< 0,0001
Zakrzewienia i kępy drzew Bushes and clusters of trees	0	9	0,0018	5	0,0452
Nieużytkowane łąki i pastwiska Abandoned meadows	28	157	< 0,0001	161	< 0,0001
Użytkowane łąki mezofilne Managed mesophilous meadows	112	106	0,6513	154	0,0041
Pola uprawne Arable fields	7	58	< 0,0001	21	0,0075
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeniem łąkowym Managed wet meadows with plume thistle	70	4	< 0,0001	2	< 0,0001
Szuwary turzycowe Marsches	319	100	< 0,0001	27	< 0,0001
Ziołorośla Tall herbs	74	69	0,6584	39	0,0009
Tereny zabudowane Settlements	0	6	0,0039	39	< 0,0001
Inne Other	4	8	0,6620	25	0,0004

### 3.1.4. Szacowanie presji drapieżników

Przeprowadzony eksperyment z wykładaniem jednogramowych porcji mięsa wykazał, że istnieją istotne statystycznie różnice pomiędzy frakcjami wyłożonych porcji zlokalizowanymi przez drapieżniki lub oportunistyczne wszystkożerce w czasie 3, 6 i 12 godzin ( $\chi^2_{t=3h} = 17,746$ ,  $p_{t=3h} = 0,0486$ ;  $\chi^2_{t=6h} = 28,231$ ,  $p_{t=6h} < 0,0001$ ;  $\chi^2_{t=12h} = 55,125$ ,  $p_{t=12h} < 0,0001$ ) (Ryc. 6). Po 24 godzinach we wszystkich siedliskach całkowicie zjedzone zostały niemal wszystkie wyłożone porcje ( $G^2_{t=24h} = 11,149$ ,  $p_{t=24h} = 0,3460$ ). W 67 przypadkach udało się zaobserwować żerujące na mięsie zwierzęta. Zwykle były to mrówki (56 przypadków), ale także chrząszcze (4 przypadki), osy (3 przypadki), ślimaki (2 przypadki), nieoznaczony do gatunku drobny ssak (1 przypadek); stwierdzono również wspólne żerowanie ślimaka i osy (1 przypadek) (Ryc. 6).

### 3.1.5. Behavior osobników dojrzałych

W toku bezpośrednich obserwacji behawioru motyli sporządzono 51 budżetów czasowych osobników z Gór Słonnych oraz 35 z Pienin. Wśród obserwowanych okazów było 67 samców (40 z Gór Słonnych oraz 27 z Pienin) i 19 samic (11 z Gór Słonnych oraz 8 z Pienin). Średni czas



Ryc. 5. Kwiecistość siedlisk preferowanych przez niepylaka mnemozyne. A – użytkowane wilgotne łąki z ostrożeńcem łąkowym, B – użytkowane łąki mezofilne, C – ziołorośla, D – nieużytkowane łąki i pastwiska, E – szuwary turzycowe. Strzałkami oznaczono statystycznie istotne różnice stwierdzone w analizach *post hoc*. 1 – średnia, 2 – SE, 3 – SD, 4 – statystycznie istotne różnice potwierdzone testem *post-hoc*

Fig. 5. Abundance of nectaring plants in the choosen habitats. A – managed wet meadows with plume thistle, B – managed mesophilous meadows, C – tall herbs, D – abandoned meadows and pastures, E – sedge rushes. Arrows indicate statistically significant differences confirmed with *post hoc* comparison. 1 – mean, 2 – SE, 3 – SD, 4 – Statistically significant differences confirmed with *post-hoc* test

trwania obserwacji jednego osobnika wynosił 7,8 minuty dla samic (SD = 4,72) oraz 8,9 minuty (SD = 5,64) dla samców i nie wykazywał statystycznie istotnej różnicy pomiędzy płciami ( $t = 0,79139$ ,  $p = 0,4309$ ) ani pomiędzy latami ( $t = 0,4257$ ;  $p = 0,6714$ ) czy stanowiskami ( $t = 1,085$ ;  $p = 0,2812$ ). W toku porównań udziału poszczególnych form aktywności w całkowitym budżecie czasowym osobników dojrzałych, ze względu na zróżnicowanie czasu obserwacji, używano wartości względnych wyrażonych procentem czasu całej obserwacji przypadającej na daną formę aktywności.

Tabela 4. Wyniki analizy parametrów siedliska uwzględnionych w modelu wieloczynnikowym badającym różnice w strukturze siedliskowej otoczenia miejsc stwierżeń niepylaka mnemozyne i losowo wybranych punktów siedliska

Table 4. Results of habitat parameter analysis as included in multivariable model for habitat structure differences research between clouded apollo observation sites and random other points around the habitat

Zmienna /Variable	Kierunek zmian/ Direction of changes	P
Lasy /Forests	-	0,0043
Zakrzewienia i kępy drzew /Bushes and clusters of trees	-	0,0266
Nieużytkowane łąki i pastwiska /Abandoned meadows and pastures	-	0,2559
Użytkowane łąki mezofilne /Managed mesophilous meadows	-	0,1455
Pola uprawne /Arable fields	+	0,0479
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeńcem łąkowym /Managed wet meadows with plume thistle	+	0,0012
Szuwary turzycowe /Sedge rushes	+	0,0001
Ziołorośla /Tall herbs	+	0,0938
Zabudowania /Settlements	-	0,2069
Inne /Other	-	0,2311

Tabela 5. Wyniki analizy korelacji przestrzennych pomiędzy badanymi typami siedlisk  
 Table 5. Spatial correlations between analyzed habitat types

	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
Lasy Forests [1]	* +	n.s. +/-	* -	n.s. -	n.s. +/-	** -	*** +	** -	** -
Zakrzewienia i kępy drzew Bushes and clusters of trees[2]		** +	n.s. +/-	n.s. +/-	n.s. +/-	n.s. +/-	** -	n.s. +/-	* -
Nieużytkowane łąki i pastwiska Abandoned meadows and pastures[3]			*** +	n.s. +/-	** +	* +	n.s. +/-	n.s. +/-	n.s. +/-
Użytkowane łąki mezofilne Managed mesophilous meadows [4]				** +	n.s. +/-	* -	n.s. +/-	n.s. +/-	n.s. +/-
Pola uprawne Arable fields [5]					n.s. +/-	** -	*** -	n.s. +/-	* +
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeńcem łąkowym Managed wet meadows with plume thistle [6]						*** +	** +	** -	n.s. +/-
Szuwary turzycowe Sedge rushes [7]							*** +	** -	* -
Ziołorośla Tall herbs [8]								* -	** +
Tereny zabudowane Settlements [9]									*** +
Inne Other [10]									

Podczas obserwacji główną aktywnością motyli był lot nad terenami otwartymi, który w przypadku samców obejmował ponad dwie trzecie czasu obserwacji (Tab. 9), a u samic jego udział był znacznie niższy. Należy jednak pamiętać, że u tej płci krótkie loty na bardzo małej wysokości wykonywane podczas składania jaj nie były włączane do kategorii lotu. Najniższy przeciętny czas aktywności obu płci przypadał na żerowanie.

Tabela 6. Liczby stwierdzeń samic i samców w poszczególnych typach siedlisk  
 Table 6. Number of males and females observations in the particular habitat types

Zmienna Variable	Samice Females	Samce Males	Razem Total
Lasy/Forests	47	16	63
Zakrzewienia i kępy drzew/Bushes and clusters of trees	0	0	0
Nieużytkowane łąki i pastwiska/Abandoned meadows and pastures	7	21	28
Użytkowane łąki mezofilne/Managed mesophilous meadows	19	93	112
Pola uprawne /Arable fields	0	7	7
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeńcem łąkowym Managed wet meadows with plume thistle	16	54	70
Szuwary turzycowe/Sedge rushes	74	245	319
Ziołorośla/Tall herbs	18	56	74
Tereny zabudowane/Settlements	0	0	0
Inne/Other	0	4	4
Razem/Total	181	496	677

Tabela 7. Wyniki analizy parametrów siedliska uwzględnionych w modelu wieloczynnikowym badającym różnice w strukturze siedliskowej otoczenia miejsc stwierdzeń samic i samców niepylaka mnemozyny. M – silniejsza preferencja przez samce; F – silniejsza preferencja przez samice; „–” – brak różnic

Table 7. Result of multivariable analysis of the habitat structure in buffers around the males and females observations. M – male biased; F – female biased; ‘–’ – no bias detected

Zmienna /Variable	Kierunek zmian/Direction of changes	P
Lasy /Forests	F	0,0192
Zakrzewienia i kępy drzew /Bushes and clusters of trees	M	0,0749
Nie użytkowane łąki i pastwiska /Abandoned meadows and pastures	M	0,0055
Użytkowane łąki mezofilne /Managed mesophilous meadows	M	0,0121
Użytkowane wilgotne łąki z ostrożeniem łąkowym Managed wet meadows with plume thistle	M	0,0141
Pola uprawne /Arable fields	–	0,4792
Tereny zabudowane /Settlements	–	0,2069
Inne /Other	–	0,2311
Szuwary turzycowe /Sedge rushes	M	0,0391
Ziołorośla /Tall herbs	F	0,0446

Tabela 8. Liczebności larw w poszczególnych stadiach obserwowanych podczas badań

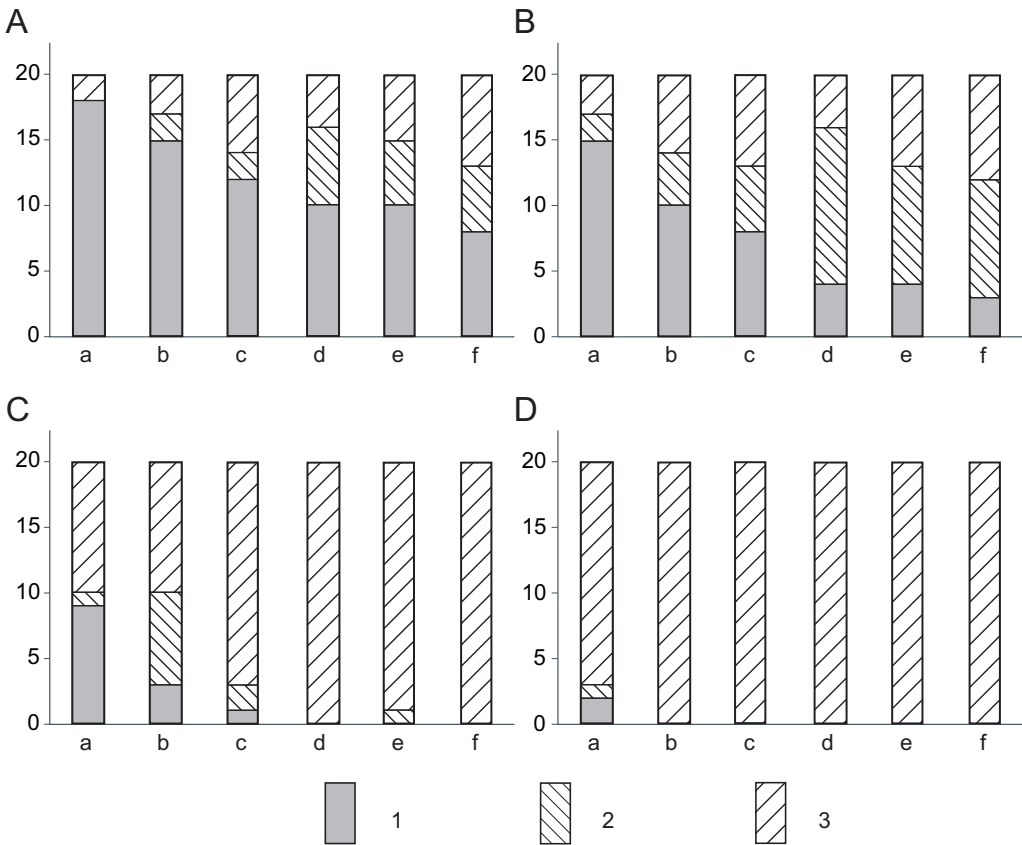
Table 8. Numbers of particular larval stages observed during investigation

Stadium larwalne Larval stage	Rok Year	
	2008	2009
L1	0	0
L2	0	1
L3	2	1
L3/4	1	0
L4	9	8
L5	21	26

Obserwacje w 8 przypadkach (5 w Górach Słonnych, 3 w Pieninach) zakończono w momencie rozpoczęcia przez obserwowanego motyla kopulacji, przy czym sytuacja ta w 6 przypadkach dotyczyła samców, zaś jedynie w 1 przypadku samicy.

### 3.1.6. Behawior gąsienic

Budżety czasowe przeprowadzono dla 25 gąsienic: 4 w stadium L4 i 21 w L5. We wszystkich przypadkach obserwacje prowadzono przez 20 minut. Na żerowanie przypadało średnio 9,32 min (SD = 3,813), przy czym czas pojedynczego nieprzerwanego żerowania nie przekraczał 2,5 minuty ( $\bar{X} = 1,80$ ; SD = 0,893). Pozostały czas przypadał na przemieszczanie się w obrębie pędu lub pomiędzy pędami rośliny żywicielskiej, którą na badanych terenach stanowiła kokorycz pusta *Corydalis cava* (Tab. 10). Innych form aktywności nie zaobserwowano. Przeciętna, wyrażona medianą, odległość w linii prostej, na którą przemieściły się larwy, wynosiła 26 cm (średnia = 36; SD = 62,4) i mieściła się w zakresie od 0 cm do 118 cm. Odległość



Ryc. 6. Frakcje wyłożonych porcji mięsa wykorzystane przez drapieżniki lub wszystkożercę po 3 (A), 6 (B), 12 (C) oraz 24 (D) godzinach od wyłożenia. a – szuwary turzycowe, b – użytkowane wilgotne łąki z ostrożeń łąkowym, c – ziołorośla, d – nieużytkowane łąki i pastwiska, e – użytkowane łąki mezofilne, f – las. 1 – porcja nienaruszona, 2 – porcja częściowo zjedzona lub obserwacja żerujących zwierząt, 3 – porcja całkowicie zjedzona

Fig. 6. Ratios of food-pieces used by predators and omnivore invertebrates after 3 (A), 6 (B), 12 (C) and 24 (D) hours in different habitat types. a – sedge rushes, b – managed wet meadows with plume thistle, c – abandoned meadows and pastures, d – tall herbs, e – managed mesophilous meadows, f – forest. 1 – not used pieces, 2 – pieces partially damaged or invertebrates peeding observed, 3 – pieces completely eaten

od granicy lasu zmierzona na początku obserwacji nie różniła się istotnie od zmierzonej po jej zakończeniu ( $t = 0,3125$ ;  $p = 0,6521$ ).

### 3.2. Zachowania rozrodcze

Do badania zachowań rozrodczych samców wykorzystano 37 samic, do których dopuszczano po 2 samce. W 15 przypadkach różniły się one wiekiem, a w 11 – jeden z wpuszczonych samców wcześniej już kopolował. W 5 przypadkach samce kopulujące wcześniej dwukrotnie dopuszczano do pojedynczej samicy, aby określić, czy są one w stanie podjąć kolejną kopulację. Pozostałe 10 samic wykorzystano do eksperymentów określających czas receptywności samic.

Tabela 9. Udział procentowy poszczególnych typów aktywności w budżetach czasowych samców i samic  
 Table 9. Share of different activity types during the observation periods

	Samce/ Males		Samice/Females		p
	$\bar{X}$	SD	$\bar{X}$	SD	
Lot /Flying	67,5	12,18	38,4	8,94	< 0,00001
Odpoczynek /Resting on flowers	22,0	10,13	18,3	8,99	0,10299
Wędrowka po roślinach /Movement over plants	4,3	3,26	8,1	5,82	0,01423
Żerowanie /Foraging	5,9	4,29	4,6	3,71	0,14138
Składanie jaj /Oviposition	–	–	31,5	18,07	< 0,00001
Lot i składanie jaj łącznie /Flying and oviposition together			69,9	13,62	0,7578

W toku badań obserwowano 35 pełnych kopulacji z udziałem 21 samców, z których 6 kopulowało dwukrotnie, a 4 – trzykrotnie. W 29 przypadkach kopulacja zakończyła się zbudowaniem *sphragis*, zaś 6 samców nie wytworzyło tej struktury. Zanotowano także 6 prób kopulacji zakończonych niepowodzeniem. W jednym przypadku kopulacja została przerwana na skutek spłoszenia podczas próby dokumentacji fotograficznej, w innym zaś doszło do odpędzenia samca w trakcie kopulacji przez innego osobnika.

Zaobserwowano i opisano następujące fazy kopulacji:

1. Lokalizacja samicy. Podczas badań w wolierych w zdecydowanej większości przypadków samce lokalizowały samice siedzące na roślinach lub na ściankach woliery. Samice te przybierały charakterystyczną pozycję z uniesionym ku górze końcem odwłoka (Ryc. 7). Odbiega to od wyników obserwacji prowadzonych w terenie oraz opisów w literaturze przedmiotu (Vlašánek i Konvička 2009), podczas których samce najczęściej lokalizowały samice w locie.
2. Łączenie aparatów kopulacyjnych (Ryc. 8). Ten etap kopulacji obejmuje czas od zlokalizowania i przytrzymania samicy do połączenia aparatów kopulacyjnych motyli. Trwał on od 4 do 58 sekund (średnia 25,8; SD = 12,8). Na tym etapie niekiedy dochodziło do odrzucenia samca przez samicę. Zaobserwowano 5 takich przypadków, przy czym zawsze odrzucony samiec należał do kategorii wiekowej „stare”;

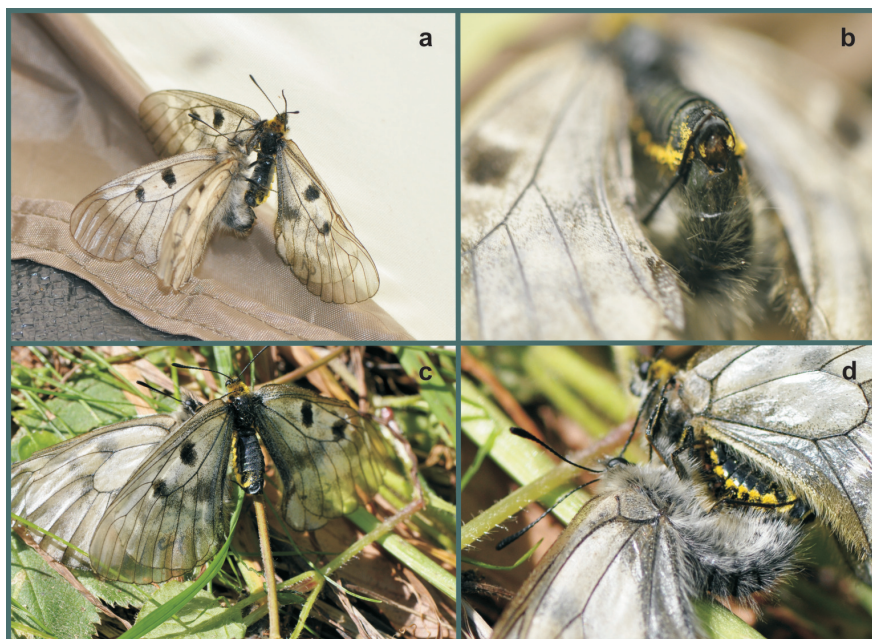
Tabela 10. Udział poszczególnych typów aktywności w dwudziestominutowych budżetach czasowych gąsienic  
 Table 10. Share of different activity types of caterpillars during the 20-minutes observation periods

Rodzaj aktywności Activity type	Czas całkowity Total time [min]		Czas pojedynczego epizodu Time of single episode [min]	
	$\bar{X}$	SD	$\bar{X}$	SD
Żerowanie Foraging	9,32	3,813	1,80	0,893
Przemieszczanie się po roślinie Crawling on a single plant	4,62	1,789	1,08	0,724
Przemieszczanie się pomiędzy roślinami w obrębie jednej kępy Crawling beetwen plants within host-plant patch	2,46	1,989	5,21	2,326
Przemieszczanie się pomiędzy kępami Crawling beetwen host-plant patches	0,15	21,235	12,42	3,266
Spoczynek Resting	3,54	1,635	0,92	1,021



Ryc. 7. Receptywne samice niepylaka mnemozyny w charakterystycznej pozycji oczekiwania na samce: a – na roślinności, b – na siatce woliery

Fig. 7. Receptive females of clouded apollo attracting the males: a – on the plant, b – on the voliere



Ryc. 8. Dwa etapy łączenia aparatów kopulacyjnych: a, b – na siatce pokrywającej woliere; c, d – na roślinności

Fig. 8. Two phases of copulatory apparatus' connecton of clouded apollo: a, b – observations on the voliera's net; c, d – observation on plants



Ryc. 9. Kopulujące motyle w fazie przed depozycją *sphragis*

Fig. 9. Copulation before *sphragis* deposition phase



Ryc. 10. Depozycja *sphragis* (a) oraz jego zaczątek pomiędzy odwłokami samicy i samca (b)

Fig. 10. *Sphragis* deposition (a) with zoom on this structure forming between male's and female's abdomens



3. „Włeczenie samca”. Faza ta nie została opisana w literaturze, w związku z czym zaprezentowana nazwa jest jedynie propozycją. W tej fazie samica poszukuje spokojnego, w miarę możliwości ocienionego miejsca, zaś połączony z nią aparatem kopulacyjnym samiec jest zmuszony do podążania za samicą. Czas trwania tej fazy wynosił od 6 do 68 sekund przy wartości średniej równej 24,6 sekundy (SD = 11,55);
4. Faza przed depozycją *sphragis*. Obydwa osobniki pozostają połączone aparatami kopulacyjnymi, nie widać jednak śladu depozycji *sphragis* (Ryc. 9). W fazie tej najprawdopodobniej dochodzi do przekazania ejakulatu do spermateki (*bursa*) samicy. Faza ta u osobników budujących *sphragis* trwała od 40'47" do 89'00" (średnia = 98'52,7", SD = 16'31,9", a w przypadku samców nie budujących *sphragis* trwała aż do końca kopulacji, która w 3 przypadkach zakończyła się śmiercią samca;
5. Depozycja *sphragis*. Na początku tej fazy samiec i samica zbliżają do siebie tułowia, wskutek czego połączone aparatami kopulacyjnymi odwłoki znajdują się względem siebie pod stosunkowo ostrym kątem. Następnie kąt ten ulega bardzo powolnemu rozwieraniu, w czasie którego na ciele samicy samiec buduje *sphragis* (Ryc. 10). Długość trwania depozycji *sphragis* wahała się od 37'43" do 89'30" (średnia = 65'21").

Czas całej kopulacji liczonej od połączenia do rozdzielenia aparatów kopulacyjnych wahał się od 81'48" do około 36 godzin (średnia = 270'53"). Najdłużej kopulowały samce, które nie budowały *sphragis*. U samców budujących *sphragis* maksymalny czas kopulacji wynosił 179'23" (średnia = 13'22"). Różnica w czasie trwania kopulacji pomiędzy samcami budującymi a nie budującymi *sphragis* była statystycznie istotna ( $Z = 2,729$ ;  $p = 0,0063$ ).

Na prawdopodobieństwo zbudowania *sphragis* wpływało to, czy dany osobnik kopulował po raz pierwszy, czy kolejny ( $G = 12,949$ ;  $p = 0,0003$ ). Przy pierwszej kopulacji *sphragis* budowały wszystkie samce, podczas gdy przy trzeciej żaden z badanych samców nie tworzył tej struktury. Stwierdzono również, że samce należące do kategorii wiekowej „stare” tworzyły *sphragis* rzadziej niż samce młode ( $G = 3,979$ ;  $p = 0,0461$ ). Należy jednak podkreślić silny statystyczny związek pomiędzy kategorią wiekową samca a tym, którą z kolei kopulację podejmował ( $G^2 = 11,221$ ;  $p = 0,0037$ ).

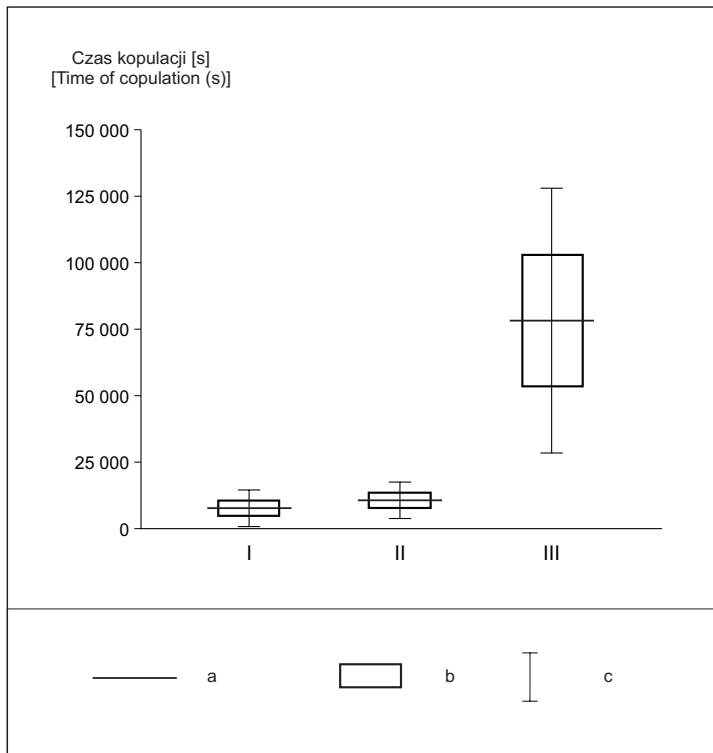
Wiek samca oraz liczba przeprowadzonych przez niego kopulacji wykazywała także związek z czasem trwania niektórych etapów kopulacji (Tab. 11). O ile starsze samce szybciej od młodych lokalizowały samicę, o tyle dłużej trwała u nich faza pomiędzy lokalizacją a połączeniem aparatów kopulacyjnych. Analiza zależności czasu trwania poszczególnych faz kopulacji w zależności od tego, który raz kopulował obserwowany samiec, wykazała istotność jedynie dla całkowitego czasu kopulacji ( $H = 12,472$ ;  $p = 0,0020$ ) (Ryc. 11). Analiza testem Dunnett'a, stanowiącym nieparametryczną alternatywę testu *post-hoc* Turnera, wykazała, że czas trwania trzeciej kopulacji był istotnie dłuższy od pierwszej i drugiej, pomiędzy którymi nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic. Wszystkie przypadki śmierci kopulującego samca obserwowano również podczas trzeciej kopulacji.

W toku badań zaobserwowano ponadto konflikty pomiędzy samcami. Doszło do nich w 6 przypadkach. W 1 przypadku w wolierze samiec rozpoczynający depozycję *sphragis* został odpędzony od samicy przez innego samca (Ryc. 12). W rezultacie założone przez drugiego samca *sphragis* było zdeformowane przez strukturę powstałą prawdopodobnie z początku *sphragis* zbudowanego przez pierwszego samca (Ryc. 13). Podobne obserwacje zanotowano w terenie w latach 2005 oraz 2008, jednak w tych przypadkach nie obserwowano *sphragis*, w związku z czym nie uzyskano informacji o ewentualnych anomaliach w ich budowie (Adamski 2008).

Tabela 11. Czas poszczególnych etapów kopulacji samców w różnych kategoriach wiekowych  
 Table 11. Time of subsequent phases of the clouded apollo copulation at different age stages

Etap kopulacji Copulation chase	Samce młode Young males		Samce stare Old males		P
	$\bar{X}$	SD	$\bar{X}$	SD	
Lokalizacja Spotting	13'3,2"	3'51,91"	9'29,1"	3'11,15"	0,0238
Łączenie aparatów kopulacyjnych Copulatory apparatus joining	0'17,1"	0'7,08"	0'28,8"	0'13,18"	0,0025
„Wleczenie samca” „Male dragging”	0'24,9"	0'7,75"	0'24,5"	0'12,74"	0,9064
Przed depozycją <i>sphragis</i> Before <i>sphragis</i> deposition	68'48,6"	15'44,57"	69'58,7"	*11'34,85"	0,8449
Depozycja <i>sphragis</i> <i>Sphragis</i> deposition	68'48,6"	17'44,47"	53'8,9"	*27'9,11"	0,0508

\*nie uwzględniono samców nie budujących *sphragis*  
 \*males unable to built *sphragis* excluded from analysis



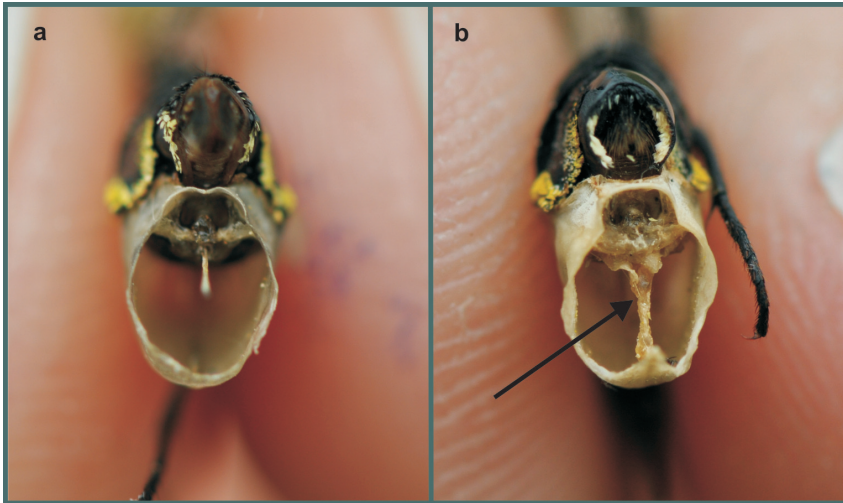
Ryc. 11. Czas trwania kolejnych kopulacji samca. I – pierwsza kopulacja, II – druga kopulacja, III – trzecia kopulacja.  
 a – średnia, b – SE, c – SD

Fig. 11. Time of the subsequent male's copulation. I – the first copulation, II – the second, III – the third. a – mean, b – SE, c – SD



Ryc. 12. Konflikt podczas kopulacji: „intruz” (a) przepędza samca (b), kopulującego z samicą (c), a następnie zajmuje jego miejsce

Fig. 12. Male conflict during copulation: new male (a) chasing away the male(b), copulating with female (c)



Ryc. 13. Typowe *sphragis* niepylaka mnemozyny (a) oraz *sphragis* zbudowane przez samca po powtórnej kopulacji. Strzałką zaznaczono strukturę, która prawdopodobnie powstała na skutek deformacji nie zastygłego *sphragis* poprzednika

Fig. 13. Typical *sphragis* of the clouded apollo (a) and *sphragis* made by male after chasing away the first female copulatory partner. Arrows indicates additional structure made from the damaged *sphragis* of first male



Ryc. 14. Samiec próbujący kopulować z zapłodnioną samicą ze *sphragis*

Fig. 14. Male trying to copulate with female with *sphragis*

Zanotowano także 6 przypadków, w których samica po kopulacji przyjmowała pozycję charakterystyczną dla samic receptywnych. W 3 z nich samce podjęły próby kopulacji (Ryc. 14). W żadnym z tych przypadków nie doszło jednak do połączenia aparatów kopulacyjnych osobników.

## 4. Dyskusja

### 4.1. Preferencje siedliskowe i określenie stanowiska

Jak już wspomniano we wstępie, występują spore niejasności dotyczące preferencji siedliskowych niepylaka mnemozyny. Znaczna część literatury przedmiotu podaje informacje bardzo ogólnikowe i trudne do zastosowania zarówno w badaniach inwentaryzacyjnych, jak i pracach monitoringowych czy ewentualnie restytucyjnych (Tolman 1997, Konvička i Kuras 1999, Adamski 2008, Buszko i Masłowski 2011). Co więcej, istnieją poważne przesłanki wskazujące na możliwość dużych różnic pomiędzy populacjami z północnej i południowej części Polski (Adamski 2008, Gratton i in. 2008, Adamski 2012). Ponieważ różnice te do pewnego stopnia pokrywają się ze zróżnicowaniem puli genetycznej populacji (Gratton i in. 2008, Todisco i in. 2010), nasuwa się pytanie, czy są one wynikiem odmiennych wymagań mających podłoże genetyczne, czy też jedynie odzwierciedlają różnice w rozmieszczeniu kluczowych elementów środowiska. Nie ulega bowiem wątpliwości, że zarówno zasięg przestrzenny gatunku, jak i lokalizacja obserwacji na poszczególnych stanowiskach występowania nie pokrywają się z rozmieszczeniem znanych elementów środowiska niezbędnych dla funkcjonowania gatunku, takich jak roślina żywicielska czy tereny nieleśne (Skalski 1992, Witkowski 2004). Warto jednak pamiętać, że w przypadku gatunków o złożonym cyklu życiowym i odmiennych wymaganiach siedliskowych różnych stadiów rozwojowych, czynnikiem ograniczającym może być określona struktura przestrzenna integrująca siedliska *imagines* oraz gąsienic. W przypadku badań nad preferencjami siedliskowymi niepylaka mnemozyny niemal wyłącznie rozważano preferencje siedliskowe *imagines* (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001, Välimäki i Itämies 2003, Styskał 2005). Podejście takie, choć nieco odmienne od przyjmowanego w przypadku innych bezkręgowców (Dempster 1997, Thomas i Simcox 2009), wydaje się być w przypadku niepylaka mnemozyny uzasadnione. Wszystkie populacje niepylaka mnemozyny żerują na jednym rodzaju roślin – kokoryczy (*Corydalis* sp.), który jest szeroko rozpowszechniony i nie stwierdzono w jego obrębie istotnego zróżnicowania pod względem zawartości metabolitów wtórnych (Bjarnholt i in. 2012). Co więcej, również na obszarach występowania niepylaka mnemozyny obecność rośliny żywicielskiej nie zawsze jest wskaźnikiem wyróżniającym stanowiska gatunku od otaczających je terenów. Z tego właśnie powodu również w niniejszej pracy wybiórczości *imagines* poświęcono najwięcej uwagi.

Jednak przed omówieniem uzyskanych wyników warto poświęcić nieco miejsca zastosowanej w pracy metodyce wyznaczania obszaru stanowisk. Mimo że pojęcie to stosowane jest powszechnie zarówno w badaniach faunistycznych jak i ochroniarskich, pojawiają się problemy z jego praktyczną interpretacją (Witkowski i Adamski 2004, Pullin 2005, Sielezniew 2012). Pierwszym problemem jest oczywiście skala i dokładność. W wielu opracowaniach o dużym charakterze ogólności stanowiska podawane są z dokładnością do jednostek fizjograficznych, administracyjnych albo w kwadratach sieci UTM lub ATPOL (Buszko 1997, Zając i Zając 2001). Z kolei upowszechnienie technik nawigacji satelitarnej pozwoliło na opis lokalizacji stanowiska przy pomocy współrzędnych kartograficznych wybranych na jego obszarze punktów (Rodgers 2001, Sielezniew 2012). Oba wspomniane wyżej podejścia są bardzo przydatne w pracach inwentaryzacyjnych, jednak mają kilka poważnych ograniczeń. Przede wszystkim często nie zawierają one informacji o wielkości stanowiska – przyjęte w opracowaniach atlasowych jednostki są zwykle znacznie większe niż rzeczywiste stanowiska bezkręgowców (Buszko 1997), zaś dane w postaci koordynatów geograficznych ograniczają się zwykle do punktów centralnych stano-

wisk (Makomaska-Juchiewicz i Baran 2012). Takie podejście nie tylko bardzo utrudnia analizę zachodzących na nim procesów – np. zarastania – ale może wręcz prowadzić do poważnych nieporozumień. Doskonałą ilustracją tego problemu jest przykład stanowisk niepylaka mnemozyny na obszarze Gór Słonnych. Pierwsze wzmianki o nich pochodzą z niepublikowanych zapisków M. Chrostowskiego, który na początku lat 60-tych XX wieku podawał dwa stanowiska: w Uhercach Mineralnych oraz Stefkowej (Chrostowski – inf. niepubl.). Z kolei M. Styskal (2005), prowadząca badania w latach 2004–2005 wymienia na tym terenie aż cztery stanowiska: jedno izolowane w Uhercach Mineralnych oraz trzy, pomiędzy którymi dochodzi do wymiany osobników: w Olszanicy, Stefkowej oraz pomiędzy tymi miejscowościami. Przeprowadzone na potrzeby niniejszej pracy wyznaczenie stanowisk metodą najmniejszych zwartych wielokątów było zbieżne z wynikami uzyskanymi przez Styskal (2005). Niestety, brak informacji o stosowanej przez Chrostowskiego metodyce nie pozwala na rozstrzygnięcie, czy w okresie 50 lat dzielących owe zapiski od prowadzonych w ostatniej dekadzie badań doszło do zwiększenia liczby stanowisk motyla, nastąpiła fragmentacja istniejącej wcześniej populacji, czy też rozbieżności odzwierciedlają jedynie niekompatybilność stosowanej w różnym okresie metodyki. Pobieżna analiza zmian użytkowania ziemi (Styskal 2005) sugeruje, że bardziej prawdopodobna jest druga z wymienionych możliwości, jednak wobec wspomnianego braku opisu stosowanej w latach 60-tych metodyki hipoteza ta jest praktycznie nieweryfikowalna. Podobna rozbieżność dotycząca wyznaczania stanowisk niepylaka mnemozyny przez różnych autorów wystąpiła także na terenie Pienin. W opracowaniu z 1992 roku Kosior i współpracownicy (1992) podają 6 zweryfikowanych przez siebie stanowisk niepylaka mnemozyny z terenu Pienińskiego Parku Narodowego. Natomiast szczegółowe badania z zastosowaniem metod znakowania i powtórnych odłowów prowadzone w latach 2005–2006 (Adamski 2008) zredukowały liczbę stanowisk do dwóch, przy czym jedno z nich, położone w masywie Trzech Koron, obejmuje swoim zasięgiem pięć spośród wymienianych przez poprzedników. Należy w tym miejscu podkreślić, że jakkolwiek problem ujednoczenia i precyzyjnego określenia kryteriów wyznaczania stanowisk podnoszony jest od kilkudziesięciu lat (Niven 1982), to w dalszym ciągu nie udało się w tej dziedzinie osiągnąć konsensusu (Galván-López i in. 2011).

Znaczenie precyzyjnego wyznaczania obszaru stanowiska jest szczególnie istotne w odniesieniu do gatunków tworzących metapopulacje. Jednak typowe modele metapopulacyjne (Levins 1969, Harrison 1991, Hanski i Simberloff 1997) opierają się na niekiedy nie przedstawionym wprost założeniu, że istnieją wyraźne jakościowe różnice pozwalające jednoznacznie oddzielić lokalne siedliska od ich otoczenia określanego mianem *metapopulation matrix*. Jednak w przypadku oligofagicznych gatunków siedlisk otwartych, założenie dotyczące wyraźnej delimitacji siedlisk jest spełnione niezwykle rzadko. Przedmiot niniejszych badań stanowi typowy przykład takich trudności. Osobniki dojrzałe obserwowane są głównie na terenach otwartych, larwy żerują na kokoryczy rosnącej na pograniczu lasów i zbiorowisk nieleśnych, przy czym żadne ze stadiów rozwojowych nie zajmuje całego arealu siedlisk, w których jest on stwierdzany. Zjawisko takie jest częściowo uwzględniane w nowszych modelach dynamiki metapopulacji, znanych jako *metapopulation capacity models* (Hanski i Ovaskainen 2000) oraz *Incidence Function Model* (Hanski i in. 1996, Moilanen, Hanski 1998), bazujących na analizie prawdopodobieństwa obecności osobników w poszczególnych miejscach. Modele te jednak wymagają wyznaczenia granic siedlisk oraz określenia, które z nich mają charakter optymalny dla gatunku, które umożliwiają dyspersję, a które stanowią bariery.

Niestety w przypadku niepylaka mnemozyny istnieją poważne przesłanki sugerujące, że granice zasięgów lokalnych populacji nie pokrywają się z granicami pomiędzy siedliskami.

W takiej sytuacji rozsądne wydaje się wyznaczenie stanowiska na podstawie rzeczywistych obserwacji osobników. W tym miejscu pojawia się jednak problem obiektywnego przełożenia obserwacji, które mają charakter punktowy, na stanowisko rozumiane jako określony obszar (Rita i Ranta 1993).

Nowoczesne oprogramowanie z grupy Geograficznych Systemów Informatycznych (GIS) zawierają szereg narzędzi ułatwiających tego typu operacje. Do najpopularniejszych z nich należy wyznaczenie obszaru największego zagęszczenia obserwacji (*kernal density*). Może się ono opierać albo na nałożeniu na teren mniej lub bardziej gęstej sieci kwadratów i obliczeniu dla każdego z nich względnego prawdopodobieństwa stwierdzenia gatunku (Luoto i in. 2001, Pereira i Itami 1991), albo na wyznaczeniu obszaru, w którym odległości pomiędzy obserwacjami są niższe niż wartość odcinająca, która może być przyjęta arbitralnie lub wyliczona na podstawie rozkładu odległości pomiędzy punktami obserwacji (Seams i Powell 1996). Dla uzyskania w miarę wiarygodnych wyników obie wspomniane wyżej metody wymagają jednak dysponowania bardzo dużą liczbą obserwacji.

Z tego powodu w niniejszej pracy zastosowano nieco inne podejście, w którym stanowisko wyznaczone jest w oparciu o najmniejszy pod względem powierzchni wielokąt obejmujący wszystkie obserwacje (*minimum convex polygon*). Takie rozwiązanie nie tylko pozwala na wyznaczenie stanowiska w oparciu o mniejszą liczbę obserwacji, ale także nie wymaga ustalania odcinającej wartości względnego zagęszczenia (Nilsen i in. 2008). Co więcej, umożliwia ono wspólne potraktowanie obserwacji osobników dojrzałych oraz postaci larwalnych. Ponieważ gąsienice charakteryzuje znacznie mniejsza wykrywalność niż *imagines*, przyjęcie metod opartych na względnym zagęszczeniu obserwacji albo zmniejszałyby wagę terenów zajmowanych przez gąsienice, albo wymuszało stosowanie wskaźników niwelujących różnice w wykrywalności, których określenie wymagałoby sporej dozy arbitralności (Pereira i Itami 1991, Seams i Powell 1996, Burgman i Fox 2003).

Metoda najmniejszych zwartych wielokątów jest jednak również obciążona możliwością powstania artefaktów, wynikającą z włączenia do analizy osobników zaobserwowanych podczas dyspersji. Może to spowodować sztuczne powiększenie stanowiska, a także zatarcie granicy pomiędzy subpopulacjami a ich otoczeniem (*metapopulation matrix*) (Nilsen i in. 2008). Z tego powodu konieczne jest, aby z procesu wyznaczania stanowisk zostały wyłączone obserwacje osobników dyspersyjnych. Pojawia się jednak problem, w jaki sposób określić, które z odnotowanych obserwacji należy uznać za dokonane podczas dyspersji. W pracy przyjęto założenie, że odległość do najbliższej obserwacji jest dla punktów znajdujących się w obrębie stanowiska wyraźnie niższa niż dla obserwacji dokonanych podczas dyspersji, które w rozkładzie odległości będą miały charakter „wartości odstających” (*outlayers*). Kryteria wyznaczania wartości odstających zależą od charakteru rozkładu zmiennych. W niniejszej pracy dla stanowisk, na których rozkład minimalnych odległości między obserwacjami nie odbiegał od normalnego („Olszanica”, „Stefkowa 1”) przyjęto kryterium trzech odchyłeń standardowych. Z kolei dla stanowiska „Stefkowa 2”, na którym rozkład minimalnych odległości odbiegał istotnie od rozkładu normalnego, za dyspersyjne uznano te obserwacje, których odległość od najbliższego stwierdzenia przy standardowym podziale na rangi przypisano do rangi najwyższej, zaś w dwóch rangach niższych od niej nie zanotowano ani jednej obserwacji (Analytical Method Committee 1989, Bogucki 1979). Kryteria te można uznać za zbyt restrykcyjne, jednak za słuszością ich zastosowania przemawiają dwie przesłanki. Pierwsza jest taka, że przy zastosowaniu opisanego metodyki za dokonane podczas dyspersji uznano 5,3% obserwacji, co jest wartością zbliżoną do obliczonego dla złożonej z tych stanowisk metapopulacji współczynnika migracyjności wynoszącego 3,7%

(Styskal 2005). Należy przy tym pamiętać, że przyjęty przez Styskal (2005) za innymi opracowaniami współczynnik migracyjności (Hanski i Simberloff 1997, Välimäki i Itämies 2003, Adamski i Witkowski 2007) obejmuje jedynie te epizody dyspersji, które zakończyły się potwierdzonym dotarciem do innej subpopulacji, zatem z założenia są one rzadsze niż obserwacje dokonywane podczas dyspersji.

Druga przesłanka na rzecz przyjętej metodyki jest taka, że zastosowanie mniej restrykcyjnych kryteriów wyznaczania wartości odstających mogłoby prowadzić do sztucznego zawyżenia obszaru stanowiska (Nilsen i in. 2008).

Należy zwrócić uwagę, że uzyskane wskaźniki migracyjności są znacznie niższe niż w przypadku badań prowadzonych na terenie Finlandii, gdzie stwierdzono, iż migracje na odległość ponad 300 m podejmowało aż 30% osobników (Välimäki i Itämies 2003). Tak wysoki wynik każe jednak postawić pytanie, czy przedstawiona wartość rzeczywiście oznacza bardzo wysoką aktywność dyspersyjną, czy też wynika z wytyczenia zbyt małych obszarów stanowisk (Harrison 1991). Niestety, bardziej prawdopodobna wydaje się druga z przedstawionych możliwości. Rozważania teoretyczne z zakresu ekologii metapopulacji sugerują bowiem, że przy wysokich współczynnikach przepływu osobników w obrębie metapopulacji należy ją raczej rozpatrywać jako „populację łatkowaną” (*patchy population*), a przemieszczanie się w jej obrębie nie powinno być określane mianem dyspersji (Harrison 1991, Hanski i Simberloff 1997). Wprawdzie nie zostało sprecyzowane, jakie konkretnie wartości należy uznać za „wysokie”, jednak w pracach dotyczących populacji innych gatunków podawano wartości w zakresie od 20% do 50% (Sutcliffe i in. 1997, Auger i in. 2000, Hertzberg i in. 2000, Kobayashi i in. 2008), przy czym nie zawsze przyjmowano te same kryteria określania dyspersyjności. Co więcej, można podejrzewać, że wobec słabej znajomości wymogów siedliskowych, granice siedliska zostały wyznaczone zbyt restrykcyjnie i część obserwacji uznanych za dokonane podczas dyspersji w rzeczywistości dotyczyło lotów w obrębie stanowiska.

Pewne wątpliwości budzić może fakt, że wyznaczone na terenie badań stanowiska są bardzo silnie rozczłonkowane (Ryc. 4). Należy jednak pamiętać, że niepyłak mnemozyna często określany bywa jako gatunek związany z ekotonem (Konvička i Kuras 1999, Adamski 2012). Ponieważ zaś ekoton z definicji przybiera kształt mniej lub bardziej regularnego pasa, rozczłonkowanie stanowisk związanych z nim gatunków jest jak najbardziej zrozumiałe. Co więcej, przywiązanie do ekotonu wyjaśnia również silnie rozczłonkowany układ miejsc największej koncentracji obserwacji uzyskany w badaniach Luoto i współpracowników (2001).

Porównanie struktury siedlisk na tak wyznaczonych stanowiskach oraz w ich otoczeniu wskazuje, że charakteryzują się one wyższym niż otoczenie udziałem nieleśnych siedlisk podmokłych: łąk ostrożeńiowych oraz szuwarów. Znaczenie tych siedlisk jest jeszcze bardziej widoczne, jeżeli weźmie się pod uwagę, w jakich siedliskach rzeczywiście dokonywano obserwacji motyli. Na terenie szuwaru, pokrywającego zaledwie niespełna 5% badanego terenu i 15% wyznaczonych stanowisk, dokonano ponad 50% obserwacji motyli. Z kolei na łąki z ostrożeńiem, których udział w siedlisku wynosił zaledwie 0,6%, przypadało aż 17% obserwacji motyli. Ponieważ niemal takie same wyniki uzyskano przy zastosowaniu analizy struktury siedlisk w buforach wyznaczonych wokół miejsc stwierdzenia motyli, można uznać, że wykryte zależności odzwierciedlają rzeczywiste preferencje dojrzałych motyli. W przypadku łąk z ostrożeńiem wyjaśnienia silnej preferencji przez *imagines* niepyłaka mnemozyny można szukać w tym, że w okresie pojawu motyli charakteryzuje ją najwyższa kwiecistość spośród wszystkich dostępnych na stanowisku siedlisk. Może ona zatem pełnić ważną rolę jako źródło pokarmu. Jednak tezę o dostępności pokarmu jako podstawowego kryterium wyboru siedliska przez dojrzałe mo-



tyłe podważa fakt silnej preferencji szuwarów, które w okresie pojawu motyli stanowią najmniej kwieciste siedliska nieleśne. W tej sytuacji pojawia się pytanie o przyczyny predylekcji postaci dojrzałych niepylaka mnemozyny do siedlisk szuwarowych. W literaturze przedmiotu znaleźć można informacje wskazujące na zwiększoną obecność niepylaka mnemozyny na terenach wilgotnych i podmokłych (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001, Välimäki i Itämies 2003, Styskal 2005, Adamski 2012). W pracach tych jednak używano jedynie określenia „siedliska podmokłe” lub „wilgotne” (*wetlands* lub *marches*) (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001) bez podania bardziej precyzyjnych informacji o charakterze pokrywy roślinnej. W tej sytuacji nie sposób ustalić, czy mogą one stanowić miejsce liczego występowania roślin wytwarzających nektar, stanowiący pokarm dojrzałych motyli. Jednak wyniki uzyskane w niniejszej pracy wskazują, że dostępność pokarmu nie może być uważana za główny czynnik odpowiedzialny za atrakcyjność terenów podmokłych dla niepylaka mnemozyny. Co więcej, analiza budżetów czasowych wskazuje, że postacie dojrzałe badanego gatunku odżywiają się mało intensywnie, na co zwracano uwagę także w innych badaniach nad tym gatunkiem (Konvička i Kuras 1999). Nie jest to bynajmniej zjawisko zaskakujące. U znacznej części owadów, w tym motyli, postać dojrzała korzysta głównie z zasobów energetycznych zgromadzonych podczas stadium larwalnego, które są jedynie częściowo uzupełniane przez żerowanie (Elzinga 2004). W tej sytuacji należy rozpatrzyć inne potencjalne korzyści odnoszone przez *imagines* z przebywania nad terenami podmokłymi. Ponieważ na terenach tych nie rośnie kokorycz stanowiąca roślinę żywicielską gąsienic, można wykluczyć, że omawiana predylekcja jest związana z larwalną fazą życia. W tej sytuacji najbardziej prawdopodobna wydaje się hipoteza, według której siedliska wilgotne są przez dojrzałe motyle wybierane ze względu na unikanie drapieżnictwa. Powszechnie znaną cechą motyli z rodzaju *Parnassius* jest duża wrażliwość ich zachowania na chwilowe warunki pogodowe (Konvička i Kuras 1999, Välimäki i Itämies 2003, Adamski 2008, 2012). Przejawia się ona głównie tym, że motyle podejmują lot jedynie przy optymalnej pogodzie i nawet podczas krótkotrwałego zachmurzenia „zapadają” w roślinność, gdzie oczekują na poprawę warunków. Na roślinności spędzają również noc oraz prowadzą długotrwałe kopulacje. Siedzące na roślinach lub kopulujące motyle narażone są na ataki ze strony mrówek i innych drapieżników. Obserwacje w hodowli niepylaka apollo prowadzonej w Pienińskim Parku Narodowym wskazują, że mrówki mogą skutecznie atakować nieaktywne motyle pozostawiając charakterystyczne resztki: równo odcięte żuwaczkami skrzydła, leżące w jednym miejscu. Tego typu szczątki obu gatunków niepylaków obserwowano kilkakrotnie na terenie Pienin. Przeprowadzony w 2012 roku eksperyment wykazał, że porcje mięsa o masie około 1 g rozmieszczone na roślinności w szuwarze i łące ostrożeńiowej były zjadane w znacznie dłuższym czasie niż takie same porcje umieszczone na terenie innych zbiorowisk. Oczywiście wspomniany eksperyment obarczony jest błędem wynikającym z tego, że wystawione zostały porcje mięsa, które były wykorzystywane także przez organizmy wszystkożerne. Należy jednak pamiętać, że większość drapieżników chętnie spożywa również różne formy padliny. Co więcej, zdecydowanie najczęściej spotykanymi na wyłożonych porcjach zwierzętami były mrówki, które – jak już wspomniano – stanowią prawdopodobnie jedną z ważniejszych grup drapieżników atakujących postacie dojrzałe niepylaka mnemozyny. W tej sytuacji uzyskane wyniki wskazujące na różnice w presji drapieżników, występujące pomiędzy różnymi siedliskami, można uznać za wiarygodne. Unikanie drapieżnictwa lub patogenów jako istotny czynnik determinujący preferencje siedliskowe oraz rozmieszczenie gatunków jest bowiem zjawiskiem dobrze udokumentowanym w różnych grupach organizmów (Hawkins i in. 1997, Ruxton i in. 2004, Vallin i in. 2006, 2007). W przypadku motyli najbardziej znanym przykładem jest przeplatka cinksją (*Melitaea cinxia*). Badania

prowadzone na terenie Finlandii wykazały, że jednym z podstawowych czynników regulujących liczebność lokalnych populacji przeplatki są pasożyty atakujące różne stadia larwalne (Hanski i in. 1995, van Nouhuys i Hanski 2002). To, że podobną rolę może pełnić drapieżnictwo wydaje się bardzo prawdopodobne wobec faktu, iż stanowi ono jeden z najważniejszych czynników odpowiedzialnych za śmiertelność motyli (Dempster 1997). Duża część prac podejmujących ten temat skupia się jednak na drapieżnikach żerujących na postaciach larwalnych (Freitas i Oliveira 1996, Berherd i in. 2006, Takoto i in. 2008) lub hibernujących w postaciach dojrzałych (Wiklund i in. 2008). Jednak dane dotyczące wpływu drapieżnictwa na ewolucję morfologii dojrzałych motyli oraz ich sprawności w locie (Ruxton i Humphries 2001, Vallin i in. 2007) dowodzą, że presja drapieżników na osobniki dojrzałe nie jest bynajmniej zjawiskiem marginalnym. W tej sytuacji za wielce prawdopodobną można uznać hipotezę, że właśnie presja ze strony drapieżników odpowiada za faworyzowanie przez *imagines* niepylaka mnemozyny siedlisk wilgotnych. Tezę tę wspiera również fakt, że wszystkie zaobserwowane w naturalnych warunkach kopulacje odbywały się w tych właśnie siedliskach.

Osobnego omówienia wymaga kwestia stosunkowo słabej preferencji ziołorośli. Inwentaryzacja prowadzona na terenie Pienińskiego Parku Narodowego (Adamski 2008) oraz dane z monitoringu gatunku w roku 2011 (Adamski 2012) wskazują, że jest to siedlisko silnie preferowane przez niepylaka mnemozynę. Jednak w trakcie niniejszych badań okazało się, że o ile siedlisko to jest istotnym czynnikiem wyróżniającym stanowiska niepylaka mnemozyny od otoczenia, to nie jest ono aktywnie preferowane przez dojrzałe motyle. W tej sytuacji nie można rozstrzygnąć, czy duża liczba obserwacji na ziołoroślach w obrębie pobieżnie badanych stanowisk jest wynikiem preferencji tego siedliska, czy też artefaktem wynikającym z dużego udziału tego siedliska w powierzchni stanowisk. Analiza korelacji przestrzennych wskazuje, że ziołorośla zwykle występują w bezpośrednim sąsiedztwie szuwarów, łąk ostrożeńiowych oraz niezakrzaczonych obrzeży lasów, a więc siedlisk aktywnie preferowanych przez *imagines*. Również na terenie Pienin i niektórych innych opisanych w literaturze stanowisk (Konvička i Kuras 1999, Adamski 2008, 2012) ziołorośla towarzyszą niewielkim obszarom podmokłym. Ponieważ zaś często powierzchnia ziołorośli znacznie przekracza areal siedlisk podmokłych, mogą one sprawiać wrażenie siedlisk decydujących o obecności motyla na stanowiskach.

Z obecnością siedlisk podmokłych i wilgotnych wydaje się być także związana istotnie wyższa różnorodność siedliskowa stanowisk niepylaka mnemozyny w stosunku do otaczających je terenów. Zjawisko to było sygnalizowane również w innych badaniach (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001) i wiązano je głównie z różnicami w wymaganiach siedliskowych gąsienic i postaci dojrzałych. Teza ta wyjaśnia jednak jedynie obecność w miejscach występowania niepylaka mnemozyny zarówno terenów nieleśnych, jak i lasów obfitujących w kokorycz stanowiącą roślinę żywicielską gąsienic. Nie tłumaczy ona jednak, dlaczego stanowiska niepylaka mnemozyny wyróżniają się od otoczenia znacznie silniej mozaikowym układem siedlisk nieleśnych. Taki wysoce heterogeniczny układ występuje często w lokalnych obniżeniach terenu lub w sąsiedztwie cieków wodnych, gdzie drobne różnice w mikrorzeźbie terenu oraz w warunkach hydrologicznych prowadzą do powstania mozaikowatej struktury siedlisk (Herbich 2004). Wysoki poziom mozaikowatości powoduje, że niektóre płyty siedlisk osiągają rozmiary zaledwie kilku metrów kwadratowych, dlatego uwzględnienie ich możliwe jest tylko w oparciu o dokładne mapowanie siedlisk oraz unikanie generalizacji w ich klasyfikacji – jak np. zaliczania do wspólnej kategorii wszystkich typów nieleśnych siedlisk podmokłych (Luoto i in. 2001).

Stwierdzone różnice w preferencjach siedliskowych samców i samic wydają się oczywistym skutkiem konieczności złożenia jaj w sąsiedztwie rośliny żywicielskiej. Ponieważ koko-

rycz rośnie w lesie i na jego obrzeżu, składające jaja samice muszą przebywać w tym siedlisku, nawet jeżeli z innych przyczyn nie jest ono dla postaci dojrzałych korzystne (Bergström 2005). Konieczność składania jaj wydaje się być również głównym – jeżeli nie jedynym – powodem różnic w aktywności samców i samic zaobserwowanych podczas analizy budżetów czasowych. W przypadku obu płci czas lotu nad siedliskiem zajmował podobną frakcję czasu obserwacji, przy czym u samców nie występowała istotna w przypadku samic aktywność, jaką jest składanie jaj. Należy jednak pamiętać, że budżety czasowe prowadzono jedynie dla osobników już zaobserwowanych, co wiąże się z wystąpieniem dwóch bardzo poważnych artefaktów metodycznych: nadreprezentacji lotu kosztem innych form aktywności oraz ewentualnej nadreprezentacji osobników bardziej aktywnych. Ponieważ, jak już wspomniano, *imagines* niepylaka mnemozyny są aktywne niemal wyłącznie przy bardzo korzystnych warunkach pogodowych (Konvička i Kuras 1999, Välimäki i Itämies 2003, Adamski 2008, 2012), rozpoczęte podczas lotu obserwacje faktycznie dotyczą jedynie zachowania w takich właśnie idealnych warunkach. Poważniejszym problemem jest również różnica w wykrywalności płci. Wśród osobników, dla których przeprowadzono budżety czasowe aktywności wyraźnie przeważają samce – podobnie jak wśród wszystkich dokonanych obserwacji. Zjawisko to jest typowe dla gatunku (Konvička i Kuras 1999, Luoto i in. 2001, Välimäki i Itämies 2003, Styskal 2005, Adamski 2008) i stanowi podstawę do opinii, iż u niepylaka mnemozyny występuje zaburzona proporcja płci. Dokładne badania prowadzone na pokrewnym gatunku – niepylaku apollo – wykazały, iż obserwowana w terenie zaburzenie proporcji płci jest przede wszystkim artefaktem metodycznym, wynikającym z gorszej wykrywalności samic. Ta niska wykrywalność z kolei jest rezultatem istotnie rzadszego podejmowania przez samice lotów lub prowadzenia ich na krótkich dystansach (Adamski 2004). Jednak tezę o tym, że różnice wykrywalności stanowią główną przyczynę przesunięcia na korzyść samców obserwowanej u niepylaka mnemozyny proporcji płci podważają badania Vlačánka i współpracowników (2009). Wykazali oni, że różna wykrywalność jedynie wzmacnia efekt rzeczywistego przesunięcia proporcji płci w kierunku samców, którego źródła upatrują w okresie wzrostu larwalnego. Można zatem uznać, że różna liczba budżetów czasowych uzyskanych dla obu płci raczej nie stanowi na tyle istotnego artefaktu metodycznego, aby wpłynąć na interpretację uzyskanych wyników.

Rozmieszczenie obserwowanych larw ograniczone jest do płątów kokoryczy, przy czym zaznacza się wyraźna preferencja w kierunku pędów kokoryczy rosnących poza granicą lasu. Zjawisko to jest zrozumiałe, jeżeli weźmie się pod uwagę, że poza lasem panują nieco wyższe temperatury niż w jego wnętrzu. Ponieważ metabolizm gąsienic jest ściśle uzależniony od temperatury otoczenia (Chown i Nicolson 2004, Elzinga 2004), żerowanie w miejscach o wyższej temperaturze umożliwia szybszy przyrost masy ciała i wcześniejsze zakończenie rozwoju larwalnego. Również obserwacje prowadzone w innych populacjach (Välimäki i Itämies 2003) wskazują, że gąsienice niepylaka mnemozyny preferują miejsca eksponowane na bezpośrednie działanie światła słonecznego. Jednak dążenie do maksymalizacji tempa wzrostu powinno wiązać się również ze zwiększeniem intensywności żerowania. Tymczasem w budżecie czasowym gąsienic żerowanie obejmuje zaledwie niespełną połowę czasu obserwacji, podczas gdy pozostały czas przeznaczony jest na przemieszczanie się i na spoczynek (Tab. 10). Intensywne przemieszczanie się gąsienic byłoby uzasadnione, gdyby dochodziło do całkowitego zjadania liści lub pędów rośliny żywicielskiej. Tymczasem zjawiska takiego nie zaobserwowano – zauważone wżery są stosunkowo nieduże i obejmują zaledwie niewielki fragment liścia. Podobna prawidłowość została zaobserwowana także w fińskich populacjach niepylaka mnemozyny (Välimäki i Itämies 2005) i może być spowodowana przez dwie niewykluczające się przyczyny.

Pierwsza z nich ma charakter czysto fizjologiczny i związana jest z tym, iż pobieranie pokarmu roślinnego jest znacznie szybsze niż jego trawienie. W tej sytuacji przerwy w żerowaniu gąsienic byłyby po prostu efektem napelnienia przewodu pokarmowego (Chown i Nicolson 2004, Välimäki i Itämies 2005). Nie tłumaczy ono jednak, dlaczego w czasie przerw w żerowaniu gąsienice przemieszczają się po roślinie żywicielskiej, jak i niewielkich rozmiarów wyżerów. Odpowiedzi na pytanie o przyczynę tych zjawisk można szukać w reakcji gąsienic na obronę rośliny żywicielskiej przed roślinożercami. Jednym ze znanych mechanizmów obronnych jest tzw. obrona indukowana (*induced defence*), polegająca na wytwarzaniu – w odpowiedzi na zgryzanie – metabolitów wtórnych upośledzających funkcjonowanie roślinożercy (Litvak i Monson 1998, Agrawal i in. 2007). Siła tej odpowiedzi jest do pewnego stopnia związana ze skalą uszkodzeń liści – dlatego u roślinożerców żerujących na gatunkach przejawiających ten mechanizm, żerowanie w sposób nieoptymalny z punktu widzenia maksymalizacji zjedzonej biomasy może być skutkiem maksymalizacji zysku energetycznego netto (Agrawal i in. 1998, Halitschke i Baldwin 2005, Agrawal i in. 2007). Wprawdzie w literaturze przedmiotu brak danych jednoznacznie dowodzących funkcjonowania u kokoryczy mechanizmu indukowanej obrony przed roślinożercami, stwierdzono jednak w liściach tej rośliny oraz w żerujących na niej larwach niepylaka mnemoszyny obecność wtórnych metabolitów, charakterystycznych dla tego typu mechanizmu (Bjarnholt i in. 2012).

#### 4.2. Zachowania rozrodcze

Jedną z ważnych informacji uzyskanych w trakcie prowadzonych badań jest potwierdzenie możliwości kilkukrotnych kopulacji samic niepylaka mnemoszyny, co miało być skutecznie uniemożliwiane przez budowę *sphragis*. Świadczą o tym przede wszystkim zaobserwowane przypadki, w których samiec został przez konkurenta odpędzony od samicy w trakcie kopulacji. Dochodziło do tego także w fazie początku depozycji *sphragis*, a więc już po przekazaniu ejakulatu. Ponieważ aparat kopulacyjny samców niepylaka mnemoszyny nie posiada struktur umożliwiających usunięcie ze spermateki samicy umieszczonych tam wcześniej ejakulatów, należy założyć, że w takich przypadkach do zapłodnienia mogą być wykorzystywane plemniki wszystkich samców kopulujących z daną samicą. Nie jest jednak jasne, jak zjawisko to przekłada się na różnorodność genetyczną potomstwa. Przy rozważaniu tego problemu należy pamiętać, że u niepylaka mnemoszyny – podobnie jak u większości innych owadów – procesy zaplemnienia i zapłodnienia oddzielone są w czasie (Simmons 2001, Elzinga 2004). Przekazany w trakcie kopulacji ejakulat deponowany jest w spermatece samicy i wykorzystywany do zapładniania rozwijających się jaj. Taki mechanizm sprawia, że u większości owadów największy udział w zapłodnieniu ma samiec, który jako ostatni kopuluje z receptywną samicą (Birkehead i Møller 1998, Simmons 2001). Pojawia się jednak pytanie, czy kopulacja oraz budowa *sphragis* nie powoduje u samic wyzwolenia reakcji fizjologicznych odpowiedzialnych za utratę receptywności (Stockley 1997, Simmons 2001, Chapman i in. 2003). Przeczą temu obserwacje samic, które po zakończeniu kopulacji przyjmują pozycję charakterystyczną dla osobników receptywnych oraz brak reakcji obronnych w stosunku do próbujących kopulować z nimi samców. Warto podkreślić, że zachowania takie obserwowano zarówno u samich posiadających *sphragis*, jak i takich, u których samce nie zbudowały tej struktury.

Wspomniany wcześniej charakterystyczny dla owadów wysoki sukces zapłodnieniowy ostatniego kopulującego samca jest uznawany za jeden z podstawowych powodów wyewoluowania struktur zabezpieczających samice przed powtórną kopulacją (Simmons 2001).

U niepylaka mnemozyny wiąże się to z bardzo wysokim wydatkiem energetycznym: sucha masa *sphragis* stanowić może ponad 20% suchej masy ciała przeciętnego samca (Adamski msc.). Należy jednak podkreślić, że powyższego oszacowania dokonano na małej próbie wysuszonych okazów przechowywanych w zbiorach, więc uzyskana informacja ma charakter jedynie przyczynkarski. Jak już wspomniano, niepylak mnemozyna należy do gatunków, u których postacie dojrzałe wykorzystują głównie zasoby energetyczne zgromadzone w stadium larwalnym, z tego powodu masa ich ciała szybko maleje w ciągu życia. Ponieważ do badań wykorzystano osobniki padłe z przyczyn naturalnych, można przypuszczać, że w momencie śmierci ich masa była niższa niż w czasie kopulacji. Zatem oszacowanie kosztu energetycznego *sphragis* na kilkanaście do 20% suchej masy ciała tworzącego je osobnika można uznać za zawyżone. Nie zmienia to jednak faktu, że niewątpliwie stanowi on istotną część budżetu energetycznego samca.

Wysoki koszt energetyczny tworzenia *sphragis* jest zatem najbardziej prawdopodobną przyczyną tego, że samce kopulujące po raz drugi istotnie częściej nie budowały tej struktury. Z kolei statystycznie istotny związek pomiędzy kategorią wiekową samca a prawdopodobieństwem zbudowania *sphragis* można uznać za rezultat zależności pomiędzy wiekiem a liczbą przeprowadzonych kopulacji. Interesującym zjawiskiem jest znaczne przedłużenie kopulacji u osobników nie wytwarzających *sphragis*. Trwała ona nawet kilkadziesiąt godzin i w kilku przypadkach skończyła się śmiercią samca. Podobne zjawisko obserwowano także u niepylaków apollo hodowanych na potrzeby programu restytucji, prowadzonego w Pienińskim Parku Narodowym (T. Oleś – inf. ustna). Ten przedłużony czas kopulacji u osobników nie będących w stanie wytworzyć *sphragis* można traktować jako swoistą zastępczą formę zabezpieczenia samicy przed zaplemnieniem przez innego samca. Jednak strategia ta może być skuteczna jedynie w przypadku krótkiego czasu receptywności samicy, który u motyli często ograniczony jest do kilku dni od wyjścia z poczwarki (Wedel 2005, Adamski i Witkowski 2006, Wedel i in. 2006). Obserwacje prowadzone w hodowli pokrewnego gatunku – niepylaka apollo – sugerują, że sytuacja taka występuje także w przypadku niepylaka mnemozyny. Jednak dokonane w ostatniej dekadzie obserwacje samic niepylaka mnemozyny, które w ciągu kilkunastu dni mogą pozbywać się *sphragis* i powtórnie kopulować (Vlašánek i Konvička 2009), mogą sugerować znacznie dłuższy okres receptywności. Rozstrzygające w tej sytuacji byłyby wyniki określające, czy kopulacje ze starszymi samicami prowadzą do zapłodnienia.

Można mieć również pewne wątpliwości co do skuteczności samego *sphragis*. Wprawdzie w trakcie prowadzonych badań nie zaobserwowano przypadku skutecznej kopulacji z samicą mającą już założone *sphragis*, jednak w przeszłości zbierano na terenie Pienin samice niepylaka apollo zaopatrzone w podwójne *sphragis*. Jeden taki okaz znajduje się w zbiorach Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN w Krakowie (Ryc. 15), drugi w Muzeum Historii Naturalnej w Linden w Holandii (gablota nr 1652).

Nie jest jednak jasne, czy takie nietypowe *sphragis* nie stanowiło przeszkody w znoszeniu jaj przez samicę. W trakcie prowadzonych badań oraz prac monitoringowych w populacjach niepylaka mnemozyny (Styskał 2005, Adamski 2008, 2012) nie zaobserwowano samic posiadających „podwójne” *sphragis*, co umożliwiłoby sprawdzenie, czy samice takie rzeczywiście składają jaja. Odnotowano jednak przypadek samicy, której pierwsza kopulacja została przerwana w początkowym okresie budowy *sphragis*, a jego resztki stworzyły dodatkową strukturę (Ryc. 8). Ponieważ istniały obawy, że struktura ta może utrudniać składanie jaj, samicę przetrzymano w postawionej na płacie kokoryczy wolerze przez 24 godziny po kopulacji, i w tym czasie zaczęła ona znosić jaja.



Ryc. 15. Podwójne *sphragis* samicy niepylaka apollo

Fig. 15. The „double *sphragis*” of the apollo butterfly female

Osobną kwestią pozostaje wybiórczość seksualna zarówno samców, jak i samic. W przypadku samic znaczne ograniczenie możliwości powtórnej kopulacji powinno prowadzić do faworyzowania przez dobór naturalny wysokiego poziomu wybiórczości (Simmons 2001, Łomnicki 2012). Tymczasem u przedstawicieli rodzaju *Parnassius* rola samicy podczas kojarzenia wydaje się być ograniczona jedynie do oczekiwania na samca (Rutowski 1991, Adamski i Witkowski 2006). Strategia ta nie wyklucza jednak pewnego stopnia wybiórczości, o czym świadczą obserwowane podczas badań przypadki odrzucenia samców przez samice oraz fakt przedłużenia wstępnej fazy kopulacji u samców należących do wyższej kategorii wiekowej. Należy przy tym pamiętać, że badania prowadzono w stosunkowo niedużych wolierach, przez co nie uzyskano informacji na temat całego procesu lokalizacji samicy przez samca. Jest to o tyle istotne, że kryterium wybiórczości stanowić mogą nie tyle cechy morfologiczne osobnika czy charakter wysyłanych przez niego sygnałów chemicznych, ile zdolność do skutecznego patrolowania siedliska (Simmons 2001, Adamski i Witkowski 2006, Łomnicki 2012).

### 4.3. Konsekwencje uzyskanych wyników dla ochrony gatunku

#### 4.3.1. Podstawy teoretyczne i praktyka ochrony motyli

Ze względu na mało skryty tryb życia oraz wyraźne, często jaskrawe ubarwienie motyle od dawna stanowiły dobrze rozpoznawalną grupę zwierząt. Znalazło to odzwierciedlenie między innymi w bogatej reprezentacji tej grupy zwierząt w kulturze – motyle uważano za

symbol przemijalność i ulotności, a także głębokich zmian (Oesterreicher-Moliwo 1992, Wiśniewski 2001). W kulturze chrześcijańskiej motyl uznawany był za symbol zmartwychwstania, w związku z czym aż do średniowiecza stanowił popularny motyw zdobień nagrobków (Wiśniewski 2001). O dobrej rozpoznawalności motyli dziennych świadczy także fakt, że w wydanej pod koniec XVIII wieku „Zoologii” (Kluk 1780) wymieniono 330 gatunków motyli dziennych, wśród których można zidentyfikować ponad 80 spośród 164 gatunków występujących we współczesnej faunie Polski (Buszko i Masłowski 2011). Prawdopodobnie właśnie dobra rozpoznawalność tej grupy zwierząt sprawiła, że bardzo wcześnie pojawiły się informacje dotyczące negatywnych trendów występujących w ich populacjach. Już Linnaeus (1758) opisując niepylaka apollo zwracał uwagę na zmniejszający się areal tego gatunku. Z kolei w Wielkiej Brytanii w latach 80-tych XIX wieku, po gwałtownym załamaniu pogody, pojawiły się pierwsze głosy wskazujące na ryzyko wymarcia tamtejszych populacji myrmekofilnych modraszków (*Phenargis* sp.) (Muggleton i Benham 1975). Jednak przez dość długi czas dostrzeganie negatywnych tendencji nie znajdowało odbicia w podejmowaniu działań ochronnych. Brak zainteresowania ochroną motyli w dużym stopniu związany był z ówczesną tematyką badawczą, skoncentrowaną na analizach systematycznych prowadzonych w oparciu o liczne kolekcje pozyskiwane drogą intensywnych odłowów (Prüffer 1923). Poza tym, charakterystyczne dla wielu gatunków motyli masowe pojawy lub wysokie zagęszczenia nawet nielicznych populacji mogły powodować niedocenianie zagrożenia (Caughley i Gunn 1996). Warto w tym miejscu podkreślić, że najstarszy znany z terenów Polski postulat ochrony motyla został sformułowany nie przez entomologa, lecz góralskiego przewodnika Jędrzeja Wałę, zwracającego uwagę na możliwość przełowienia w celach kolekcjonerskich populacji niepylaka apollo na terenie Bryjarki w Pieninach (Siła-Nowicki 1865).

W XX wieku świadomość ryzyka związanego z masowym pozyskiwaniem motyli stała się wśród entomologów i przyrodników powszechna (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005). W związku z tym podjęte zostały pierwsze działania ochronne, które ograniczały się jednak głównie do obejmowania ochroną szczególnie zagrożonych gatunków lub wyznaczania obszarów chronionych obejmujących ich ważne stanowiska (Caughley i Gunn 1997, McLean i Key 2012). Działania takie okazały się jednak niewystarczające dla powstrzymania postępującego procesu zaniku motyli, podobnie jak innych lądowych bezkręgowców (New 2012, Spitzer 2012). Niewielka skuteczność samego objęcia ochroną wybranych gatunków wynikała z faktu, iż głównym powodem zanikania motyli – poza wyjątkowymi przypadkami – stanowiło nie masowe odławianie, ale następujące wraz z postępem rolnictwa przekształcanie agrocenoz, w tym siedlisk półnaturalnych (Woś i Zegar 2002, Witkowski i Adamski 2003). W tej sytuacji większą uwagę zaczęto przykładać do problematyki zachowania, a w razie potrzeby odtwarzania siedlisk zagrożony gatunków motyli (Pullin 2005, Schultz i Crone 2005). Ponieważ motyle związane są zwykle z ekosystemami wczesnych stadiów seralnych lub seminaturalnymi, utrzymanie siedlisk polega głównie na zapobieganiu procesom sukcesyjnym przez utrzymanie tradycyjnego użytkowania ziemi lub prowadzeniu określonych zabiegów powstrzymujących proces sukcesji (Woś i Zegar 2002, Pullin 2005, Adamski i Witkowski 2007, New 2012, Sielezniew 2012). Jednak podejmowanie takich działań wiąże się z szeregiem problemów, które podzielić można na dwie zasadnicze grupy.

1. Niedostateczna wiedza na temat kluczowych czynników środowiskowych odpowiedzialnych za obecność motyli. Problem ten ogólnie został omówiony we wstępie. W przypadku motyli najlepiej opisanym jego przykładem jest jeden z pierwszych zakrojonych na dużą skalę projektów ochrony motyli – restytucja myrmekofilnych modraszków: ariona (*Phenargis arion*)

oraz alkona (*P. alcon*) na terenie Wielkiej Brytanii (Thomas 1984, Thomas i in. 2009). W początkowej fazie realizacji programu skupiono się jedynie na samej obecności rośliny żywicielskiej oraz mrówek, w których gniazdach rozwijają się późne stadia larwalne tych motyli. Dopiero brak satysfakcjonujących wyników stał się impulsem do zaawansowanych badań nad specyficznymi wymaganiami siedliskowymi modraszków. W ich wyniku ustalono, że przeżywalność larw modraszków w istotny sposób zależy od gatunku mrówek żywicielskich. Co więcej, ogromne znaczenie dla rozwoju larw modraszka ma także wielkość oraz wiek mrowiska. Dla larw motyli najkorzystniejsze były młode mrowiska liczące około 400 robotnic, założone nie więcej niż 3–4 lata wcześniej; w starszych mrowiskach o podobnej wielkości przeżywalność larw modraszków była niemal dwukrotnie niższa (Thomas i Wardlaw 1990, Elms i Thomas 1992). Nieznajomość tych aspektów wymagań siedliskowych myrmekofilnych modraszków sprawiała, że pierwotne założenia programu restytucji nie tylko odznaczały się niską efektywnością przyrostu ich populacji, ale także prowadziły do osłabienia populacji żywicielskich mrówek.

2. Izolacja pomiędzy obszarami z zachowanymi siedliskami cennych motyli. Wspomniane wcześniej zmiany w użytkowaniu ziemi spowodowały, że warunki siedliskowe właściwe dla utrzymania się na nich populacji motyli mają charakter mniej lub bardziej izolowanych „wysp” otoczonych przez tereny zurbanizowane lub nieatrakcyjne dla większości motyli pola uprawne (Adamski 2002, Witkowski i Adamski 2002, Woś i Zegar 2002, Schultz i Crone 2005, Sielezniew 2012). Co więcej, zdecydowana większość motyli dziennych to gatunki o bardzo ograniczonym potencjale dyspersyjnym, nie przekraczającym kilkunastu kilometrów (Tolman 1997, Crone i Schultz 2003, Välimäki i Itämies 2003, Adamski i Witkowski 2007). W takiej sytuacji poważnym problemem staje się utrzymanie efektywnej wielkości metapopulacji, co wymaga nie tylko zachowania odpowiednio licznych stanowisk, ale także możliwości zapewnienia przepływu osobników pomiędzy nimi (Crone i Schultz 2003, Adamski 2004, Pullin 2005, Schultz i Crone 2005). Problem ten jest wprawdzie dobrze rozpoznany teoretycznie (Hanski i Simberloff 1997, Adamski 2002, Pullin 2005), jednak wykorzystanie tej wiedzy w praktyce sprawia poważne trudności, które zostaną omówione w dalszej części opracowania.

3. Brak lub nieadekwatność narzędzi administracyjnych pozwalających na skuteczne prowadzenie działań ochronnych. Jak już wspomniano, utrzymanie siedlisk w stanie sprzyjającym przetrwaniu na nich wybranych grup motyli związane jest często z prowadzeniem tradycyjnej, ekstensywnej gospodarki rolnej (Pullin 2005, Adamski i Witkowski 2007, Thomas i in. 2009), którą jednak charakteryzuje niższa produktywność, a tym samym opłacalność niż nowoczesne metody agrarne. Prowadzi to do konieczności skompensowania właścicielom strat – rozumianych także jako zmniejszenie potencjalnych dochodów oraz zwiększona pracochłonność – związanych z prowadzeniem korzystnego z punktu widzenia walorów przyrodniczych sposobu gospodarowania. Próba takich działań są programy rolno-środkowiskowe (Grossman 1994). Jednak w odniesieniu do motyli, podobnie jak do innych bezkręgowców, w wielu przypadkach wykazują one niezadowalającą skuteczność (Koller i in. 2000, Morris 2000, Kleijn i Sutherland 2003, Valtonen i in. 2006). Wynika to z jednej strony z faktu, że założenia oraz praktyczne wytyczne do niektórych kluczowych zabiegów projektowane były w oparciu o wymogi roślin lub innych grup fauny – głównie ptaków – co nie zawsze okazywało się optymalnym rozwiązaniem dla motyli (Valtonen i in. 2006). Poza tym programy rolno-środowiskowe nie uwzględniają w swoich założeniach rozpatrywania kwestii struktury krajobrazu oraz zróżnicowania siedlisk w skali przekraczającej obszar poszczególnych gospodarstw rolnych, co poważnie ogranicza możliwość stosowania ich do zarządzania gatunkami na poziomie metapopulacji (Wrzka i in. 2008). Ważnym z praktycznego punktu widzenia aspektem jest też to, że programy rolno-środowiskowe



oparte są na dobrowolnym udziale właścicieli gruntów, co może stanowić czynnik utrudniający wieloletnie planowanie. Wśród części osób reprezentujących służby ochrony przyrody popularne jest zatem podejście, według którego gwarantem skutecznego zachowania żywotnych populacji cennych przyrodniczo bezkręgowców jest tworzenie zoptymalizowanej sieci obszarów chronionych. Podejście to – przynajmniej w przypadku motyli – ma jednak dwa zasadnicze słabe punkty. Po pierwsze, ze względu na wspomniany wcześniej niewielki potencjał dyspersyjny większości przedstawicieli omawianej grupy zwierząt skuteczna ochrona wymagałaby stworzenia stosunkowo gęstej sieci obszarów chronionych, co zwykle związane jest z długotrwałymi procedurami i często prowadzi do konfliktów z przedstawicielami lokalnych społeczności (Pimbert i Pretty 2000, Radziejowski 2003). Po drugie, ze względu na wspomniany wyżej związek wielu gatunków motyli z siedliskami o charakterze półnaturalnym, charakterystycznymi dla obszarów ekstensywnie użytkowanych rolniczo (Witkowski i Adamski 2002, Pullin 2005), samo utworzenie obszarów chronionych nie zapewnia skutecznej ochrony tego typu siedlisk, jeżeli nie towarzyszy mu zachowanie odpowiedniego użytkowania lub działań ochrony aktywnej stanowiących jego ekwiwalent (Caughley i Gunn 1997, Witkowski i in. 2004, Pullin 2012).

W praktyce ochrony motyli, w przypadku gatunków o niskim statusie ochronnym działania ograniczają się do zachowania odpowiedniego stanu siedlisk utrzymujących szerokie spektrum gatunków. Szczegółowe programy ochrony przygotowywane i realizowane są jedynie dla gatunków o wysokim statusie zagrożenia lub priorytecie ochronnym. Działania takie można podzielić na dwie zasadnicze grupy: działania skierowane na siedlisko, oraz działania skierowane na gatunek (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005, New 2012).

Działania skierowane na siedlisko obejmują utrzymanie lub odtworzenie stanu siedliska niezbędnego do zasiedlenia przez żywotną populację gatunku stanowiącego przedmiot ochrony. Koncentrują się one na rozpoznanych elementach siedliska, kluczowych dla przetrwania gatunku – w przypadku motyli są to głównie organizmy żywicielskie larw (Thomas 1989, Caughley i Gunn 1997, Dolek i Geyer 2002, Pullin 2005, Adamski i Witkowski 2007). Podejście takie stało się podstawą, szeroko popularyzowanej na terenie USA i Kanady, koncepcji ochrony motyli przez tworzenie ogrodów, w których uprawia się określony zestaw roślin w celu uzyskania optymalnych warunków do życia wybranych gatunków motyli (Peterson 1996, Mikula 2000). Jednak badania wykazały, że o ile działania takie wyraźnie zwiększają różnorodność gatunkową oraz liczebność pospolitych motyli, to w przypadku gatunków o wysokim stopniu zagrożenia i priorytecie ochronnym skuteczność ogrodów bywa niewielka (Levy i Connor 2004). Przyczyn tak niskiej efektywności ogrodów w ochronie zagrożonych gatunków upatrywać należy z jednej strony we wspomnianym już niedostatecznym rozpoznaniu ich wymagań siedliskowych, z drugiej zaś w tym, że w praktyce ogrody te zwykle tworzone są z myślą o zapewnieniu wysokiej różnorodności gatunkowej motyli, co nie zawsze idzie w parze z tworzeniem warunków dla rzadkich, często silnie wyspecjalizowanych gatunków.

Przy obejmowaniu ochroną lub odtwarzaniu siedlisk konieczne jest określenie dwu zasadniczych parametrów: ich wielkości oraz struktury przestrzennej. Populacje zasiedlające ostoje o zbyt małej powierzchni mogą mieć liczebność nie wystarczającą do utrzymania długotrwałej żywotności (Adamski 2002, Frankham i in. 2010). Aktualna wiedza pozwala na oszacowanie przybliżonej minimalnej wielkości żywotnych populacji (*Minimal Viable Population*) (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005, Frankham i in. 2010), jednak przełożenie jej na wymaganą powierzchnię planowanych ostoi może stwarzać poważne problemy związane z tzw. „efektem wielkości siedliska” (*patch size effect*) polegającym na tym, że spadek powierzchni siedliska powoduje nieproporcjonalnie większy ubytek w liczebności populacji (Pullin 2005, Schultz

i Crone 2005). Obserwowana od kilku dekad postępująca fragmentacja siedlisk naturalnych i półnaturalnych prowadzi nie tylko do zmniejszenia przeciętnej powierzchni lokalnych siedlisk, lecz także do coraz większego ich rozproszenia (Thomas i in. 1992, Adamski 2002, Kobayashi i in. 2008). W tej sytuacji poważnym wyzwaniem staje się utrzymanie możliwości wymiany osobników pomiędzy zasiedlonymi stanowiskami. W praktyce cel ten realizuje się zapewniając odpowiednie zagęszczenie lokalnych populacji oraz tworząc między nimi korytarze lub małe stanowiska umożliwiające migrację (*stepping stone*). Pomijając już opisane wcześniej problemy z formalną stroną tworzenia takich ostoi, dodatkową trudność stwarza ustalenie ich optymalnej wielkości i zagęszczenia. Stwierdzenie, że minimalne zagęszczenie ostoi jest wyznaczone przez potencjał dyspersyjny gatunków, dla których są one tworzone, wydaje się oczywiste. W praktyce jednak niezwykle rzadko dysponuje się kompletem wymaganych przez modele metapopulacji danych, co skutkuje koniecznością stosowania nie do końca sprawdzonych rozwiązań. Z kolei w przypadku sieci ostoi tworzonych dla wielu gatunków, dystans pomiędzy chronionymi czy odtwarzanymi stanowiskami powinien być determinowany przez gatunek o najniższym potencjale dyspersyjnym. Problemem pozostaje jednak określenie, jak wielką liczbę stanowisk należy utrzymywać lub odtworzyć. Wprawdzie istnieją narzędzia pozwalające na określenie minimalnej efektywnej wielkości, jaką powinna mieć metapopulacja przy założonych współczynnikach przepływu osobników (Murphy i in. 1990, Akçakaya i Sjögren-Gulve 2000, Morris i in. 2001), jednak ich praktyczne zastosowanie może stwarzać szereg problemów. Wynikają one z trudności związanych z ustaleniem, jaki jest rzeczywisty poziom wymiany osobników pomiędzy subpopulacjami. Wymaga to bowiem zwykle przeprowadzenia wieloletnich badań, których wyniki i tak obciążone bywają szeregiem błędów związanych np. z dużą wrażliwością niektórych gatunków motyli na chwilowe warunki pogodowe (Välimäki i in. 1999, Adamski 2008, Adamski i Witkowski 2007, Crone i Schultz 2003). Kolejnym problemem jest ograniczona liczba oraz areał dostępnych siedlisk. Niektóre gatunki motyli związane są z siedliskami o charakterze nielicznych, małych „wysepek” (Buszko i Masłowski 2011, Sielezniew 2012). Jeżeli na skutek procesów naturalnych lub działalności człowieka takie lokalne siedliska zostaną zniszczone, ich odtworzenie możliwe jest jedynie w bardzo ograniczonym zakresie. Przykładem takiej sytuacji są np. wysoce wyspecjalizowane motyle kserotermofilne. Jeżeli ich naturalne siedliska zostaną w nieodwracalny sposób przekształcone – przykładowo na skutek inwestycji przemysłowych (Thomas 2001, Dolek i Geyer 2002) – ich odtworzenie w innych miejscach stwarza poważne trudności. W praktyce polega ono albo na odpowiednim przekształceniu terenów o zbliżonych warunkach, np. nieczynnych kamieniołomów (Geyer i Dolek 1995) czy hałd przemysłowych (Lukášek 2000). Przypadki tworzenia tego typu siedlisk całkowicie od nowa są sporadyczne ze względu na ogromne koszty takich inwestycji (Adamski 2002). W Europie najbardziej znanym tego typu przedsięwzięciem było stworzenie sztucznych zbiorowisk kserotermicznych, stanowiących kompensację za siedliska kserotermofilnych motyli, całkowicie zniszczone podczas przebudowy autostrady A33 w okolicy miejscowości Tywford w Wielkiej Brytanii (Thomas 2001). Podjęte działania umożliwiły wprawdzie odtworzenie na tym terenie stabilnych metapopulacji kilku cennych gatunków motyli – w tym mającego na terenie Wielkiej Brytanii najwyższy priorytet ochronny modraszka ariona (*Phenargis arion*), lecz koszty tego przedsięwzięcia szacowane na blisko 20 mln euro stały się źródłem poważnych kontrowersji (Thomas 2001).

W sytuacjach, gdy niemożliwe jest odtworzenie w terenie populacji lub metapopulacji o liczebności zapewniającej jej długotrwałe funkcjonowanie, sięga się po metody ochrony *ex situ* (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005). Jedną z coraz częściej stosowanych technik jest utrzymywanie hodowli wymieniających część osobników z dzikimi populacjami lub subpopulacjami.

System taki określany jest jako „metapopulacja dziko-hodowlana” (*wild-captive metapopulation*) (Pedrono i in. 2004). Przy tworzeniu takiego systemu nie powinno dojść do wymiany materiału genetycznego pochodzącego ze stanowisk długotrwale od siebie izolowanych. Stwarza to bowiem ryzyko obniżenia ogólnej kondycji osobników wskutek zjawiska określanego jako *outbreeding depression* (Frankham i in. 2010). Poza tym, utworzenie wspólnych linii hodowlanych z osobników pochodzących z różnych populacji, a w skrajnych przypadkach nawet różnych eko-typów czy podgatunków, powoduje utratę zawartej w pulach genetycznych różnych populacji informacji o historii danego gatunku (IUCN 1980, Frankham i in. 2010).

Należy w tym miejscu podkreślić, że w przypadku ochrony motyli sztuczne hodowle mogą spełniać szereg dodatkowych zadań. W rejonach, w których lokalne populacje są narażone na wymarcie z powodu zbyt silnej presji kolekcjonerów, hodowle prowadzone w ramach tzw. „farm motyli” umożliwiają z jednej strony legalne pozyskanie okazów przez zainteresowanych kolekcjonerów, z drugiej zaś chronią naturalne populacje przed przeekspluowaniem (Hughes i Bennett 1991, Caughley i Gunn 1997, Tampion i Tampion 1999, Small 2007). Poza tym prowadzone w warunkach hodowlanych badania pozwalają na poznanie ważnych elementów biologii gatunków (Malais i Ravensberg 2003, Pullin 2005). Na terenie Polski przykładem takiego uzupełnienia informacji stanowią badania prowadzone w założonej na potrzeby programu restytucji w Pienińskim Parku Narodowym hodowli niepylaka apollo. Pozwoliły one nie tylko na poznanie ważnych aspektów fizjologii i behawioru tego gatunku (Nakonieczny i in. 2010), ale także wykorzystano je do modyfikacji pierwotnych założeń programu (Adamski i Witkowski 2007).

Analiza przeprowadzonych do tej pory skutecznych programów ochrony motyli wskazuje także, że bardzo istotnym czynnikiem zwiększającym szanse ich powodzenia jest długotrwały, szczegółowy monitoring, połączony z kompleksowymi badaniami biologii gatunku (Caughley i Gunn 1997, Pullin 2005, Adamski i Witkowski 2007, Thomas i in. 2009, New 2012).

#### 4.3.2. Możliwości wykorzystania uzyskanych wyników w ochronie niepylaka mnemozyny

Jak już wspomniano we wstępie, niepylak mnemozyna od co najmniej kilkudziesięciu lat ustępuje ze znanych stanowisk. W Karpatach i na przedgórzu największe nasilenie tego procesu zaobserwowano pomiędzy latami 60-tymi a 90-tymi XX wieku (Witkowski 2004, Adamski 2008, 2012). Niestety brak dokładnych badań porównawczych nie pozwala na precyzyjne odtworzenie tego procesu. Wiadomo jednak, że w ciągu wspomnianych trzech dekad doszło do zaniku ponad połowy znanych wcześniej stanowisk gatunku. Od lat 90-tych XX wieku proces ten wydaje się ulegać pewnemu zahamowaniu, jednak ze względu na ciągle niepełne dane nie można jednoznacznie określić, czy aktualna populacja niepylaka mnemozyny w Polsce ma charakter stabilny (Adamski 2012). Co więcej, fakt umieszczenia gatunku na Czerwonej Liście Zwierząt oraz w załącznikach do dyrektyw europejskich wskazuje na konieczność objęcia go ochroną – w tym ochroną aktywną (Witkowski 2004, Adamski 2012). Dotychczasowe działania ochronne koncentrują się głównie na obejmowaniu ochroną znanych stanowisk lub wyznaczaniu wokół nich obszarów ochronnych. Jest to podejście słuszne, gdyż analiza programów ochrony motyli wskazuje, że najlepsze skutki przyniosły te projekty, w których bardzo dużą wagę przypisano pracom skierowanym na utrzymanie lub odtworzenie siedliska (Thomas i Jones 1993, Dolek i Geyer 2002, Adamski i Witkowski 2007). Jednak do działań takich potrzeba przede wszystkim znajomości wymagań siedliskowych objętego nimi gatunku. W przeciwnym bowiem wypadku może dojść do sytuacji, w której skutkiem działań ochronnych będzie nie poprawa, ale wręcz pogorszenie sytuacji gatunku. Słaba znajomość preferencji siedliskowych nie przekreśla oczywiście możliwości skutecznej ochrony (Di Giulio i in. 2001). W wielu przypadkach można

bowiem przyjąć, że na bogatych, stabilnych stanowiskach gatunku wystarczającym działaniem jest utrzymanie istniejących warunków siedliskowych. W tym momencie pojawia się jednak problem wyznaczenia terenów, na których działania takie będą prowadzone. Dotyczy to zarówno działań biernych – polegających na objęciu ochroną i wyłączeniu z użytkowania, jak i czynnych, obejmujących podtrzymanie procesów odpowiedzialnych za utrzymanie siedliska w niezmiennym stanie. W przypadku obszarów, na których prowadzona jest działalność rolnicza, leśna lub inwestycyjna, wyznaczenie terenu z niej wyłączonego niemal zawsze prowadzi do konfliktów, które w dużej części dotyczą przebiegu jego granic. Z kolei w przypadku prowadzenia działań z zakresu ochrony aktywnej, dokładne określenie terenu, na jakim będą one prowadzone, wymaga uwzględnienia szeregu ważnych czynników. Pierwszym jest uniknięcie niekonsekwencji w działaniach ochronnych. W wielu wypadkach bowiem w bliskim sąsiedztwie lub wręcz na tym samym terenie występują obiekty wymagające różnych zabiegów. Dobrym przykładem takiej sytuacji są piarżyska w rezerwacie „Wąwóz Homole” w Małych Pieninach. Pod Czajakową Skalką występuje tam niezwykle rzadkie zbiorowisko roślinne: zarośla kserotermiczne przewiertnia i berberysu *Bupleuro falcati-Berberidetum*, podczas gdy ten sam teren stanowi centrum lokalnej populacji niepylaka apollo (Adamski i in. 2007). Niestety, oba wspomniane wyżej walory przyrodnicze wymagają zupełnie innych działań ochronnych: dla niepylaka apollo wskazane byłoby odrzucenie dużej części piarżyska, co z kolei wiązałoby się ze zniszczeniem kserotermicznych zarośli.

Rozwiązywanie tego typu dylematów dotychczas nie doczekało się wsparcia ze strony badań teoretycznych, gdyż niezwykle rzadko rozpatruje się potencjalnie negatywne skutki prowadzenia badań naukowych, jak i niektórych działań z zakresu ochrony przyrody (Mundy i in. 1992, Caughley i Gunn 1996, Sarkar i in. 2006).

Wykorzystana w niniejszej pracy metoda wyznaczania stanowisk w oparciu o miejsca rzeczywistych stwierdzeń wydaje się być przydatnym, zobiektywizowanym narzędziem określania obszaru stanowisk. Należy przy tym podkreślić, że siedlisko powinno zostać określone na podstawie stwierdzeń zarówno *imagines*, jak i postaci larwalnych. Stadia te preferują bowiem różne siedliska, zaś do utrzymania populacji konieczne jest zachowanie warunków dla całego cyklu rozwoju (Settele i Kühn 2009, Thomas i in. 2009). W miarę możliwości należy przy wyznaczaniu stanowisk korzystać z danych wieloletnich, aby uniknąć artefaktów metodycznych wynikających z różnic w rozmieszczeniu motyli obserwowanych w poszczególnych latach.

Jednak wyznaczanie stanowisk na podstawie obecności osobników nie zmniejsza bynajmniej znaczenia wiedzy na temat tego, jakie czynniki środowiskowe decydują o występowaniu gatunku. Często bowiem obserwacje mogą koncentrować się w miejscach stanowiących ujścia populacji (Watkinson i Sutherland 1995). W takiej sytuacji ochrona miejsc o najwyższym zagęszczeniu osobników może okazać się działaniem nieskutecznym. Dokładne rozpoznanie wymagań siedliskowych jest szczególnie ważne wtedy, gdy spodziewać się można konieczności podjęcia działań z zakresu aktywnej ochrony siedliska. O ile bowiem w przypadku działań konserwatorskich punktem odniesienia może być sama minimalizacja zachodzących zmian, przy zabiegach odtwarzania stanowisk lub tworzenia stanowisk zastępczych konieczne jest zadbanie o ich właściwą strukturę siedliskową. W przypadku niepylaka mnemozyny dotychczas nie prowadzono wprawdzie takich działań, lecz wysoki status zagrożenia może spowodować, że staną się one w przyszłości konieczne.

Wyniki uzyskane w niniejszych badaniach wskazują, że dla skutecznej ochrony stanowisk niepylaka mnemozyny kluczową sprawą jest zachowanie na nich siedlisk wilgotnych, oraz utrzymanie odpowiedniej struktury płatów kokoryczy, które muszą rozciągać się na granicy lasu

i siedlisk nieleśnych. Co więcej, wydają się one wyjaśniać, dlaczego na ternie Gór Słonnych, Bieszczadów oraz Beskidu Niskiego przetrwały stanowiska zlokalizowane w sąsiedztwie torów kolejowych lub dawnych dróg – na terenach tych siedliska podmokłe utrzymują się dzięki zaniedbanym systemom odprowadzania wody. W tej sytuacji ewentualne prace konserwujące wspomniane elementy infrastruktury powinny być prowadzone w taki sposób, aby nie doprowadzić do osuszenia siedlisk szuwarowych.

Praktyczne znaczenie wyników badań biologii rozrodu niepylaka mnemozyny dla jego ochrony ogranicza się głównie do wykazania, że u gatunku tego istnieje możliwość wielokrotnej kopulacji samic. Informacja ta może być wykorzystywana przy prowadzeniu hodowli niepyłaków do celów ewentualnych restytucji lub suplementacji dzikich populacji. Ponieważ zalecenia IUCN dotyczące odtwarzania dzikich populacji bardzo mocno akcentują postulat zachowania oryginalnej puli genetycznej, tworzone na ich potrzeby hodowle wywodzą się często z małej liczby osobników (Dolek i Geyer 2000, Adamski i Witkowski 2007, Kleijn i in. 2011). W takiej sytuacji powinno się dążyć do maksymalnego zróżnicowania puli genetycznej potomstwa, co można zapewnić przez odpowiednio zaplanowane kojarzenie osobników. Tego typu działania realizowane są w wielu programach restytucji kręgowców (Conway 1995, Donald i in. 2010), zaś jednym z najbardziej spektakularnych przykładów jest odtworzenie populacji rudzika czarnego (*Petroica travers*) w oparciu o jedną samicę i pięć samców (Donald i in. 2010). Niestety występująca u niepylaka mnemozyny sytuacja, w której samica jest zapładniana przez jednego samca znacznie zmniejsza szanse stosowania tego typu manipulacji. Jednak uzyskane wyniki wskazują na możliwość zwiększania różnorodności genetycznej potomstwa samicy przez umożliwienie jej kopulowania z kilkoma osobnikami. Ponieważ obserwacje dokonane w niektórych populacjach niepylaka mnemozyny wskazują, że odrzucanie przez samice *sphragis* zdarza się w warunkach naturalnych i nie powoduje widocznego obniżenia ich kondycji, Vlašánek i Konvička (2009) sugerują, że działania takie można bez większego ryzyka prowadzić także w warunkach hodowlanych. Z technicznego punktu widzenia można to realizować albo przez usuwanie samca przed etapem budowy *sphragis*, albo przez usuwanie *sphragis* z ciała samicy. Jednak bez przeprowadzenia eksperymentów nie da się określić, która z wyżej wymienionych metod jest bezpieczniejsza. Usuwanie w pełni ukształtowanego *sphragis* może wydawać się zabiegiem bardzo inwazyjnym, jednak wspomniane wyżej obserwacje w warunkach naturalnych dotyczyły właśnie takich sytuacji. Z kolei usunięcie samca przed zbudowaniem *sphragis* wiąże się z koniecznością bardzo precyzyjnego wybrania czasu takiego zabiegu. Zbyt wczesne przerwanie kopulacji może prowadzić do sytuacji, w której nie dojdzie od przekazania ejakulatu. Z kolei usunięcie samca, który już rozpoczął budowanie *sphragis* może spowodować, że jego jeszcze nie zestalone zaczątki stworzą nienaturalne struktury utrudniające samicy nie tylko dalsze kopulacje, ale i składanie jaj.

## 5. WNIOSKI

Uzyskane wyniki prowadzą do kilku konkluzji dotyczących zarówno wiedzy na temat niepylaka mnemoszyny, jak i możliwości zastosowania jej do konkretnych działań ochronnych:

1. Ze względu na to, że niepylak mnemoszyna funkcjonuje w siedlisku o charakterze mozaikowym, podczas wyznaczania jego stanowisk należy opierać się na danych dotyczących miejsc faktycznych stwierdzeń zarówno larw, jak i osobników dojrzałych;
2. Miejsca występowania *imagines* niepylaka mnemoszyny charakteryzuje wyższy niż ich otoczenie poziom mozaikowości oraz wysoki udział siedlisk wilgotnych i podmokłych, co z kolei prawdopodobnie związane jest z ochroną przed drapieżnictwem ze strony mrówek;
3. Gąsienice preferują części płatów kokoryczy położone na terenie otwartym, co prawdopodobnie związane jest z wyższą temperaturą, jaka na nich panuje;
4. Samice niepylaka mnemoszyny mają mocno ograniczony wpływ na wybór samca, przy czym istnieje związek pomiędzy jego klasą wieku a preferowaniem przez samice;
5. Ważnym elementem behawioru rozrodczego samców jest zabezpieczenie samicy przed powtórą kopulacją – czy to przez budowę *sphragis*, czy też utrudnianie innym samcom dostępu do samicy przez jej długotrwałe przetrzymywanie;
6. *Sphragis* nie stanowi w pełni skutecznego zabezpieczenia samicy przed powtórą kopulacją, w wyniku czego w określonych warunkach mogą one kopulować z kilkoma samcami. Nie wiadomo jednak, jak wielokrotne kopulacje przekładają się na różnorodność genetyczną potomstwa samic.

## Podziękowania

Samo wymienienie osób, którym, jako entomolog i przyrodnik, winien jestem wdzięczność spowodowałoby istotne zwiększenie objętości niniejszej pracy. Jednak nie sposób nie wspomnieć o dwu, które wywarły na moje podejście do badań przyrodniczych największy wpływ.

Na pierwszym miejscu wymienić muszę Tadeusza Zajacę (mam nadzieję, że nie urazi go ta poufała forma), który nauczył mnie podstaw porządnej metodologii zbierania i opracowywania danych, a także pokazał, jak należy zaplanować badania, aby uzyskać odpowiedzi na postawione pytania. Z kolei mój długoletni szef, prof. Zbigniew Witkowski uświadomił mi, że w biologii nie należy obawiać się stawiania „bałamutnych” ani „banalnych” pytań, bo często właśnie one stanowią początek naprawdę ciekawych dociekań.

Dużą część badań opisanych w niniejszej pracy mogłem realizować dzięki życzliwemu podejściu administracji Pienińskiego Parku Narodowego – szczególne słowa wdzięczności winien jestem Bogusławowi Kozikowi oraz Krzysztofowi Karwowskiemu za niesłychanie pomocne rady i uwagi dotyczące kwestii merytorycznych oraz organizacyjnych i administracyjnych.

Nie mogę też nie wspomnieć Ewy i Marysi, które cierpliwie znosiły moje intensywne uganianie się po terenie...

## SUMMARY

### Introduction

The clouded apollo (*Parnassius mnemosyne*), the rare, endangered butterfly from *Papilionidae* family, has been intensively investigated during the last decades. Unfortunately, although data about its taxonomy and genetics is fairly detailed, important information about its ecology and biology is still deficient. This lack of information extends also some crucial, detailed data about habitat preferences, crucial for understanding reasons for limited distribution of the species and the fact that it is highly endangered. So far, the most comprehensive analyses of the clouded apollo's habitat requirements/preferences was done by Luoto *et al.* (2001), who recognized environmental factors related to the probability of the clouded apollo presence (Table 1). Those results, however, are too much generalized for predicting the species occurrence, or for addressing actual conservation goals. Also breeding biology of the clouded apollo is rather poorly recognized.

As such information is crucial for understanding the current status of the species and thus for its effective conservation, the aim of this paper is filling this gap.

### Methods

#### *Habitat preferences and site delimitation*

The research of habitat preferences were conducted in the Góry Słonne region, on three sites roughly delimited by Styskal (2005) (Fig. 1).

In the beginning of the investigation, a detailed digital map of habitat types in the study area was prepared (Fig. 2). Observations of *imagines* and caterpillars were used to delineate area of the species occurrence with the minimum kernel polygon technique (Figs 3, 4).

Study of habitat preferences was conducted with two methods in which habitat structure was compared between: (1) the area of species occurrence and the remaining study area; (2) 10 m circle buffers around the butterfly observations and buffers around randomly located points within the study area.

Field observations were by 20 minutes time budgets for *imagines* and caterpillars.

In habitats preferred by the clouded apollo *imagines*, the abundance of nectaring plants was estimated by counting flowers and inflorescences in randomly distributed 0.5 m<sup>2</sup> circle plots.

#### *Breeding biology*

For estimation of predator pressure, 1 g food pieces (meat) were located in different habitats and the ratio and size of damages were controlled after 3, 6, 12 and 24 hours.

Study of breeding biology was conducted in 2.5 m × 2.5 m × 2.0 m<sup>3</sup> cages set in the clouded apollo sites in the Pieniny Mts. A receptive female was located in each cage with two males differing in age categories and number of previous copulations.

### Results

#### *Habitat preferences and site delimitation*

Based on 677 observations of 243 individuals, 3 areas of the species occurrence were detaily delimited: Olaszanica, Stefkowa 1 and Stefkowa 2. (Fig. 4). Habitats in the clouded apollo localities are more heterogeneous than in the surrounding area ( $t = 1.7035$ ,  $p = 0.0081$ ). Moreover,



the ratio of wet and moisture habitats, as well as tall herbs, was higher in these localities (Table 2). Analysis also showed that *imagines* of the clouded apollo strongly prefer sedge marshes and wet meadows with abundant *Cirsium* sp. (Table 3). Similar results were obtained by comparison of habitat structure within the buffers around the *imagines* observations and randomly distributed points (Table 4). This comparison provided also information about spatial correlations of the analyzed habitat types (Table 5). Comparison between sexes shows significant differences in habitat preferences ( $\chi^2 = 95.679$ ;  $df = 4$ ;  $p = 0.0003$ ) (Table 6), confirmed also in analysis of habitat structure in buffers around observations of males and females (Table 7). Females more often were present in forest where they lay eggs in the vicinity of the host-plant.

Comparison of nectar plants abundance in different habitats reveals strong statistical significance ( $H = 52.1035$ ;  $p < 0.0001$ ). Detailed analysis indicates that managed meadows are more abundant in flowering plants than the remaining habitats (Fig. 5) Predator pressure was significantly lower in moist habitats (marshes and wet meadows) than in dryer ones (Fig. 6). The dominant predator were ants, however, snails, beetles, wasps and small mammals were also observed.

During the study a total of 63 caterpillars were observed (Table 8), all on *Corydalis cava*. The majority of the caterpillars (84%), were observed outside of forest, whereas the host-plant was more abundant in areas adjacent to forest ( $Z = 1065.0$ ;  $p < 0.0001$ ).

### Breeding biology

Analysis of the time budget of 67 males and 19 females shows that the significant differences are related to the activity connected with the female oviposition (Table 9). For caterpillars, the dominant type of activity is foraging, although it takes less than 50% of the observation time (Table 10).

Investigation of the breeding behavior includes 35 copulations. For experiments 21 males were used: 11 copulated only once, 6 twice and 4 three times. The observations enabled to define 5 phases of copulation:

1. Spotting of the female by male. In the cages females usually were localized when they were resting in a characteristic receptive position (Fig. 7)
2. Copulatory apparatus joining. During this phase a female may reject a male. (Fig. 8)
3. "Male dragging". Phase not described in the literature – female crawls on the ground or plants dragging the male connected with her by copulatory apparatus
4. Before *sphragis* deposition. This phase is probably the actual insemination (Fig. 9)
5. *Sphragis* deposition (Fig. 10).

Males unable to construct *sphragis* copulated significantly longer than males which could construct this structure ( $Z = 2.725$ ,  $p = 0.0063$ ). Probability of *sphragis* construction decreased with the subsequent copulations of the male ( $G = 12.949$ ;  $p = 0.0003$ ). All males were able to build this structure during the first copulation, whereas none of males copulating for the third time could construct it. The number of male's copulation depends also on the total copulation time (Fig. 11). The lengths of particular copulation phases were also related to the males age category (Table 9).

Six conflicts between males during copulation were observed.

In one case a male was repelled during *sphragis* deposition (Fig. 12). As a result *sphragis* constructed/developed by the second male was untypical (Fig. 13). There were also several cases of males trying to copulate with females with *sphragis*.

## DISCUSSION

The results confirm that the clouded apollo prefers areas with varied landscape, including forest, meadows and wet habitats. The preference of wet areas is not obvious, because this habitat does not provide food plant for caterpillars and nectaring plants are relatively scarce. The most probable explanation of this preference is the minimalisation of the risk of predation by ants. The significant differences between males and females with respect to oviposition behavior: females lay eggs in the vicinity of the host plant, *Corydalis cava*, growing in the forest and the forest-open area ecotone whereas the males have no reason to fly in the vicinity of forest. Caterpillars presence on the food-plant outside the forest is probably an effect of preference for higher temperature resulting in faster individual growth.

The study of the clouded apollo breeding behavior proved the possibility of multiple copulations by females, which was considered impossible due to deposition of *sphragis* by copulating males. Observations of males trying to copulate with already fertilized females raises some doubts about *sphragis* effectiveness as a structure securing fatherhood, particularly that there are observation of “double *sphragis*” in the apollo butterfly, the species from the same genus *Parnassius* (Fig. 15). However, it is not clear if such multiple copulations lead to the increase in females offspring genetic diversity. Moreover, copulation length and probability of *sphragis* deposition were also related to the male age and life history.

The results of this research may be useful for designing reliable plans of the species management, as well as for planning its protection. Moreover, the data on breeding behavior may contribute to a more effective management of its genetic diversity, if restoration of the species will be necessary.

## CONCLUSIONS

1. As the clouded apollo is the species preferring heterogeneous habitat, reliable delimitation of areas of its occurrence should base on field observations of imagines and larvae.
2. The sites preferred by the clouded apollo are more heterogeneous and abundant in wet habitats than the surroundings.
3. Caterpillars prefer host plants outside the forest.
4. Females of the clouded apollo have limited possibility for choosing the male; however there is a weak preference for younger males.
5. Mate guarding, by building *sphragis* or extremely long copulations, is an important element of male breeding behavior.
6. Multiple female copulations are possible.

## LITERATURA

- Adamski P. (msc.). Energetical cost of plug-mate – the case of clouded apollo. *Ecologia* (Bratislava) x: xxx–xxx.
- Adamski P. 2002. Poszatkowany świat – czyli teoria metapopulacji w ochronie przyrody. W: Grzegorzczak M., Perzanowska J., Kijas Z., Mirek Z. (red.). *Mówić o ochronie przyrody. Zintegrowana wizja ochrony przyrody*. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Instytut Studiów Franciszkańskich, Instytut Botaniki PAN, Kraków: 167–180.
- Adamski P. 2004. Sex ratio of the apollo butterfly *Parnassius apollo* (Lepidoptera: Papilionidae) – facts and artifacts. *European Journal of Entomology* 101: 341–344.
- Adamski P. 2008. Stan populacji niepylaka mnemosyny *Parnassius mnemosyne* L. (Lepidoptera, Papilionidae) na terenie Pienińskiego Parku Narodowego. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 10: 89–94.
- Adamski P. 2012. Niepylak mnemosyna *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758). W: Makomska-Juchiewicz M., Baran P. (red.). *Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny część druga*. Biblioteka monitoringu środowiska, Warszawa: 219–236.
- Adamski P., Bednarek-Ochyra H., Betleja L., Bielański W., Gubała W., Kalembe A., Kaźmierczakowa R., Korzeniak J., Kosior A., Kostrakiewicz L., Kościelniak R., Krobicki M., Kurzyński J., Langer M., Margielewski W., Ochyra R., Pisarczyk R., Pocięcha A., Stebel A., Urban J., Witkowski Z., Wojewoda W. 2007. Dostosowanie planu ochrony rezerwatu krajobrazowego „Wąwóz Homole” do obowiązującego prawa ochrony przyrody. Maszynopis dostępny w Małopolskim RZGW w Krakowie oraz bibliotece Instytutu Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
- Adamski P., Witkowski Z. 2006. Male patrolling modes in Apollo butterfly *Parnassius apollo* (L.): simulation of optimal choice (Lepidoptera: Papilionidae). *Nature Conservation* 62: 27–36.
- Adamski P., Witkowski Z.J. 2007. Effectiveness of population recovery projects based on captive breeding. *Biological Conservation* 140: 1–7.
- Agrawal A.A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279 (5354): 1201–1202.
- Agrawal A.A., Conner J.K., Johnson M.T.J., Wallsgrrove R. 2007. Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* 56(11): 2206–2213.
- Akçakaya H. R., Sjögren-Gulve P. 2000 Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48: 9–21.
- Analytical Methods Committee. 1989. Robust statistics – how not to reject outliers – Part 2. Inter-laboratory trials. *Analyst* 114: 1699–1705.
- Auger P., Poggiale J.C., Sandrine C. 2000. Emergence of individual behaviour at the population level. Effects of density-dependent migration on population dynamics. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Séries III. Sciences de la Vie* 323(1): 119–127.
- Bergström A. 2005. Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne* – implication for conservation. *Journal of Insect Conservation* 9: 21–27.
- Birkehead T.R., Møller A.P. (red.). 1998 *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.
- Bjarnholt N., Nakonieczny M., Kędziorski A., Debinski D.M., Matter S.F., Olsen C.E., Zagrobelny M. 2012. Occurrence of sarmentosin and other hydroxynitrile glucosides in *Parnassius* (Papilionidae) butterflies and their food plants. *Journal of Chemical Ecology* 38: 525–537.

- Bogucki Z. 1979. Elementy statystyki dla biologów, statystyka opisowa. Wyd. Nauk. UAM, Poznań.
- Brunner A.G., Gullison R.E., Rice R.E., de Fonseca G.A.B. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291 (5501): 125–128.
- Bryk F. 1918. Grundzüge der Sphragidologie. *Arkiv för Zoologi* 11(18): 1–38.
- Bryk F. 1932. Parnassiologische Studien aus England. *Parnassiana* 2: 46–50.
- Bryk F. 1935. Lepidoptera. Parnassiidae pars II (Subfam. Parnassiinae). *Das Tierreich* 65: 1–788.
- Burgman M.A., Fox J.C. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19–28.
- Buszko J. 1997. Atlas rozmieszczenia motyli dziennych w Polsce (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) 1986–1995. Oficyna Wydawn. Turpress, Toruń.
- Buszko J., Masłowski J. 2011. Motyle dzienne Polski. Koliber, Bydgoszcz.
- Carey C., Dudley N., Stolton S. 2000. *Squandering Paradise*. WWF International.
- Caughley G., Gunn A. 1996. *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Science, London.
- Chapmann T., Arnquist G., Bangham J., Rowe L. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 41–47.
- Chown S.L., Nicolson S.W. 2004. *Insect Physiological Ecology. Mechanism and patterns*. Oxford University Press, Oxford.
- Conway W.G. 1995. Wild and zoo interactive management and habitat conservation. *Biodiversity Conservation* 4: 573–594.
- Crone E.E., Schultz C.B. 2003. Movement behavior and minimum patch size for butterfly population persistence. W: Boggs C., Erlich P., Watt W. (red.). *Butterflies as model systems: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press, Chicago: 561–576.
- Danková K. 1997. Projekt posilnenia populácie jasoňa červenookého na území Pienin. W: *Monografie o národných parkoch – Príroda Pienin v premenách*. Správa národných parkov Slovenskej Republiky: 110–122.
- Dempster J.P. 1997. The role of larval food resources and adult movement in the population dynamics of the orange-tip butterfly (*Anthocharis cardamines*). *Oecologia* 111: 549–556.
- Denis R. L.H., Sparks T.H., Hardy P.B. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation* 3: 33–42.
- Di Giulio M., Edwards P.J., Meister E. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38 (2): 310–319.
- Dolata P.T. 2003. Sokoły wędrowne w miastach. *Przegląd Komunalny* 7: 18–19.
- Dolek M., Geyer A. 2000. Application in conservation biology: capture–recapture – studies in combination with other methods on the apollo butterfly (*Parnassius apollo* L.). *Beiträge zur Ökologie* 4 (2): 145–155.
- Dolek, M., Geyer, A. 2002. Conserving biodiversity on calcareous grasslands in the Franconian Jura by grazing: a comprehensive approach. *Biological Conservation* 104 (3): 351–360.
- Donald P.F., Collar N., Marsden S.J., Pain D.J. 2010. *Facing extinction. The world rarest birds and the race to save them*. A&C Black Publishers Ltd., London.
- Eberhard W.G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Elms G.W., Thomas J.A. 1992. Complexity of species conservation in managed habitat: interaction between *Maculinea* butterflies and their hosts. *Biodiversity and Conservation* 1: 155–169.
- Elzinga R.J. 2004. *Fundamentals of entomology*. Sixth edition. Pearson Prentice Hall, New York.
- Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. 2010. *Introduction to conservation genetics*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Cape Town, Singapore, Sao Paulo, Delhi.
- Freitas A.V.L., Oliveira P.S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* 65: 205–210.
- Galván-López E., Mc Dermott J., O’Neil M., Brabazon A. 2011. Defining locality as a problem difficulty measure in genetic programming. *Genetic Program Evolvable* 12: 365–401.
- Geyer A., Dolek M. 1995. Ökologie und Schutz des Apollofalters (*Parnassius apollo* L.) in der Frankenalb. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 10 (1–6): 333–336.
- Grabińska B. 2007. The distribution of protected and endangered mammals versus land use type of habitat and protected areas of Poland: A geographical approach. *Polish Journal of Ecology* 55 (3): 605–613.
- Gratton P., Konopiński M.K., Sbordoni V. 2008. Pleistocene evolutionary history of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): genetic signatures of climate cycles and a ‘time-dependent’ mitochondrial substitution rate. *Molecular Ecology* 17 (19): 4248–4262.
- Grossman M.R. 1994. Agro-environmental measures in the common agricultural policy. *University of Memphis Law Review* 25: 927–1049.
- Halitschke R., Baldwin I.T. 2005. Jasmonates and related compounds in plant–insect interactions. *Journal of Plant Growth Regulation* 23: 238–245.
- Hanski I., Moilanen A., Pakkala T., Kuussaari M. 1996. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conserv. Biol.* 10 (2): 578–590.
- Hanski I., Ovaskainen O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404 (6779): 755–758.
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M., Lei G. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* 72: 21–28.
- Hanski I., Simberloff D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. W: Hanski I., Gilpin M.E. (red.). *Metapopulation biology ecology and evolution*. Academic Press, San Diego, London, Boston, New York, Tokyo, Toronto: 5–26.
- Harrison S. 1991. Local extinction in metapopulation context: An empirical evaluation. W: Gilpin M., Hanski I. (red.). *Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London: 73–88.
- Hawkins B.A., Cornell H.V., Hochberg M.E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78: 2145–2152.
- Herbich J. (red.). 2004. *Wody słodkie i torfowiska. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
- Hertzberg K., Yoccoz N.G., Ims R.A., Leinaas H.P. 2000. The effects of spatial habitat configuration on recruitment, growth and population structure in arctic Collembola. *Oecologia* 124 (3): 381–390.

- Hockings M., Stolton S., Dudley N. 2000. Assessing effectiveness – a framework for assessing management effectiveness of protected areas. University of Cardiff and IUCN, Switzerland.
- Holt R.D., Loreau M. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the role of trophic interactions and the importance of system openness. W: Kinzig A., Pacala S. (red.). Biodiversity and ecosystem function. Princeton University Press, Princeton: 246–262.
- Hughes D.G., Bennett P.M. 1991. Captive breeding and the conservation of invertebrates. International Zoo Yearbook 30: 45–51.
- IUCN 1980. World Conservation Strategy. IUCN, Gland.
- Jakubiec Z. 1993. Szanse utrzymania populacji niedźwiedzia brunatnego w polskiej części Karpat. W: Cichocki W. (red.). Ochrona Tatr w obliczu zagrożeń. Wydawnictwo Muzeum Tatrzańskie, Zakopane: 175–183.
- Jakubiec Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* L. w polskiej części Karpat. Studia Naturae 47: 1–108.
- Jamroz G. 2008. Ocena występowania i tendencji zmian liczebności dużych i średnich ssaków w polskich parkach narodowych. Sylwan 2: 36–44.
- Jokimäki J, Huhta E. 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along the urban gradient. The Condor 102 (4): 838–847.
- Katoh T., Chechvarkin A., Yagi T. Omoto K. 2005. Phylogeny and evolution of butterflies of the genus *Parnassius*: Inferences from mitochondrial 16S and ND1 sequences. Zoological Science 22: 343–351.
- Kleijn D., Rundlof M., Scheper J., Smith H.G., Tscharntke T. 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? Trends in Ecology and Evolution 26 (9): 474–481.
- Kleijn D., Sutherland W.J. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? Journal of Applied Ecology 40 (6): 947–69.
- Kluk K. 1779. Zwierząt domowych i dzikich osobliwie kraioowych Historji Naturalney początki i gospodarstwo. Tom I o zwierzętach ssących. Drukarnia J.K Mości i Rzeczypospolitey u XX. Scholarum Piarum, Warszawa.
- Kluk K. 1780. Zwierząt domowych i dzikich osobliwie kraioowych Historji Naturalney początki i gospodarstwo. Tom IV o owadzie i robaku. Drukarnia J.K Mości i Rzeczypospolitey u XX. Scholarum Piarum, Warszawa.
- Kobayashi T., Kitahara M., Tanaka E. 2008. Effects of habitat fragmentation on the three-way interaction among ants, aphids and larvae of the giant purple emperor, *Sasakia charonda* (Hewitson), a near-threatened butterfly. Ecological Research 23: 409–420.
- Koller N., Pearson S., Pozzi S., Godat S., Herzog F., Wermeille E. 2000. Evaluation des mesures de compensation écologique sur la diversité de la flore et des papillons dans la région de Nuvilly-Combremont. Revue suisse de l'Agriculture 32 (6): 265–271.
- 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 (3): 211–223.
- Kosior A., Oleś T., Witkowski Z. 1992. O występowaniu niepyłaka mnemosyny w Pienińskim Parku Narodowym. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 48 (4): 73–76.
- Kossowska-Cezak U. 2007. Podstawy meteorologii i klimatologii. Wyd. Szkoły Przymierza Rodzin, Warszawa.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America. 15: 237–240.

- Levy J.M., Connor E.F. 2004. Are garden effective in butterfly conservations? A case study with pipevine swallowtail, *Battus philenor*. *Journal of Insect Conservation* 8: 323–330.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. str. 465, Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae (Laurentii Salvii).
- Litvak M.E., Monson R.K. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene production in conifer needles in relation to insect herbivory. *Oecologia* 114: 531–540.
- Lukášek J. 2000. Repatriacje jasne červenookeho (Parnassius apollo L.) ve Štramberku. *Ochrana Přírody* 55 (3): 68–72.
- Luoto M., Kuussaari M., Rita H., Salminen J., von Bonsdorff T. 2001. Determinants of distribution and abundance in the clouded apollo butterfly: a landscape ecological approach. *Ecography* 24 (5): 601–617.
- Luoto M., Kuussaari M., Toivonen T. 2002. Modelling butterfly distribution based on remote sensing data. *Journal of Biogeography* 29 (8): 1027–1037.
- Łomnicki A. 2012. *Ekologia ewolucyjna*. PWN, Warszawa.
- Maciejewski S. 1988. *Saga o ginących i uratowanych*. KAW, Kraków.
- Magurran A.E. 2005. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Malden–Oxford–Carlton.
- Makomaska-Juchiewicz M., Baran P. (red.). *Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny część druga*. Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa: 95–105.
- Malais, M.H., Ravensberg W.J. 2003. *Knowing and recognizing: the biology of glasshouse pests and their natural enemies*. Reed Business Information, Doetinchem.
- Masłowski J. 2006. Uwagi o trzech prawnie chronionych gatunkach motyli dziennych (*Lepidoptera, Papilionidae*) w Sudetach. *Przyroda Sudetów* 8: 81–88.
- Mazerolle M.J., Villard M.A. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 6: 117–124.
- McLean I.F.G., Key R.S. 2012. *A History of invertebrates conservation in the British Statuory Conservation Agencies W: New T.R. (red.). Insect Conservation: past, perfect and prospect*. Springer, Dorchester, New York, London: 41–74.
- Meier K., Kuusemets V., Luig J., Mander Ü. 2005. Riparian buffer zones as elements of ecological networks: Case study on Parnassius mnemosyne distribution in Estonia. *Ecological Engineering* 24: 531–537.
- Mikula R. 2000. *The family butterfly book: projects, activities and field guide to 40 favorite North American species*. Storey Books, Pownall, VA.
- Moilanen A., Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79 (7): 2503–2515.
- Morris M.G. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95 (2): 129–142.
- Morris W.F., Bloch P.L., Brian R., Hudgens B.R., Leonie C., Moyle L.C., Stinchcombe J.R. 2001. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements. *Ecological Applications* 12 (3): 708–712.
- Muggleton J., Benham B.R. 1975. Isolation and the decline of the Large Blue butterfly (*Maculinea arion*) in Great Britain. *Biological Conservation* 7 (2): 119–128.
- Mundy P., Butchart D., Ledger J., Piper S. 1992. *The vultures of Africa*. Academic Press, London.
- Murphy D.D., Freas K.E., Weiss S.B. 1990. An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology* 4 (1): 41–51.

- Nakonieczny M., Michalczyk K., Kędziorski A. 2006. Midgut glycosidases activities in monophagous larvae of Apollo butterfly, *Parnassius apollo* ssp. *frankenbergeri*. *Comptes Rendus Biologies* 329 (10): 765–774.
- Nakonieczny M., Michalczyk K., Kędziorski A. 2007. Midgut protease activities in monophagous larvae of Apollo butterfly, *Parnassius apollo* ssp. *frankenbergeri*. *Comptes Rendus Biologies* 330 (2): 126–134.
- Nazari V., Zakharov E.V., Sperling F.A.H. 2007. Phylogeny historical biogeography and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera Papilionidae) based on morphology and seven genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 42: 131–156.
- New T.R. 2012. Introduction to insect conservation, an emergig discipline W: New. T.R. (red.). *Insect conservation: past, perfect and prospect*. Springer, Dorchester, New York London.
- Nilsen E.B., Pedersen S., Linnel J.D. 2008. Can minimum convex polygon home range be used to draw biological meaningful conclusions? *Ecological Research* 23: 635–639.
- Niven B.S. 1982. Formalization of the basic concepts of animal ecology. *Erkenntnis* 17: 307–320.
- Oesterreicher-Moliwo M. 1992: *Leksykon symboli*. Wyd. ROK Corporation SA, Warszawa.
- Okarma H., Dopchanych Y., Findo S., Ionescu O., Koubek P., Szemethy L. 2002. Large carnivores in the Carpathian Mountains: status and conservation problem. *Nature Conservation* 59: 33–39.
- Olsson U. 2002. *Generalized Linear Model. An applied approach*. Studentlitteratur, Lund.
- Omoto K., Katoh T., Chichvarikhin A., Yagi T. 2004. Molecular systematics and evolution of the ‘Apollo’ butterflies of the genus *Parnassius* (Lepidoptera: Papilionidae) based on mitochondrial DNA sequence data. *Gene* 326: 141–147.
- Page R.D.M., Holmes E.C. 1998. *Molecular Evolution – A Phylogenetic Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Pedrono M., Smith L.L., Cloberta J., Massota M., Sarrazina F. 2004. Wild-captive metapopulation viability analysis. *Biological Conservation* 119 (4): 463–473.
- Pereira J.M., Itami R.M. 1991. GIS-based habitat modeling using logistic multiple regression: a study of the Mt. Graham red squirrel. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 57: 1475–1486.
- Perzanowska J., Kujawa-Pawlaczyk J. (red.). 2004. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny, tom 3: Murawy, łąki, ziołorośla, wrzosowiska, zarośla*. Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
- Peterson R.T. 1996. *Your backyard wildlife year: how to attract birds, butterflies and other animals every month of the year*. Rodale Press Inc., Emmaus, PA.
- Pimbert M.P., Pretty J.N. 2000. *Parks, people and professionalis: putting ‘participation’ into protected-area management*. W: Ghmire K.B. Pimbert M.P. (red.). *Social changes and conservation*. Second edition. Earthscan Publication Limited, London: 297–330.
- Prüffer J. 1923. *Lepidoptera- Łuskooskrzydłe*. W: Poliński W. (red.). *Podręcznik do zbierania i konserwowania zwierząt należących do fauny polskiej*. Drukarnia i Litografia p.t. „Jan Cotty”, Warszawa: 61–95.
- Pucek Z. 1991. *History of the European bison and problems of its protection and management*. W: Bobek B., Perzanowski K., Regelin W. (red.). *Global trends in wildlife management*. Świat Press, Kraków–Warszawa: 164–184.
- Pullin A.S. 2005. *Biologiczne podstawy ochrony przyrody*. PWN, Warszawa.
- Radziejowski J. 2003. *Konflikty wokół ochrony przyrody w Polsce*. W: Czartoszewski J.W. (red.). *Konflikty społeczno-ekologiczne*. Verbinum 9–35.



- Rita H., Ranta E. 1993. On analysing species incidence. *Annales Zoologici Fennici* 30: 173–176.
- Rodgers, A.R. 2001. Tracking animals with GPS: the first 10 years. W: Sibbald A.M., Gordon I.J. (red.). *Tracking animals with GPS*. The Macaulay Institute, Aberdeen: 1–10.
- Rutowski R.L. 1991. The evolution of male mate-location behaviour in butterflies. *American Naturalist* 138: 1121–1139.
- Ruxton G.D., Humphries S. 2001. Rearguard action: why do some butterflies have false heads? *Trends in Ecology and Evolution* 16 (8): 426–427.
- Ruxton G.D., Sherratt T.N., Speed M.P. 2004. *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press, Oxford.
- Sarkar S., Pressey R.L., Faith D.P., Margules C.R., Fuller T., Stoms D.M., Moffett A., Kerrie A., Wilson K.A., Williams K.J., Williams P.H., Andelman S. 2006. Biodiversity conservation planning tools: present status and challenges for the future. *Annual Review of Environmental Research*. 31: 123–159.
- Schultz C.B., Crone E.E. 2005. Patch size and connectivity thresholds for butterfly habitat restoration. *Conservation Biology* 19 (3): 887–896.
- Seams D.E., Powell R.A. 1996. An evaluation of accuracy of the kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075–2085.
- Settele J., Kühn E. 2009. Insect conservation. *Science* 325 (5936): 41–42.
- Sielezniew M. 2012. Uwagi ogólne do monitoringu motyli. W: Makomaska-Juchiewicz M., Baran P. (red.). *Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część II. Biblioteka Monitoringu Środowiska*, Warszawa: 95–105.
- Siła-Nowicki M. 1865. *Motyle Galicyi*. Drukarnia Instytutu Stauropegiańskiego, Lwów.
- Simmons L. 2001. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insect*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Skalski A.W. 1992. *Parnassius mnemosyne* (L.) niepylak mnemozyna. W: Głowaciński Z. (red.). *Polska czerwona księga zwierząt. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne*, Warszawa: 265–267.
- Small R.D.S. 2007. Becoming unsustainable? Recent trends in the formal sector of insect trading in Papua New Guinea. *Oryx* 41: 386–389.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. *Biometry: Principles and practice of statistics in biological research*. Second edition. W.H. Freeman Co., New York.
- Southwood T.R.E. 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, London.
- Spitzer K. 2012. Insect conservation development in Central Europe. W: New T.R. (red.). *Insect conservation: past, perfect and prospect*. Springer, Dorchester, New York, London: 303–316.
- Starzyk J.R. 2004. *Rosalia alpina* (Linnaeus, 1758), *Nadobnica alpejska*. W: Głowaciński Z., Nowacki J. (red.). *Polska czerwona księga zwierząt. Bezkręgowce*. IOP PAN Kraków, AR Poznań: 148–149.
- Steel R.G.D. 1961. Some rank sum multiple comparisons tests. *Biometrics* 17: 539–552.
- Stockley P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptation for sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 154–159.
- Styskal M. 2005. *Dynamika populacji niepylaka mnemozyny w okolicy Ustrzyk Dolnych*. Praca magisterska – maszynopis w bibliotece Wydziału Ochrony Środowiska Instytutu Chemii UJ, Kraków.
- Sutcliffe O. L., Thomas C.D., Peggie D. 1997. Area-dependent migration by ringlet butterflies generates a mixture of patchy population and metapopulation attributes. *Oecologia* 109: 229–234.

- Świącicki W.K., Surma M., Koziara W., Skrzypczak G., Szukała J., Bartkowiak-Broda I., Zimny J., Banaszak Z., Marciniak K. 2011. Nowoczesne technologie w produkcji roślinnej – przyjazne dla człowieka i środowiska. *Polish Journal of Agronomy* 7: 102–112.
- Tampion J., Tampion M. 1999. *The living tropical greenhouse*. Lewes, GMC Publications Ltd., East Sussex.
- Thomas C.D., Jones T.M. 1993. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* 62: 472–481.
- Thomas C.D., Thomas J.A., Warren M.S. 1992. Distribution of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* 92: 563–567.
- Thomas J. 2001. Butterfly conservation in practice – some case studies. Referat wygłoszony w ramach Conference Natura 2000: Pan-European Management of Butterflies of the Habitats Directive (FFH). Laufen/Germany, w dniu 19.10.2001.
- Thomas J.A. 1984. The conservation of butterflies in temperate countries: past efforts and lessons for the future. W: Vane-Wright R.I., Ackery P.R. (red.). *The biology of butterflies*. Symposium of the Royal Entomological Society 11. Academic Press, London: 333–353.
- Thomas J.A. 1989. The Ecological lessons from the re-introduction of Lepidoptera. *The Entomology* 108: 56–68.
- Thomas J.A., Simcox D.J., Clarke R.T. 2009. Successful conservation of a threatened *Maculinea* Butterfly. *Science* 325 (5936): 80–83.
- Thomas J.A., Wardlaw J.C. 1990. The effect of queen ants on the survival of *Maculinea arion* larvae in *Myrmica* nest. *Oecologia* 85: 87–91.
- Todisco V., Gratton P., Cesaroni D., Sbordoni V. 2010. Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. *Biological Journal of the Linnean Society* 101 (1):169–183.
- Tolman T. 1997. *Butterflies of Europe*. Princeton University Press, Oxford.
- Välimäki P., Itämies J. 2005. Effects of canopy coverage on the immature stages of the Clouded Apollo butterfly [*Parnassius mnemosyne* (L.)] with observations on larval behaviour. *Entomologica Fennica* 16: 117–123.
- Välimäki P., Itämies J. 2003. Migration of the clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* in a network of suitable habitats – effect of patch characteristics. *Ecography* 26: 679–691.
- Vallin A., Jakobsson S., Lind J., Wiklund C. 2006. Variation in antipredator behaviour in three closely related butterfly species – experiments with blue tits as predators on peacocks, small tortoiseshells and commas. *Behavioral* 59: 455–459.
- Vallin A., Jakobsson S., Wiklund C. 2007. “An eye for an eye?” – on the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61 (9): 1419–1424.
- Valtonen A., Saarinen K., Jantunen J. 2006 Effect of mowing regime on butterflies and diurnal moths along road verges: how to maintain biodiversity? *Animal Biodiversity and Conservation* 29 (2): 318–329.
- van Nouhuys S., Hanski I. 2002. Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *J. Anim. Ecol.* 71: 639–650.
- Vera F.W.M. 2000. *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing Wallingford.
- Vlašánek P., Hauck D., Konvička M. 2009. Adult sex ratio in the *Parnassius mnemosyne* butterfly: effects of survival, migration, and weather. *Israel Journal of Ecology and Evolution*. 55 (3): 233–252.

- Vlašánek P., Konvička M. 2009. Sphragis in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae): male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight. *Biologia* 64 (6): 1206–1211.
- Watkinson A.R., Sutherland W.J. 1995. Sources sinks and pseudo-sinks. *Journal of Animal Ecology* 64: 126–130.
- Wedel N. 2005. Female reproductivity in butterflies and moths. *Journal of Experimental Biology* 208: 3433–3440.
- Wedel N., Kvarnemo C., Lessels C.M., Tregenza T. 2006. Sexual conflict and the life histories. *Animal Behaviour* 77: 999–1011.
- Weiss J.C. 1991. The Parnassiinae of the World. Part 1. Sciences Nat Venette France: 1–48.
- Weiss J.C. 1992. The Parnassiinae of the World. Part 2. Sciences Nat, Venette, France: 49–136.
- Wiklund C., Vallin A., Friberg M., Jakobsson S. 2008. Rodent predation on hibernating peacock and small tortoiseshell butterflies. *Behavioral Ecology Sociobiology* 62: 379–389.
- Wiśniewski J. 2001. Owady jako źródło inspiracji w kulturze i sztuce *Wiadomości Entomologiczne* 20 (1–2): 67–86.
- Witkowski Z. 2004. *Parnassius mnemosyne* Niepylak mnemosyna. W: Gowaciński Z., Nowacki J. (red.). Polska czerwona księga zwierząt. Bezkręgowce. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków: 236–238.
- Witkowski Z. 2007. Krajowy plan zarządzania gatunkiem nadobnica alpejska (*Rosalia alpina* L.). Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
- Witkowski Z., Adamski P. (red.). 2004. Bezkręgowce. W: Poradnik ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Tom 6. Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
- Witkowski Z., Adamski P. 1996. Decline and rehabilitation of the apollo butterfly *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) in the Pieniny National Park (Polish Carpathians). W: Settele J., Margules C.R., Poschlod P., Henle K. (red.). Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic Publishers., Wageningen: 7–14.
- Witkowski Z.J., Adamski P. 2002. Biodiversity conservation in agriculture: the experience of Poland. *Nature Conservation* 59 (2): 99–108.
- Witkowski Z.J., Michalik S., Adamski P. 2004. Conservation of the marginal areas in protected territories: the Ojców National Park – case study. *Ekologia (Bratislava)* 23 (1): 44–56.
- Woś A., Zegar J.S. 2002. Rolnictwo społecznie zrównoważone. Instytut Ekonomiki Rolnictwa i Gospodarki Żywnościowej, Warszawa.
- Wrbka T., Schindler S., Pollheimer M., Schmitzberger I., Peterseil J. 2008. Impact of the Austrian agri-environmental scheme on diversity of landscapes, plants and birds. *Community Ecology* 9 (2): 217–227.
- Zajac A., Zajac M. (red.) 2001. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. Pracownia Chorologii Komputerowej Instytut Botaniki UJ, Kraków.
- Zajac T., Bielański W., Solarz W. 2011. Territory choice during the breeding tenure of male sedge warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (12): 2305–2317.
- Zajac T., Solarz W., Bielański W. 2006. Adaptive settlement in sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* – focus on the scale of individuals. *Acta Oecologica-International* 29 (2): 123–134.

**Zeszyty *STUDIA NATURAE* wydane w ostatnich latach**  
**Recently published fascicles of *STUDIA NATURAE***

- Ciszewski D. 2006. Wpływ regulacji koryta Odry na akumulację osadów zanieczyszczonych metalami ciężkimi: zróżnicowanie, zmiany w czasie, zagrożenie środowiskowe (Accumulation of sediment-associated heavy metals within channelized reach of the Odra River: spatial distribution, changes in time, potential environmental hazard). *Studia Naturae* 52.
- Galas J. 2007. Detrytus w potokach wysokogórskich i górskich, ze szczególnym uwzględnieniem potoków tatrzańskich (Detritus in high mountain and mountain streams, with special attention to Tatra Mts. streams). *Studia Naturae* 53.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część I (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part I). 2007. Opracowanie zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Naturae* 54, cz. I.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część II (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part II). 2008. Opracowanie zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Naturae* 54, cz. II.
- Wilk-Woźniak E. 2009. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach glonów planktonowych oraz ich strategię życiowe w warunkach ekosystemów wodnych sztucznie zmienionych (Changes in phytoplankton communities and the life strategies of planktonic algae in artificially changed aquatic ecosystems). *Studia Naturae* 55.
- Zając T. 2010. Mechanizmy osiedlania się samców rokitniczki *Acrocephalus schoenobaenus* (Mechanisms of settlement in males of sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*). *Studia Naturae* 56.
- Fleituch T. 2010. Dekompozycja gruboziarnistej materii organicznej a funkcjonowanie ekosystemów małych rzek w warunkach antropopresji (Breakdown of particulate organic matter and functioning of stream ecosystems under anthropogenic stress). *Studia Naturae* 57.
- Tworek S. 2010. Czynniki wpływające na występowanie ptaków lęgowych w krajobrazie rolniczym południowej Polski (Factors affecting the occurrence of breeding bird species in the agricultural landscape of southern Poland). *Studia Naturae* 58.
- Koczur A. 2012. Wpływ zabudowy hydrotechnicznej na roślinność terasy zalewowej rzeki Czarny Dunajec (The influence of the hydroengineering on flood terrace of the Czarny Dunajec river). *Studia Naturae* 59.
- Szarek-Gwiazda E. 2013. Czynniki kształtujące stężenia metali ciężkich w rzece Rabe i niektórych karpaccich zbiornikach zaporowych (Factors influencing the concentrations of heavy metals in the Raba River and selected Carpathian dam reservoirs). *Studia Naturae* 60.

**Inne wydawnictwa Instytutu Ochrony Przyrody PAN**  
**Other publications of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences**

NATURE CONSERVATION – rocznik, wydawnictwo naukowe (annual, scientific publication)

CHROŃMY PRZYRODĘ OJCZYSTĄ – dwumiesięcznik, czasopismo popularno-naukowe  
LET US PROTECT THE INDIGENOUS NATURE OF OUR HOMELAND – bimonthly, popular scientific periodical

SUPPLEMENTA ad ACTA HYDROBIOLOGICA – nieciągłe wydawnictwo naukowe (non-periodical scientific publication)

Wszystkie pozycje wydawnicze można nabyć w Instytucie Ochrony Przyrody PAN,  
al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 12 370 35 12  
Prowadzona jest również sprzedaż wysyłkowa

11411  
62



<http://rcin.org.pl>