



УНИВЕРЗИТЕТ У КРАГУЈЕВЦУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ

Милош Поповић

**ПОПУЛАЦИОНА ЕКОЛОГИЈА МОЧВАРНОГ
МРАВНИКА [*Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)]
У СРБИЈИ**

Докторска дисертација

Проф. др Јелка Црнобрња-Исаиловић, ментор

Крагујевац, 2017. година

ИДЕНТИФИКАЦИОНА СТРАНИЦА ДОКТОРСКЕ ДИСЕРТАЦИЈЕ

I Аутор
Име и презиме: Милош Поповић
Датум и место рођења: 23.12.1987. године, Зајечар
Садашње запослење: Универзитет у Нишу, Природно-математички факултет, Департман за биологију и екологију, звање истраживач-сарадник
II Докторска дисертација
Наслов: Популациона екологија мочварног мравника [<i>Phengaris teleius</i> (Bergsträsser, 1779)] у Србији
Број страница: 105
Број слика: 29; табела: 16
Број библиографских података: 186
Установа и место где је рад израђен: Универзитет у Крагујевцу, Природно-математички факултет
Научна област (УДК): Екологија (502.211), Инсекти на територији Србије (595.7(497.11))
Ментор: Проф. др Јелка Црнобрња-Исаиловић, Универзитет у Нишу, Природно-математички факултет
III Оцена и одбрана
Датум пријаве теме: 24.2.2016.
Број одлуке и датум прихватања докторске дисертације: Одлука Већа за природно-математичке науке Универзитета у Крагујевцу бр. IV-01-219/6 од 13.4.2016.
Комисија за оцену научне заснованости теме и испуњености услова кандидата: Одлука Већа за природно-математичке науке Универзитета у Крагујевцу бр. IV-01-108/10 од 09.3.2016.
<ol style="list-style-type: none">1. Др Јелка Црнобрња-Исаиловић, редовни професор на Природно-математичком факултету, Универзитета у Нишу; ужа научна област Зоологија; научни саветник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ у Београду; ужа научна област Еволуциона биологија.2. Др Александар Остојић, ванредни професор на Природно-математичком факултету, Универзитета у Крагујевцу; ужа научна област Екологија, биогеографија и заштита животне средине.3. Др Снежана Пешић, доцент на Природно-математичком факултету, Универзитета у Крагујевцу; ужа научна област Екологија, биогеографија и заштита животне средине.
Комисија за оцену и одбрану докторске дисертације: Одлука Већа за природно-математичке науке Универзитета у Крагујевцу бр. IV-01-150/9 од 8.2.2017.
<ol style="list-style-type: none">1. Др Анте Вујић (председник комисије), редовни професор на Природно-математичком факултету Универзитета у Новом Саду; ужа научна област Заштита животне средине <p style="text-align: right;">-----</p>

2. Др Александар Остојић, ванредни професор на Природно-математичком факултету, Универзитета у Крагујевцу; ужа научна област Екологија, биогеографија и заштита животне средине

3. Др Снежана Пешић, доцент на Природно-математичком факултету, Универзитета у Крагујевцу; ужа научна област Екологија, биогеографија и заштита животне средине

Датум одбране докторске дисертације:

Захвалница

Слободно могу рећи да је ова докторска дисертација дело великог броја људи окупљених око удружења „ХабиПрот“, са којима сам провео небројено дана на терену, појео приличан број сумњивих конзерви хране и употпунио свој живот многим дивним успоменама. Али се и радило! Од неколицине радозналих људи прерасли смо у озбиљну истраживачку екипу, признату од стране европских организација и колега. Овај успех не би био толико значајан да није резултат искреног ентузијазма свих нас који се бавимо проучавањем инсеката Србије. Због тога је ова дисертација дело читавог „ХабиПрота“, а не само моја.

Изузетну захвалност дугујем и својој менторки, др Јелки Црнобрња-Исаиловић, једној од ретких особа које разумеју мој чудан пут од дипломираног биолога до доктора биолошких наука. Њена предавања из органске еволуције и конзервационе биологије су ме подстицала на озбиљна размишљања током основних студија и била су незаменљива смерница приликом избора теме мог доктората. Ипак, највећу захвалност професорки Јелки дугујем зато што ми је омогућила да самостално одаберем тему својих истраживања и што ме је у том избору у стопу пратила. Верујем да смо обоје много тога научили тумарајући слабо осветљеним ходницима екологије и заштите дневних лептира на Балкану. Поред тога, неизмерну подршку добио сам и од професора из Крагујевца, др Снежане Пешић и др Александра Остојића, који су ме усмеравали током свих фаза израде ове докторске дисертације. Хвала што сте били уз мене. Без ваше подршке, савета и залагања сигурно не бих успео да завршим докторске студије у Крагујевцу.

Мој пут у свет лептира мравника предводило је неколико добрих пријатеља и колега од којих сам много тога научио: Милан Ђурић (Србија), др Руди Веровник (Словенија), др Мартина Шашић (Хрватска) и др Ирма Винхоф (Холандија). Велики део знања из популационе екологије дугујем др Пјотру Новицком (Пољска). Главнину података за израду ове тезе су готово два месеца, раме уз раме са мном, прикупљали Јелена Шеат, Аца Ђурђевић и Иван Меденица. Колико тешко нам је било на терену, толико лако су нам падала свакодневна дружења. Поред њих, помоћ у теренским истраживањима имао сам и од Мартине Шашић, Милана Ђурића, Ане Голубовић, Давида Грабовца, Милоша Радаковића, Филипа Франете, Ота Секереша и Бојане Надеждин. Ранко Перић и Бојан Златковић су ми пуно помогли око ботаничког дела ове дисертација, док је Јелена Ђоровић је имала оштро око за корекције енглеског текста. Другари, велико вам хвала за сваки минут проведен са мном и са мочварним мравницима.

Огромну логистичку подршку пружили су ми Јавно Предузеће „Палић-Лудаш“ и удружење „Рипарија“ из Суботице, пре свега Ото, Давид, Сандра, Ференц, Весна, Бенце и Криштоф. Ваше залагање за заштиту природе треба да служи као светли пример осталим управљачима заштићених природних добара. Знам да услови у Војводини нису идеални, али су далеко бољи него у другим деловима наше земље.

За крај, највећу захвалност дугујем својој породици, која ме је и научила свему што сам сада применио на терену, током школовања и писања радова. Хвала за знање које сам добио и за стрпљење које сте имали. Такође, на овом путу су ме пратиле једна бивша девојка и моја будућа супруга са којима делим љубав према природи. Много ми је значила ваша подршка у животу и на мом путу ка доктору биолошких наука.

Финансијску подршку, без које ова истраживања не би била могућа, добили смо од Rufford фондације (пројекат број 14884-2) и организације Butterfly Conservation Europe. Њихов гест представља огромну подршку свим младим конзервационим биолозима у Србији, где је још увек тешко објаснити људима значај заштите природе. Надам се да сам успео да оправдам ваша очекивања и да смо заједно допринели заштити лептира. Израду докторске дисертације подржало је Министарство просвете, науке и технолошког развоја Републике Србије (пројекат број 173025).

ИЗВОД

Екологија је прешла дугачак развојни пут, од примене у различитим гранама привреде, до проучавања свеукупних односа у живом свету. Коришћење еколошких, биогеографских, генетичких, таксономских и еволуционо-биолошких знања у решавању проблема изумирања савремених врста довело је, пре педесетак година, до формирања засебне биолошке дисциплине назване конзервациона биологија. Уз развој конзервационе биологије развијало се и схватање о потреби за заштитом инсеката, а прва запажања и студије засновани су управо на проучавању дневних лептира. Уместо изловљавања, убрзо је као главни фактор њиховог угрожавања истакнут лош квалитет станишта. Доказано је да и мале промене у квалитету станишта или микроклими могу имати погубан ефекат на преживљавање популација лептира. Друго значајно запажање било је да одржавање станишта од стране људи може да користи овим инсектима. Данас се бројне активности спроводе у циљу заштите дневних лептира, од укључивања стотине хиљада волонтера у програме мониторинга, преко редовних процена угрожености таксона, доношења законских регулатива, до израде конкретних планова за правилно одржавање станишта.

Важност лептира мравника (род *Phengaris*) се посебно истиче када се упореде са осталим заштићеним и угроженим врстама у Европи. До пре 20 година необјашњива изумирања, комплексан животни циклус (који укључује и развој гусеница унутар мравињака), статус угрожености и атрактиван изглед лептира подстакли су бројна истраживања. Остварени резултати се сада користе за правилно газдовање стаништима и заштиту мравника широм Европе. Познати ареал мочварног мравника (врста *Phengaris teleius*) обухвата умерени део Европе и Азије (од западне Немачке до Јапана) и укључује неколико држава које се граниче са Србијом: Румунију, Мађарску и Хрватску. У Србији је овај лептир забележен тек 2012. године на крајњем северу државе, након чега се јавила потреба за детаљном студијом, којом би се добио увид у стање популација и статус угрожености лептира. Стога ова дисертација има циљ да 1) утврди распрострањеност мочварног мравника и квалитет његових станишта у Србији и да 2) сагледа популациону динамику врсте уз упоредни приказ добијених резултата на локалитетима у Србији и на осталим локалитетима у Европи. То би помогло да се прецизно одреди конзервациони статус, постави основа за мониторинг и предложи адекватне мере за дугорочно очување мочварног мравника у Србији, али и у Европи.

Како би остварили наведене циљеве, станишта мочварног мравника у широј околини Суботице су картирана и представљена у виду мапе употребом ГИС алата. Укупно анализирана површина од 2,27 km² обухватила је следећа заштићена природна подручја:

Парк изузетних одлика „Суботичка пешчара“, Специјални резерват природе „Лудашко језеро“ и Специјални резерват природе „Селевењске пустаре“. Утицај различитих параметара станишта на присуство лептира је сагледан помоћу униваријантне статистичке анализе и генерализованих линеарних модела. Увид у популациону екологију врсте је добијен употребом података из студија маркирања и поновног улова (од 2012. до 2014. године), који су анализирани у програму MARK. Геореференцирани подаци о маркираним лептирима су коришћени у за анализу покретљивости јединки (премештање и дисперзија) у програму R.

Током овог истраживања, мочварни мравник је забележен унутар шест нових MGRS квадрата величине 10×10 km, на подручју северне Србије и јужне Мађарске. Од анализираних 97 ливада са биљком хранитељком (*Sanguisorba officinalis*), лептир је пронађен на 62 и то скоро увек у заштићеним подручјима. Сва пронађена станишта се редовно косе, а величина и бројност биљке хранитељке имају највећи утицај на присуство и бројност лептира. Током студије маркирања и поновног улова лептири су прелазили мала растојања између два узастопна хватања унутар својих ливада (око 40 метара), при чему су женке биле мобилније. Забележене су и знатно дуже миграције између ливада (до 1,9 километара), а процењено је да током једне године шест јединки може да пређе растојање од пет километра. Укупна величина свих популација мочварног мравника у Србији је процењена на 15.000 јединки. Густина локалних популација лептира се кретала од 82 до 419 јединки по хектару, при чему су најгушће локалне популације забележене у Селевењу и у околини Лудашког језера, док је најмање јединки по хектару станишта било у Суботичкој пешчари. Дужина живота се кретала од 2,3 до 4,5 дана и била је краћа на стаништима која су густо насељена лептирима. Однос полова је био близу уравнотеженом односу мужјака и женки (1:1).

Популације мочварног мравника које су пронађене овим истраживањем у Србији и Мађарској прошириле су познато распрострањење врсте на југоисток за око 40 километара. За опстанак биљке хранитељке, мрва домаћина, а последично и мочварног мравника, биле су заслужне мере очувања преосталих фрагмената полуприродних станишта унутар заштићених природних добара. Из прикупљених података о разменама јединки, претпоставили смо постојање једне велике популационе структуре у истраженој области. Број јединки унутар ове популације би био међу највећим познатим у Европи. Велика бројност јединки и релативна стабилност израчунатих параметара није очекивана за популације на рубу ареала и вероватно се може објаснити биолошким интеракцијама. Корелација између дужине живота и густине јединки унутар популације представља потврду познатог еколошког закона регулације бројности популације у зависности од густине. Занимљиво је истаћи животни век мочварног мравника у Суботичкој пешчари од близу 4,5 дана у просеку (највише 18 дана), који је до сада најдужи забележени на свету. Поред тога, период активности ових лептира у Србији је различит у односу на све познате популације и померен је за око 15 дана касније у току сезоне (од друге половине јула до септембра).

Подаци добијени овом студијом уврстили су мочварног мравника међу угрожене таксоне на националном нивоу (EN). Због тога постоји потреба да се обезбеди његова законска заштита, осигура дугорочан мониторинг преосталих популација и осмисле кон-

зервационе мере за његово очување. Ове мере треба заснивати на доброј пракси, која се већ спроводи на подручју заштићених добара. То обухвата активности као што су: мозаично и неистовремено кошење блиских парцела, остављање некошених делова ливада, издавање делова парцела које су у државном власништву већем броју земљорадника, спречавање укрупњавања парцела и интензификације пољопривреде. Основно је да кошење треба вршити ван периода активности одраслих лептира и њихових младих гусеница, што обухвата време пре почетка јула и након половине септембра. Поред тога, значајно би било прикупити још података о микроклиматским параметрима, вегетацији, мравима домаћинима, обезбедити очување великих и здравих популација мочварног мравника, радити на повезивању изолованих станишта мочварног мравника и пратити реколонизације његових потенцијалних станишта која још увек нису насељена.

Надам се да ће подаци изнети у оквиру ове дисертације подстаћи детаљне еколошке студије на дневним лептирима у Србији и помоћи заштити мочварног мравника и других врста.

Population ecology of the Scarce Large Blue [*Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)] in Serbia

SUMMARY

Ecological research has come a long way from the first applications in different branches of economy to the comprehensive studies on wildlife interactions. Using the knowledge from ecology, biogeography, genetics, taxonomy and evolutionary biology to solve problems of extinction of contemporary species resulted, about fifty years ago, in the rise of a new biological discipline named conservation biology. The need to conserve insects was increasing together with the development of conservation biology, and the first conservation oriented studies were those on butterflies. Soon, the low quality of habitats instead of butterfly over-collecting was recognised as the main threat factor. It has been proven that even the small changes in microclimate or the habitat quality could have fatal effects on the survival of butterfly populations. Another observation suggested that habitats sustained by humans could also bring benefits to these insects. Today, numerous activities are implemented in order to conserve butterflies and moths and some measures include involving hundreds of thousands volunteers in monitoring programs, regular assessing of species threat status, voting for new legislation and developing specific plans for sustaining the appropriate habitat conditions.

The Large Blue butterflies (genus *Phengaris*) are of special value when compared to other protected and endangered species in Europe. Until 20 years ago unexplained extinctions, complex life cycle (which includes development of caterpillars inside the ant nests), high threatening status and attractive appearance encouraged numerous studies on these butterflies. Achieved results are now being used for correct management of habitats and protection of the Large Blues across Europe. Known areal of the Scarce Large Blue (species *Phengaris teleius*) includes temperate parts of Europe and Asia (from western Germany to Japan) and is recorded in several countries bordering Serbia: Romania, Hungary and Croatia. This species was recorded only in the far North of Serbia in 2012, when the urgent need for detailed studies aiming to collect data on the condition and the threat status of its populations was recognised. Therefore, this thesis aims to 1) acquire the Scarce Large Blue distribution data and habitat quality parameters from Serbia and to 2) give an overview on its population dynamics with a comparison of obtained results from different localities in Serbia and among other localities in Europe. It could help to precisely define species conservation status, set the basis for regular monitoring and suggest proper measures for long term conservation of the Scarce Large Blue in Serbia, but also in Europe.

In order to achieve the mentioned aims, habitats of the Scarce Large Blue in the wider area of Subotica were mapped in the field and shown on a map using GIS tools. Total analysed area of 2,27 km² included the following protected areas: Landscapes of exceptional features “Subotička pešćara”, Special nature reserve “Ludaš lake” and Special nature reserve “Selevenjske pustare”. The

effect of habitat characteristics on butterfly presence was evaluated using univariate statistical methods and generalised linear models. The insight into population ecology of the species was enabled using the data from the mark-release-recapture studies (in the period 2012-2014), that were analysed in MARK software. Georeferenced data about marked individuals were used for the analysis of their movements (displacement and dispersal) in R software.

During this research, the Scarce Large Blue was recorded inside of six new MGRS squares of 10×10 km, in the area of northern Serbia and southern Hungary. From 97 analysed meadows containing butterfly host plant (*Sanguisorba officinalis*), the butterfly was found on 62, almost always inside the protected areas. All the habitats have been regularly mown and the size and number of the host plants seemed to have a crucial effect on the presence and the number of butterflies. During the mark-release-recapture study the butterflies travelled short displacement distances between subsequent captures (about 40 meters), with females being more mobile sex. Dispersal distances between habitat patches were longer (up to 1.9 kilometres) and it was estimated that six individuals per year could travel up to the distance of five kilometres. The size of all Scarce Large Blue populations in Serbia was estimated to 15,000 individuals. Density of butterfly populations ranged from 82 to 419 individuals per hectare, with the most densely populations being located in Selevenj and the vicinity of Ludaš Lake, and the least densely populations in Subotica Sands. The life span was between 2.3 and 4.5 days and was shorter in habitats that were densely populated by butterflies. The sex ratio was close to a balanced ratio of males and females (1:1).

New populations of the Scarce Large Blue in Serbia and Hungary expanded the known range of the species about 40 kilometres towards the south-east. Measures for conserving the remaining semi-natural habitat fragments inside protected areas were crucial for preserving the host plant, the host ants and consequentially the Scarce Large Blue. From the collected data on the exchange of individuals, we assumed an existence of one large population structure in the studied area. The number of individuals inside of this population is among the highest known for Europe. Large number of individuals and a relative stability of the estimated parameters were not expected for populations at the edge of the species range, and could be explained by biological interactions. The negative correlation between the life span and the density of individuals represents a confirmation of the well known ecological rule about density dependant regulation of populations. It is interesting to note that the life span of the Scarce Large Blue reaching 4.5 days on average (maximum 18 days) in Subotica Sands is the longest recorded so far. Besides this, the period of activity for these butterflies in Serbia differs from all other known populations in Europe and is shifted some 15 days later in the season (from second half of July to September).

The data gathered in this study placed the Scarce Large Blue among endangered taxa on the national level (EN). For this reason, there is a need to acquire its legal protection, ensure long term monitoring of the remaining populations and develop conservation measures for its preservation. Measures should be based on the good practice that was already conducted in the protected areas. This includes activities such as: mosaic and time-independent mowing of the neighbouring plots, leaving unmown parts of the meadows, laying out state owned land to as many farmers possible, preventing land plots to be enlarged and agriculture to be intensified. Crucially, mowing should not be conducted during the activity of adult butterflies and young caterpillars, which includes the period from beginning of July to the middle of September. Also, it would be important to gather more data about the microclimatic parameters, the vegetation and

the host ants, ensure the preservation of large and healthy populations of the Scarce Large Blue, work on the connection of its isolated habitats and track the recolonisation of potentially suitable habitat patches that were not inhabited by the butterflies.

I hope that the data presented in this thesis will initiate more detailed studies on population ecology of the butterflies in Serbia and help to protect the Scarce Large Blue and other species.

Садржај

1. Увод.....	1
1.1. Од екологије до конзервационе биологије.....	1
1.1.1. Популациона екологија (демекологија).....	2
1.1.2. Метапопулациона екологија.....	2
1.1.3. Конзервациона биологија.....	4
1.2. Кратак историјат заштите дневних лептира.....	7
1.3. Историјат заштите мравника у Европи.....	11
2. Циљеви истраживања.....	14
3. Материјал и методе.....	15
3.1. Објекат истраживања.....	15
3.1.1. Систематска припадност.....	15
3.1.2. Изглед мочварног мравника.....	16
3.1.3. Распрострањеност мочварног мравника.....	17
3.1.4. Станиште мочварног мравника.....	18
3.1.5. Утицај абиотичких фактора.....	19
3.1.6. Утицај биотичких фактора.....	20
3.1.7. Популациона екологија.....	23
3.1.8. Животни циклус.....	25
3.1.9. Угрожавајући фактори и статус угрожености мочварног мравника.....	27
3.2. Истражено подручје.....	28
3.3. Динамика истраживања.....	32
3.4. Мапирање популација.....	32
3.4.1. Мапа распрострањености мочварног мравника у источној Европи.....	32
3.4.2. Мапа распрострањености мочварног мравника у Србији.....	33
3.5. Оцена квалитета станишта.....	34
3.5.1. Релативна бројност популација.....	34
3.5.2. Повезаност станишта.....	34
3.5.3. Квалитет станишта.....	35
3.6. Популациона екологија.....	36
3.6.1. Дизајн истраживања.....	36
3.6.2. Анализа популационих параметара.....	38
3.6.3. Предуслови за примену популационог модела.....	38
3.6.4. Избор популационог модела.....	39
3.6.5. Израчунавање осталих популационих параметара.....	41
3.6.6. Анализа података о миграцијама јединки.....	43
4. Резултати.....	45
4.1. Распрострањеност мочварног мравника.....	45
4.2. Оцена квалитета станишта.....	48

4.2.1. Релативна бројност популација.....	49
4.2.2. Повезаност станишта.....	50
4.2.3. Квалитет станишта (универзитетна анализа).....	51
4.2.4. Квалитет станишта (генерализовани линеарни модели).....	53
4.3. Популациона екологија.....	54
4.3.1. Тестирање предуслова за примену модела.....	54
4.3.2. Израчунавање популационих параметара.....	58
4.3.3. Премештање јединки унутар станишта.....	61
4.3.4. Премештање јединки између ливада (дисперзија).....	62
5. Дискусија.....	67
5.1. Распрострањеност мочварног мравника у Србији.....	67
5.1.1. Картирање станишта.....	68
5.1.2. Анализа квалитета станишта.....	69
5.2. Популациона динамика и организација.....	71
5.2.1. Популациона организација и могућа метапопулациона структура.....	71
5.2.2. Бројност и дневна величина популација.....	72
5.2.3. Густина популација.....	73
5.2.4. Стопа преживљавања, дужина живота и однос полова.....	74
5.2.5. Миграција јединки (премештање и дисперзија).....	75
5.2.6. Поређење популационих параметара између истражених локалитета.....	77
5.3. Поређење параметара анализираних популација мочварног мравника у Србији са популацијама у Европи.....	81
5.4. Препоруке за мониторинг.....	83
5.5. Конзервациони статус на националном нивоу.....	84
5.6. Конзервационе мере за очување мочварног мравника.....	86
6. Закључци.....	90
7. Литература.....	92

1. Увод

Екологија је данас опште познат термин, у смислу да већина људи с лакоћом може да објасни појмове као што су „еколошки аутомобил“, „екокафа“, „еколошка акција“ или „еколошка црна тачка“. Услед велике популарности коју је екологија стекла, уврежено је мишљење да је једини задатак еколога спасавање планете од глобалног загревања или одбачених пластичних флаша.

Екологија је биолошка наука, чији је назив изведен од грчких речи *oikos* (дом) и *logos* (наука). Ово је врло широка научна област која, између осталог, проучава и односе између човека и његове околине. Па ипак, многи људи погрешно употребљавају реч екологија како би именовали неке друге научне дисциплине (пре свега заштиту животне средине) или конкретне процедуре, као што су одлагање отпада и одржавање хигијене у граду.

У свакодневном говору, префикс „еко“ означава нешто сасвим друго – синоним за одрживо, природно, нешто што не штети животној средини (тумачење речи „еколошки“ на широко коришћеном интернет претраживачу google.rs у више од 95% случајева). Због тога се намеће потреба да укратко поновимо шта је то екологија и чиме се она као наука бави.

1.1. Од екологије до конзервационе биологије

Екологију је још 1866. године дефинисао Хекел, као науку која задире у односе између животиња и њихове средине. Модерна дефиниција екологије означава је као науку која се бави проучавањем односа између живих бића и животне средине, као и узajамних односа између живих бића (PEŠIĆ и сар. 2009; PEŠIĆ 2011). Прве савремене еколошке студије појавиле су се у примењеним биолошким наукама, као што су пољопривреда, шумарство и рибарство, те су се многи правци у екологији развили управо из ових примењених природних наука (KREBS 1985). Интердисциплинарни, друштвени карактер екологије огледа се у управљању плавним подручјима, природним ресурсима, планирању градских целина, здравља људске заједнице, у економији, здравству, као и у очувању биолошке разноврсности (ЦРНОБРЊА-ИСАИЛОВИЋ 2010). Можемо рећи да екологија представља извор знања и алат, који се користи како у основним биолошким наукама, тако и у примењеним научним областима.

Посматрајући живи свет кроз призму екологије, еволуционе биологије и других биолошких наука, конзервациона биологија (као једна од најмлађих еколошких дисциплина) поставља смернице за очување генофонда, угрожених таксона, као и животних заједница

и екосистема чији су ти таксони саставни део.

1.1.1. Популациона екологија (демекологија)

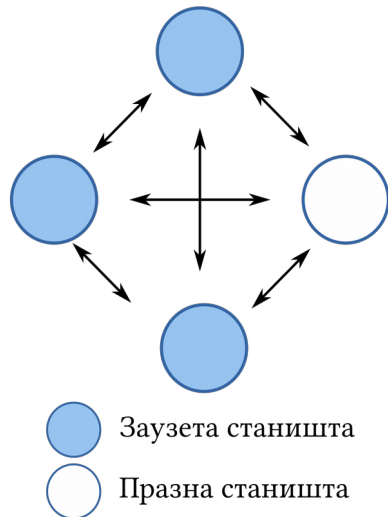
Врста представља основну таксономску категорију и полазну тачку у бројним биолошким студијама. Због тога не чуди што биолози имају много термина за описивање начина на који се јединке неке врсте групишу у природи. Најшире прихваћени термин који описује групе јединки одређене врсте јесте популација. Класична дефиниција популације подразумева групу јединки која насељава исти простор, где јединке ступају у репродуктивне односе, размножавају се и дају плодно потомство (PEŠIĆ 2011). Термини који се користе за означавање групе јединки у времену и простору укључују: скуп, агрегацију, кластер, дему, локалну популацију, субпопулацију, метапопулацију и др. (WELLS и RICHMOND 1995; BEGON и сар. 2006).

Популациона екологија (или демекологија) проучава динамику група организама исте врсте које живе скупа у времену и простору и њихове односе са окружењем, кроз упознавање популационе структуре (бројност, густина и просторни распоред јединки популације, узрасна и полна структура,...) и динамике (наталитет, морталитет, имиграција, емиграција,...). Популациона екологија је проистекла из демографских студија о густини људских популација. Један од првих закона популационе екологије је закон експоненцијалног раста популације, који је конципирао Томас Малтус (MALTHUS 1798). Тај закон је дао једноставно математичко предвиђање пораста бројности људи на планети, узимајући у обзир почетну величину популације, стопу раста и време. Модел се показао као добар у описивању краткорочних промена у бројности популације и послужио је као основа за комплексније моделе који укључују ограничавајуће факторе раста популација (нпр. ресурсе).

1.1.2. Метапопулациона екологија

Као што је истакнуто у поглављу 1.1.1, бројни процеси се могу пратити у оквиру једне популације. Међутим, еколози су увидели да појединачне популације могу бити и међусобно повезане (преглед у HANSKI 1999). Повезаност „локалних популација“ посматрана је најпре из угла еволуционе биологије, где ефективна величина локалне популације, степен миграција између локалних популација и селекција унутар њих могу да утичу на специјацију (WRIGHT 1940). Осим особина (попут густине и просторног распореда јединки) и процеса (нпр. рађање и умирање јединки), који карактеришу једну локалну популацију, постоје и процеси који се дешавају између повезаних популација (емиграције или имиграције). Осим тога, локалне популације нису сталне, већ могу изумрети или настати колонизацијом јединки које долазе из других популација исте врсте (ANDREWARTHA и BIRCH 1954).

Ову чињеницу употребио је Левинс да направи једноставан математички модел, којим је објаснио реколонизацију популација „штеточина“ на пољопривредним површинама (LEVINS 1970). Он је такву организацију први назвао метапопулацијом. Оригинални математички модел метапопулације, како га је дефинисао Левинс, подразумева постојање адекватних и неадекватних станишта врсте. Адекватна станишта су исте величине и облика, а при томе су подједнако изолована међу собом. У сваком тренутку, само један део аде-



Слика 1: Просторни приказ Левинсове метапопулације. Станишта популација су исте величине и облика, подједнако изолована између себе, нису истовремено насељена и повезана су миграцијама. Приказ преузет и измењен према Пулину (PULLIN 2002).

кватних станишта је насељен, тако да постоји динамика изумирања и поновног насељавања станишта (Слика 1). Овако дефинисан модел треба схватити као математичку апроксимацију, пошто није реално очекивати да таква метапопулација постоји у природи.

Метапопулациону теорију је даље развио Илка Хански, изучавајући, пре свега, популације црнооког шаренца, *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758), врсте дневног лептира, унутар фрагментисаних станишта у Финској (HANSKI 1999). У метапопулационом систему, локалне популације су повезане интензивним међусобним односима, пошто не могу постојати изоловано једне од других. Све локалне популације се одликују великом вероватноћом изумирања у блиској будућности, али и вероватноћом поновног успостављања од стране јединки које долазе из околних локалних популација унутар истог метапопулационог система (LEVINS 1970; HANSKI 1999). Дефиниција коју даје Хански ближе објашњава метапопулацију каква реално може да постоји у природи. Она подразумева да:

- популације насељавају станишта која су дискретно раздвојена;
- чак и највеће локалне популације поседују одређену вероватноћу изумирања;
- одређени удео повољних станишта остаје ненасељен;
- станишта не смеју бити изолована тако да онемогуће реколонизацију и
- локалне популације немају потпуно синхронизовану динамику.

Тек овако дефинисана и математички подупрta дефиниција метапопулације нашла је примену у бројним теоријским и примењеним областима биологије. Конзервациона биологија је искористила метапопулациони модел да јасније опише динамику унутар фрагментисаних станишта која настају под утицајем људи (више у поглављима 1.1.3 и 1.2).

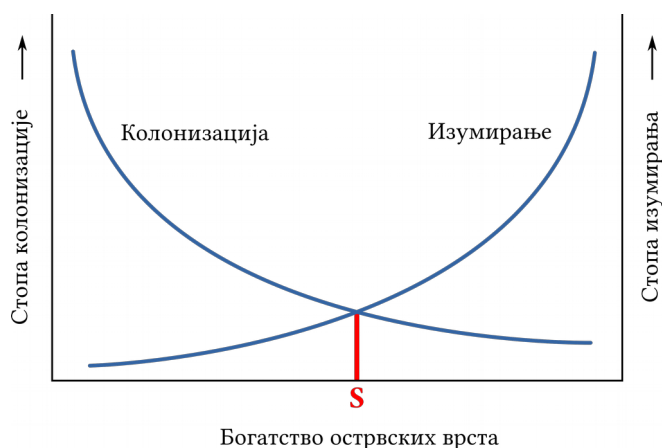
Иако су претпоставке реалније, показало се да ни метапопулације какве описује Хански није једноставно пронаћи у природи (FRONHOFER и сар. 2012). Детаљнији увид у

структуру локалних популација неке врсте нам може показати да не постоји довољна вероватноћа изумирања локалних популација и да је њихова генетичка структура униформна. У том случају обично се ради о популацији која насељава фрагментисана станишта. Уколико су локалне популације различите величине, од којих су неке довољно велике да није реално говорити о њиховом изумирању, обично се ради о континентално-острвском типу организације. Тада велике популације служе као извор за реколонизацију мањих станишта. У крајњој линији дешава се да мање локалне популације не могу постојати без прилива јединки из већих и стабилних популација, што се означава као структура „извор-увир“ (DIAS 1996).

Када се говори о развоју конзервационе биологије, морамо истаћи и утицај равнотежне теорије острвске биогеографије. Она је нешто раније установљена од метапопулационе теорије и концептирана је на сличним основама. Настала је на основу посматрања острвских заједница врста и динамика њихових локалних популација (MACARTHUR и WILSON 1967). Битна разлика је у томе што метапопулациона теорија посматра динамику популација у оквиру неке врсте (иако постоји и концепт метазаједница; видети HANSKI 1999), док острвски модел описује заједницу популација више врста. Врсте на острву могу изумрети или га поново населити, што зависи од величине острва и његове удаљености од копна са кога се очекује прилив нових јединки. Ако је „А“ површина острва, „с“ константа која одређује утицај географске варијабилности на диверзитет врста, а „z“ нагиб криве, број врста које очекујемо на острву је $S = cA^z$ (Слика 2). Острва могу бити схваћена у ширем значењу, тако да неки изоловани планински врх можемо моделирати као острво у односу на већи планински систем. На сличан начин можемо моделирати очуване фрагменте шумског станишта као острво у односу на околну пољопривредно земљиште (море). Нека од начела равнотежне теорије можемо применити уколико желимо да одредимо величину резервата природе зарад очувања одређеног броја циљних врста.

1.1.3. Конзервациона биологија

Конзервациона биологија је релативно млада наука. Прве назнаке рађања идеје о заштити живог света можемо наћи у тежњи човека за очувањем природних ресурса, која сеже још од старогрчке цивилизације (PULLIN 2002). Па ипак, идеја о потреби за очувањем других живих бића јавила се тек у 19. веку, а темељи конзервационе биологије какву данас



Слика 2: Однос између колонизације нових врста и изумирања постојећих врста на острву. У тачки пресека (S) налази се онај број врста које острво одређене величине може да подржи. Преузето и измењено према Пулину (PULLIN 2002).

познајемо изграђени су средином 20. века. Термин „конзервациона биологија“ почео је да се примењује тек осамдесетих година (SIMBERLOFF 1988; SODHI и EHRLICH 2010). Сматра се да је конзервациона биологија оформљена 1978. године на Првој међународној конференцији истраживања из конзервационе биологије у Сан Дијегу. Један од резултата конференције је и научни часопис Конзервациона биологија (енг. „Conservation Biology“), који је почео да излази 1986. године, под окриљем Друштва за конзервациону биологију. Па ипак, још много пре тога, 1969. године, изашао је први број часописа Биолошка конзервација (енг. „Biological Conservation“), који се бави сличним темама. Готово 100 година пре развоја конзервационе биологије проглашена су прва заштићена подручја и национални паркови, формирана друштва за очување животиња и донесени закони које би данас могли да подведемо под област заштите биодиверзитета (PULLIN 2002).

Уз појам конзервациона биологија развио се и појам биолошка разноврсност или биодиверзитет. Термин је настао из потребе конзервационе биологије да одреди вредност природе и квантификује њено богатство и разноврсност (PULLIN 2002). Као такав, овај појам нема стриктну дефиницију. Биодиверзитет описује укупну варијабилност живота на Земљи. Због практичности, њена вредност се најчешће изражава кроз богатство врста. Међутим биодиверзитет обухвата и богатство гена, разноврсност заједница организама, екосистема и друго.

„На уласку у нови миленијум, занимљиво је размотрићи по чему ћемо ми, неколико генерација касније Homo sapiens која је прешла овај тренућак у времену, остати ујамћени. Кладим се да то неће бити Хладни рат између Истока и Запада, ујон и јад комунизма, нићи разни ратови на Блиском Истоку и терористички напад; нићи повећање животног стандарда или искорењивање широко распрострањене глади. Све то представља тек наставак нормалних историјских догађаја. Вероватно ћемо бити слављени зато што смо послали првог човека на Месец или по рачунарско/информатичкој револуцији, али ћемо сигурно бити осуђени због председавања уништењем станишта огромних размера и масовног изумирања врста на Земљи. Ово последње је злочин наше генерације, за који нам будуће генерације никада неће опростити. Он се дешава сада, концентрисан у свега неколико деценија и уништава оно што су милијарде година еволуције створиле.“

Ендрју Пулин (PULLIN 2002)

Циљ конзервационе биологије је да опише, објасни, промовише, заштити и очува биодиверзитет (PULLIN 2002; SODHI и EHRLICH 2010). Конзервациона биологија се од осталих наука одваја управо по циљу, а не по предмету истраживања или научној методологији. Као таква, конзервациона биологија је мешавина бројних друштвених и природних наука, и она тежи да „заустави или поправи непобитну, масовну штету која је нанета екосисте-

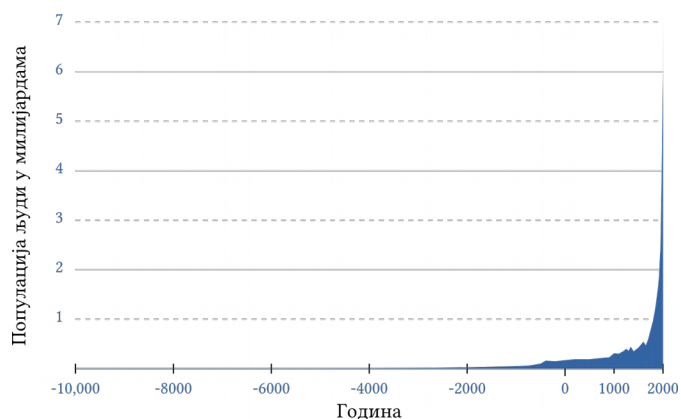
мима, врстама и односима између човека и животне средине“ (HARCOURT и EHRENFELD 1992).

Можемо рећи да је сваки од кључних тренутака у развоју људске цивилизације имао погубне последице по биодиверзитет: употреба ватре, припитомљавање животиња, развој земљорадње или индустријска револуција (PULLIN 2002). У периоду индустријске револуције било је раширено схватање да су ресурси дати човеку на безгранично коришћење. Уз развој прљаве технологије и сагоревање фосилних горива, ово је вероватно био најпогубнији период за биодиверзитет. При томе, треба имати на уму да су се све

значајне промене десиле тек у последњих 10-12 хиљада година, што је изузетно мало ако се упореди са неколико милијарди година развоја живог света. За ово време дошло је и до експоненцијалног пораста броја људи на планети, на рачун смелог трошења природе (Слика 3). Епилог тога је да људи сада троше више него што наша планета може да произведе. Током 2012. године потрошено је толико ресурса колико би за годину дана могла да произведе једна ипо Земља (WWF 2016). Глобални индекс живе планете, који се базира на 14.152 популације кичмењака (3.706 врста) широм света, показао је пад бројности густине популација у 58% случајева између 1970. и 2012. године (WWF 2016).

Данас је као највећи фактор угрожавања биодиверзитета истакнуто директно уништавање станишта или смањивање квалитета преосталих станишта. Поред тога, значајно је истаћи и ефекте прекомерног коришћења врста, загађења, насељавања инвазивних врста и ширења болести, негативне последице пораста људске популације и климатских промена (PULLIN 2002; WWF 2016). Једна од најутицајнијих књига која говори о загађењу глобалних размера је „Тихо пролеће“ од Рејчел Карсон (CARSON 1962). Она је, радећи за америчку владу и као марински биолог, имала увид у штету коју човек наноси живом свету, о чему је објавила неколико новинских чланака и научно-популарних књига. „Тихо пролеће“ говори о масовној употреби пестицида у пољопривредној производњи. Захваљујући овој књизи, инсектицид под називом ДДТ је сада забрањен за употребу на глобалном нивоу. Она је пробудила пажњу научника и шире јавности, утицала је на формирање бројних грађанских покрета, отварање нових владиних организација за заштиту животне средине и доношење других важних политичких одлука. Увидом у негативне последице које је човек нанео природи током Првог и Другог светског рата, ова књига је била један од окидача развоја свести о потреби за заштитом животне средине.

Велики значај за напредак популационе екологије, али и конзервационе биологије,



Слика 3: Графикон који приказује пораст људске популације у последњих 12.000 година. Преузето и измењено према графикону са Википедије, аутора El T.

имао је развој математичких модела који популације врста разматрају динамички и придају значај међусобној повезаности локалних популација (HANSKI и сар. 2000; BAGUETTE 2003). Може се сматрати да је конзервациона биологија, каква је данас позната, конципирана онда када су научници схватили да проучавање аутекологије (екологије индивидуалних организама) и очување станишта нису довољни предуслови за очување циљне врсте (SIMBERLOFF 1988). Развој теорије острвске биогеографије, метапопулационе теорије, анализа вијабилности популација и схватање значаја познавања генетичке структуре и структурираности популација (јачина утицаја генетичког дрифта, степен инбридинга, стопа протока гена и генетичка структурираност популација у оквиру врсте) постали су темељи развоја конзервационе биологије (SIMBERLOFF 1988).

Од Левинсове дефиниције метапопулације до практичне примене метапопулационе екологије у конзервационој биологији протекло је двадесетак година (HANSKI 1999). За конзервациону биологију је од посебног значаја била идеја да локалне популације врсте могу изумрети у неком будућем периоду, али се и поново успоставити путем јединки које имигрирају из других локалних популација. Она је омогућила биолозима да опишу динамику популација угрожених врста које живе унутар фрагментисаних станишта каква формира човек својим деловањем. У одређеном броју случајева, метапопулациона теорија је успела да објасни зашто долази до изумирања врсте, чак иако су станишта појединачних локалних популација очувана.

1.2. Кратак историјат заштите дневних лептира

Због своје лепоте са једне стране и безопасности по људе са друге, дневни лептири су одувек привлачили нашу пажњу. Вероватно први очувани цртежи дневних лептира потичу још из времена старог Египта (Слика 4), кинеске цивилизације и древних Астека (ЈАКШИЋ 1997; FOOTITT и ADLER 2009). Лептири имају веома упадљиво место у уметности, религији и митологији, али се често могу наћи на свакодневним употребним предметима и накитима (FOOTITT и ADLER 2009). Они су међу најцењенијим инсектима у свету колекционарства, а последњих година прерастају у својеврстан симбол здравља и богатства природних екосистема



Слика 4: Египатски приказ лова на папирусу са мотивом дневног лептира (*Danaus chrysippus missippus*). Видети објашњење које даје Јакшић (1997). Преузето са Википедије, аутор фотографије Отворени универзитет (www.open.ac.uk).

(NEW 2014). Пошто су добро документовани, пријемчиви широј јавности и лако распозна- тљиви, дневни лептири се увелико користе као својеврсни амбасадори заштите станишта и биодиверзитета у целини.

Кратак и инспиративан историјат заштите лептира дао је Мартин Варен (WARREN 2016) на четвртој међународној конференцији под називом „Будућност за дневне лептире у Европи“, одржаној у пролеће 2016. године у Холандији. Преглед који следи ће се, у вели- кој мери, заснивати на његовом излагању. На самом почетку, ваља истаћи и релативно дуг историјат поменутих конференције, која је по први пут одржана 1989. године.

Као што је већ напоменуто (поглавље 1.1.3), период након великих ратова био је кљу- чан за развој свести о потреби за заштитом животне средине, а књига „Тихо пролеће“ од- играла је значајну улогу у подстицању бројних истраживања из конзервационе биологије (CARSON 1962). У то време развијала се и идеја о потреби за заштитом дневних лептира, и то најпре у Великој Британији, где је 1968. године формирано удружење под називом „British Butterfly Conservation Society“.

Иако се одувек сматрало да на смањење бројности лептира утиче мноштво фактора, као један од кључних истицан је негативан притисак од стране колекционара. Међутим, ово се показало као заблуда, а већ прве студије током шездесетих година прошлог века су указале да је квалитет станишта најбитнији параметар који утиче на преживљавање одре- ђене врсте лептира (DUFFEY 1968; DEMPSTER и сар. 1976). У то време је интересантно и рево- луционарно запажање било да начин управљања стаништем од стране човека има огро- ман ефекат на преживљавање лептира (THOMAS 1974, 1995). Убрзо се показало да су и разлике у микростаништу од кључног значаја. Примера ради, разлика у висини зељасте вегетације од 1 cm и 8 cm, на истом локалитету може да узрокује разлику у температури од чак 7°C (THOMAS 1983). Ова разлика има посебно значајан ефекат на ларвене ступњеве лептира који се развијају се у зељастој вегетацији и који су мање покретни у односу на одрасле лептире. На промену микростаништа могу да утичу и други фактори. Пораст просечне температуре, услед глобалног загревања, може да услови ранији развој вегетаци- је током пролећних месеци. Тај ефекат додатно је увећан депоновањем велике количине азота у земљишту, чиме се поспешује бујање вегетације. Иако макроклима постаје све топлија, микроклима на стаништима са бујном и раније развијеном вегетацијом постаје хладнија. То има снажан негативни ефекат на оне врсте дневних лептира које презимља- вају у облику јаја или гусеница. Њихов развој се дешава управо у пролећним месецима и захтева велику количину топлоте, због чега је у Холандији процењен пад бројности популација лептира који презимљавају као јаја или гусенице од 63% за свега 13 година (WALLISDEVRIES и VAN SWAAY 2006).

У Европи су, услед вековног утицаја човека, највећи делови станишта лептира фраг- ментисани и сведени на мале, изоловане површине, које често нису погодне за дугорочни опстанак дневних лептира. Пољопривреда је препозната као кључна активност која угро- жава лептире, било интензификацијом производње или напуштањем пољопривредних

површина. На овај начин се лако доступна, низијска станишта претварају у огромне пољопривредне парцеле, док се неприступачне ливаде и пашњаци напуштају, па травнати екосистеми прерастају у шуме (VAN SWAAY и сар. 2010a). Развој метапопулационе теорије нам је омогућио да схватимо како дневни лептири опстају унутар тако насталих станишта (HANSKI 1999; HANSKI и сар. 2000; NOWICKI и сар. 2007).

Додатни фактор ризика за биодиверзитет, па и за дневне лептире, је све евидентнија глобална промена климе, која се обично мери ефектом глобалног загревања планете (SETTELE и сар. 2008). Према најбољем сценарију, који описује климатске промене на нивоу Европе, чак 51% укупног броја врста дневних лептира ће изгубити половину свог ареала до 2080. године. Најнеповољнији сценарио предвиђа да ће чак 94% врста остати без половине ареала, а уз то се процењује да једна четвртина од свих европских врста може изгубити чак 95% свог распрострањења.

Огроман корак ка глобалној заштити европских дневних лептира представљало је покретање програма за мониторинг (дугорочно праћење стања популација дневних лептира). Програм је покренут седамдесетих година прошлог века, и то најпре у Британији, а затим у Холандији, Швајцарској и остатку Европе. Данас се мониторинг спроводи у више од 20 држава Европе, под окриљем кровне организације „Butterfly Conservation Europe“. Прикупљање података се заснива на примени стандардне научне методе трансекта за дневне лептире, коју може да спроведе готово свако у својој околини (POLLARD 1977; VAN SWAAY и сар. 2012). Због тога је у мониторинг често укључено и неколико десетина хиљада људи, чиме се добијају квалитетни подаци о стању ове групе животиња.

Подаци добијени из оваквих програма увелико се користе за процене угрожености дневних лептира у Европи (VAN SWAAY и WARREN 1999; VAN SWAAY и сар. 2010a) и планирање адекватних мера за њихову заштиту (VAN SWAAY и сар. 2010b). У поређењу са птицама (54%) и биљкама (28%), процењује се да је пад бројности дневних лептира у Великој Британији, током последњих неколико деценија 20. века, већи и износи чак 71% (THOMAS и сар. 2004). Према најновијим подацима, око 20% европских лептира је безмало угрожено или угрожено, а изгледа да је ситуација нешто неповољнија у источној Европи, где је већи број таксона сврстан међу угрожене. Да ситуација буде гора, у источној Европи се највећи пад бројности популација тек очекује, сходно предвиђеној модернизацији пољопривреде и напуштању традиционалног живота на селу (VAN SWAAY и сар. 2010a; SUTCLIFFE и сар. 2015). Насупрот томе, у западној Европи се већ десио највећи пад бројности, па су популације преосталих врста релативно стабилне, а улажу се и додатне мере у њихово очување (VAN SWAAY и сар. 2010a).

Да би се сачувао диверзитет лептира, постојећа знања су преточена у мере за управљање стаништима (VAN SWAAY и сар. 2010b). Генералне препоруке се могу сажети у седам кратких црта:

- Управљање стаништима треба вршити на нивоу читавог подручја.
- Потребно је одржати испашу стоке како би сачували отворена, травната станишта.
- Стаништима треба управљати тако да задрже разноврсност.
- Потребно је избегавати једнолично управљање (нпр. уједначено кошење) станишта.
- Мозаичност станишта је од кључног значаја.
- Управљање шумом је често кључни фактор.
- Мониторинг стања лептира је од суштинског значаја.

Уз доношење конкретних мера за очување дневних лептира, јавила се и потреба да се те мере и практично примене. То је делимично остварено кроз проглашење подручја од значаја за очување дневних лептира на нивоу Европе (енг. Prime Butterfly Areas) (VAN SWAAAY и WARREN 2003, 2006). Иако одабрана подручја проглашавањем нису стекла законску основу за заштиту лептира, обично је то полазна тачка код доношења важних политичких одлука и других обавезујућих докумената на европском или националном нивоу. Кроз укључење неколико врста у Емералд мрежу, која је део Конвенције о заштити европских дивљих врста и природних станишта (COUNCIL OF EUROPE 1979), постављен је оквир којим се државе потписнице конвенције обавезују да ће штитити циљне врсте и станишта. Законски оквир у Европској Унији је још стриктнији. Он предвиђа проглашење Натура 2000 подручја зарад очувања циљних врста наведених у Прилогу II Директиве о стаништима (EUROPEAN COMMISSION 1992). Будућност врста и станишта из Прилога ове директиве је законски регулисана, па је свака држава чланица Европске Уније у обавези да организује мониторинг и да на основу њега изради шестогодишњи извештај који се предаје Европској Комисији. Обезбеђена су одређена средства финансирања, а уколико држава или појединци нанесу одређену штету предвиђене су и адекватне санкције (POROVIĆ и сар. 2014a).

Модерне шеме за развој пољопривреде обично подразумевају подршку међународне, државне или локалне управе кроз давање одређених субвенција. Главнина ових субвенција даје се за повећање производње, па наносе велике штете дневним лептирима и биодиверзитету у целини. Тек последњих година развија се свест о потреби за одрживом пољопривредом, промоцијом традиционалног начина живота, традиционалне пољопривредне производње и подстицајним мерама које позитивно утичу на биодиверзитет. На нивоу Европске Уније сада постоје системи финансирања за подршку произвођачима који поштују одређене мере одрживе пољопривреде. Примера ради, примењује се систем субвенција унутар Натура 2000 подручја, а недавно је покренута и подршка за одрживо сточарство (енг. „High Nature Value Farming“).

Законска заштита лептира у Србији започела је 1993. године стављањем на снагу Уредбе о заштити природних реткости (Службени гласник РС, број: 50/1993 и 93/1993).

Касније је списак од неколико врста дневних лептира проширен, тако да се у Прилогу I Правилника о проглашењу и заштити строго заштићених и заштићених дивљих врста биљака, животиња и гљива (Службени гласник РС, број: 5/2010 и 47/2011) наводи 51 строго заштићена врста дневних лептира. Поред законске заштите, у Србији постоји Црвена књига дневних лептира (ЈАКШИЋ 2003), као и списак одабраних подручја за заштиту (ЈАКШИЋ 2008). Међутим, од писања Црвене књиге протекло је више од десет година, при чему су промењени и IUCN критеријуми за оцену статуса угрожености таксона, па је неопходно што пре направити ревизију. То је посебно значајно ако се зна да се нови критеријуми заснивају на објективнијој оцени вероватноће изумирања (IUCN STANDARDS AND PETITIONS SUBCOMMITTEE 2016), да је у Србији у међувремену откривено десетак нових врста (преглед у: РОРОВИЋ и сар. 2014b), прикупљено стотине хиљада нових фаунистичких налаза (МИЉЕВИЋ и ПОПОВИЋ 2014) и започет пројекат мониторинга дневних лептира (ПОПОВИЋ и ЖИВАНОВИЋ 2016).

1.3. Историјат заштите мравника у Европи

Интересовање за лептире мравнике (род *Phengaris*) започело је упоредо са њиховим изумирањем у великом делу западне Европе, али је кључни догађај за то био нестанак пегавог мравника, *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758), у Великој Британији. Иако Британија још од средине прошлог века улаже значајна финансијска средства и огроман напор за очување преосталих станишта пегавог мравника, последња популација овог лептира је изумрла након великих суша 1975/76. године (ELMES и THOMAS 1992). Истраживања која је предводио Цереми Томас показала су да је свака врста мравника повезана биотичким интеракцијама са одређеном врстом мрава из рода *Myrmica*. Уместо да побољшају квалитет станишта, стриктне конзервационе мере које су спровођене у Британији имале су контра-ефекат. Довеле су до убрзаног зарастања станишта, што је негативно утицало на опстанак мрава и изумирања пегавог мравника. Зарастању станишта додатно је допринела смањена испаша оваца, као и вирус миксоматозе, који је редуковао популацију зечева у Британији (ELMES и THOMAS 1992; THOMAS 1995). Упоредо са смањивањем популација пегавог мравника, и након његовог изумирања у Великој Британији, прикупљено је обиље података о екологији мравника. То је омогућило да се ревитализују станишта, обави успешна реинтродукција пегавог мравника 1983. године и обезбеде мере за његову дугорочну заштиту (THOMAS 1995; THOMAS и сар. 2009).

Слична ситуација је задесила и остале земље западне Европе. Популације мочварног мравника (*P. teleius*), тамног мравника (*P. nausithous*) и њихових мрава домаћина доживеле су драстичан пад бројности у Холандији. Очигледни разлози пронађени су у прекомерној пољопривредној производњи и неодговарајућим режимима кошења влажних ливада унутар заштићених природних добара. Лептири су коначно изумрли почетком седамдесетих година, када је и последње познато станиште претворено у простор за камповање (WYNHOFF 2001). Слично као и у Британији, обе врсте су потом реинтродуковане у резерват Мер-

путен (WYNHOFF 1998a, 2001). *Phengaris teleius* се и данас може видети унутар овог резервата, а однедавно се, уз финансијску подршку Лајф фонда Европске Уније (LIFE11 NAT / NL / 000770), спроводи програм ревитализације око 250 хектара влажних ливада (WYNHOFF и сар. 2016). Иако је *P. nausithous* поново изумро на месту реинтродукције, нова популација је природно успостављена на граници са Немачком (JANSEN и сар. 2012).

Од посебног значаја за разумевање биологије мравника био је пројекат МасМан (2002-2006), где су се окупили водећи европски лепидоптеролози, на челу са Јожефом Сетелеом. Круна пројекта била је научна конференција и публикација о биологији, екологији и заштити мравника, у којој су сумирани подаци из читаве Европе (SETTELE и сар. 2005). Осим што је пројектом обједињено сво дотадашње знање о мравницима, започето је и неколико студија у слабије истраженим подручјима Европе.

Почетак 21. века донео је нове резултате бројних истраживања о мравницима. Захваљујући студијама на молекуларном нивоу, еволуциони односи између различитих таксона су сада много боље изучени (ALS и сар. 2004; FRIC и сар. 2007). Откривени су и разјашњени узајамни односи између мрава домаћина и лептира мравника. Истраживања хемијског састава кутикуле показала су невероватну сличност између угљоводоника мрава домаћина и гусеница мравника, које омогућавају гусеницама да се несметано интегришу у мравље друштво (NASH и сар. 2008). Поред тога, описани су и акустични сигнали којима се гусенице и лутке лептира служе приликом усвајања од стране мрава домаћина и током боравка у мравињаку (BARBERO и сар. 2009a, 2009b). Најзанимљивије је откриће да звук који производе гусенице и лутке линцуриног мравника, *Phengaris rebeli* (Hirschke, 1904), највише наликује звуку краљице мравињака врсте *Myrmica schencki* Emery, 1895. Данас су врсте мрава које представљају домаћине лептирима из рода *Phengaris* познате у скоро целој Европи. Сада је јасно да једна врста лептира мравника није стриктно везана само за једну врсту мрава, већ се различите врсте мрава домаћина смењују дуж ареала лептира (WITEK и сар. 2010).

Научни радови из области популационе екологије мравника имају посебан значај за њихово очување. Иако су студије рађене готово свуда у Европи, највећу пажњу популационој екологији посветио је Пјотр Новицки у Пољској. Он је објавио бројне студије користећи мравнике као модел организме (NOWICKI и сар. 2005a, 2007, 2009, 2014). Дobar део сазнања о потребама ових лептира добијен је применом компјутерских модела (HOCHBERG и сар. 1992, 1994; THOMAS и сар. 1997; ROMO и сар. 2015). Практичним експериментима на терену тестирани су утицаји различитих начина одржавања станишта на популације мравника. Као резултат добијени су примењиви савети, који могу послужити управљачима заштићених природних добара и који се редовно примењују широм Европе (JOHST и сар. 2006; GRILL и сар. 2008; KÖRÖSI и сар. 2014).

Због комплексног животног циклуса и статуса угрожености, мравници су данас постали својеврсна икона заштите инсеката у Европи (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; THOMAS и SETTELE 2004). Од посебног су значаја *P. teleius* и *P. nausithous*, који су увршћени у Прилоге 2

и 4 Директиве о стаништима (Европска Комисија, 92/43/ЕЕС), због чега их можемо сматрати веома значајним врстама за заштиту на подручју Европске Уније. Са друге стране, у Србији је мочварни мравник (*P. teleius*) први пут забележен тек 2012. године и то на неколико станишта у околини Суботице. Врста је одмах оцењена као угрожена, а управљачу заштићених природних добара су предложене мере за њено очување (POPOVIĆ и сар. 2014с).

У оквиру ове докторске дисертације представљена су прва истраживања распрострањења мочварног мравника у Србији и његове популационе екологије.

Треба напоменути да Црвена листа Међународне уније за заштиту природе и природних ресурса наводи присуство мочварног мравника на подручју Србије и Црне Горе (WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE 1996). Међутим, у касније ревидираној, регионалној Црвеној листи на нивоу Европе, ова врста није наведена у фауни Србије (VAN SWAAAY и сар. 2010с). С друге стране, на глобалној Црвеној листи изостављено је присуство мочварног мравника подручју Словеније (WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE 1996), где је овај лептир одавно познат и представља нешто чешћу врсту (VEROVNIK и сар. 2012). Због тога можемо претпоставити да је до забуне дошло навођењем присуства мочварног мравника за фауну некадашње СФР Југославије, коју су чиниле данашње државе: Словенија, Хрватска, Босна и Херцеговина, Србија, Црна Гора и Македонија. У тренутку израде глобалне црвене листе СФР Југославију је наследила СР Југославија, коју су чиниле само Србија и Црна Гора.

2. Циљеви истраживања

Иако је стављен међу врсте којима се придаје посебан значај у конзервационој биологији, мочварни мравник (*Phengaris teleius*) је тек недавно (2012. године) откривен на подручју Србије, у околини Суботице. Због тога је било неопходно прикупити податке о његовом распрострањењу, квалитету преосталих станишта, екологији локалних популација и факторима који могу да утичу на опстанак врсте. У складу са тим су постављени и главни циљеви ове докторске дисертације:

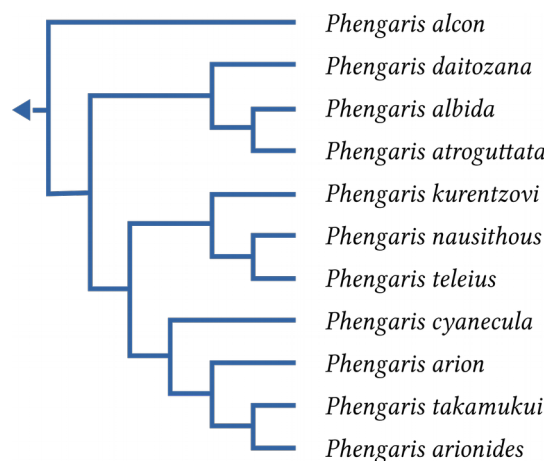
- Утврђивање распрострањења мочварног мравника у северној Србији, картирање станишта и анализа квалитета станишта;
- сагледавање популационе динамике, популационе организације и могуће мета-популационе структуре мочварног мравника у северној Србији путем:
 - процене бројности одраслих јединки преко дневних величина и густина локалних популација,
 - одређивања популационих параметара (стопе преживљавања, дужине живота и односа полова у адултном делу популације),
 - одређивања параметара дисперзије (стопе миграције између локалних популација и стопа изолованости локалних популација) и
 - упоређивања популационих параметара између истражених локалитета у северној Србији;
- упоређивање параметара анализираних популација мочварног мравника у Србији и популација у Европи;
- постављање основе за мониторинг локалних популација мочварног мравника;
- одређивање конзервационог статуса врсте на националном нивоу; и
- предлагање конзервационих мера за очување врсте.

3. Материјал и методе

3.1. Објекат истраживања

3.1.1. Систематска припадност

Било да се ради о броју таксона или еколошким функцијама које обављају, инсекти представљају најразноврснију групу организама на планети (FOOTITT и ADLER 2009; SCHOWALTER 2011). Међу инсектима, лептири представљају једну од најбројнијих група, унутар које још увек има много непознатих филогенетских односа (NEW 2014). Постоји чак и више различитих схватања о систематској припадности дневних лептира, који се сматрају најбоље проученом групом инсеката (NEW 2014). За потребе овог рада, преузели смо мишљење да дневни лептири припадају надфамилији Papilionoidea, са шест засебних фамилија (KARSHOLT и VAN NIEUKERKEN 2013). По тој класификацији, род *Phengaris* Doherty, 1891 припада фамилији Lycaenidae (плавци) и потфамилији Polyommatinae. Сви европски представници рода *Phengaris* су до недавно били познати науци као засебан род, *Maculinea*. Новијим истраживањима филогенетских односа доказана је блиска сродност врста из наведених родова, при чему је назив *Maculinea* постао млађи синоним (FRIC и сар. 2007, 2010). Филогенетски односи између врста рода *Phengaris* приказани су на Слици 5.



Слика 5: Кладограм који показује сродничке односе између врста из рода *Phengaris*. Преузето и измењено са странице „The Tree of Life Web Project“ (BROWER 2008).

Систематска припадност мочварног мравника: царство Animalia → тип Arthropoda → класа Insecta → ред Lepidoptera → надфамилија Papilionoidea → фамилија Lycaenidae → потфамилија Polyommatinae → трибус Polyommadini → род *Phengaris* → *Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)

У овом раду, народни назив рода *Phengaris* преведен је као „мравници“, а назив врсте *Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779) као „мочварни мравник“, у складу са називима који су дати у бази података „Алцифрон“ (МИЉЕВИЋ и ПОПОВИЋ 2014). Треба напоменути да код нас постоји неколико верзија списка народних назива дневних лептира (JAKŠIĆ и ĐURIĆ

2008; PEROVIĆ и ĐURIĆ 2011; JAKŠIĆ и сар. 2013; МИЉЕВИЋ и ПОПОВИЋ 2014). Јакшић и сарадници (JAKŠIĆ и сар. 2013) као српско име рода *Phengaris* наводе „пегавци“, а врсту *P. teleius* именују „мочварни пегавец“. На простору некадашње Социјалистичке Федеративне Републике Југославије ова врста је забележена у Словенији као „strašničin mravljišćar“ (VEROVNIK и сар. 2012) и у Хрватској као „veliki livadni plavac“ (ŠAŠIĆ и МИНОСИ 2011).

3.1.2. Изглед мочварног мравника

Представнике потфамилије *Polyommata* карактеришу релативно равни врхови антена, мала до средње велика крила, металик плаве, некада браон, а ретко наранџасте боје. Они могу поседовати „репиће“ на задњим крилима и обично имају добро изражене тачке са доње стране крила (LAFRANCHIS 2004). Лептири из рода *Phengaris* се одликују релативно уједначеном величином постдискалних тачака са доње стране предњих крила, где су такође изражене субмаргиналне тачке, док репићи увек одсуствују (LAFRANCHIS 2004).

Мочварни мравник (*Phengaris teleius*) се лако може распознати од осталих врста из рода *Phengaris* по изгледу горње стране крила (Слика 6). Основна боја крила је плава и упадљиво је светлија у поређењу са другим европским мравницима. Са дорзалне стране крила, у постдискалном региону, су јасно изражене црне тачке, које су нешто мање и равномерније распоређене у односу на тачке код пегавог мравника. Ивица дорзалне стране крила је јасно оивичена црном бојом, која је шира код женки. Женке су генерално тамније од мужјака. Постдискалне тачке са вентралне стране крила су у пољу s2 подједнако удаљене од најближе субмаргиналне и од дискоидалне тачке (LAFRANCHIS 2004; TOLMAN и LEWINGTON 2008).



Слика 6: Изглед мочварног мравника (*Phengaris teleius*). На фотографија је дорзални (лево) и вентрални (десно) приказ мужјака (горе) и женке (доле). Аутор: Милош Поповић.

3.1.3. Распрострањеност мочварног мравника

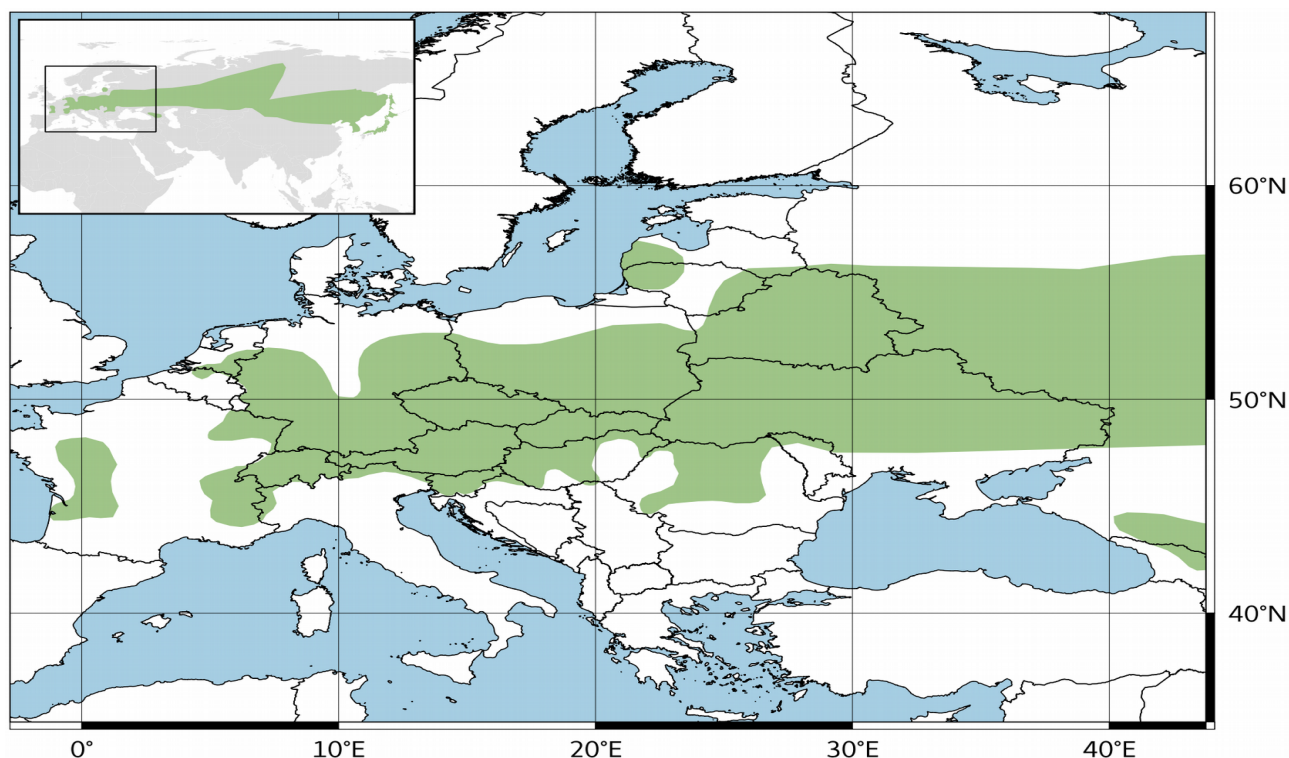
Европу насељавају четири представника рода *Phengaris*: линцурин мравник – *P. alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) са своје две подврсте (*P. a. alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) и *P. a. rebeli* (Hirschke, 1904)), пегави мравник – *P. arion* (Linnaeus, 1758), мочварни мравник – *P. teleius* (Bergsträsser, 1779) и тамни мравник – *P. nausithous* (Bergsträsser, 1779) (LAFRANCHIS 2004; TOLMAN и LEWINGTON 2008; TSHIKOLOVETS 2011). Треба напоменути да је *P. rebeli* до недавно сматран засебном врстом, али је сада припојен врсти *P. alcon*, пошто се показало да су разлике између ових таксона вероватно само еколошке (ALS и сар. 2004; FRIC и сар. 2007).

Мочварни мравник (*P. teleius*) се среће од Пиринеја, преко Централне Европе, Урала, већег дела средишње Азије, све до Јапана (WYNHOFF 1998b). Европски део ареала се протеже од Француске и Холандије на западу, затим иде преко Швајцарске, јужног и централног дела Немачке, северног дела Италије, Чешке, Словачке, Лихтенштајна, Аустрије, Словеније, јужне Пољске, већег дела Мађарске, крајњег севера Хрватске и Србије, па све до Румуније, Литваније, Летоније, Белорусије, Украјине и Русије на истоку (Слика 8).



Слика 7: Фотографија првог забележеног мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Србији, Селевењска пуста, 5.8.2012. године. Аутор: Милош Поповић.

Србију настањују три врсте лептира мравника: *Phengaris arion*, *P. alcon* и *P. teleius*, при чему су заступљене обе подврсте линцуриног мравника – *P. a. alcon* и *P. a. rebeli* (МИЉЕВИЋ и ПОПОВИЋ 2014). Мочварни мравник је у Србији пронађен тек 2012. године (РОГОВИЋ и сар. 2014с), након чега је започело прикупљање података за израду ове докторске дисертације (Слика 7, поглавље 5.1). У нашој земљи је ова врста лептира пронађена искључиво у непосредној околини Суботице и то већином унутар заштићених природних добара (видети детаљан преглед локалитета у поглављу 3.2).



Слика 8: Распрострањеност мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Европи. Мапа је преузета са Википедије (аутор M kutera) и измењена према новијим публикацијама (ТШНКОЛОВЕЦ 2011; ПОРОВИЋ и ШАШИЋ 2016).

3.1.4. Станиште мочварног мравника

Као што се може наслутити из назива „мочварни мравник“, *Phengaris teleius* насељава влажна и мочварна станишта. Обично су то влажне ливаде низијских подруја, на којима се развија јарчија трава (*Sanguisorba officinalis* L.) (Слика 9). Ову биљку користе гусенице мочварног мравника, хранећи се њеним цветовима (ТНОМАС 1984). Иако се налазе под водом током већег дела године, карактеристично је да ливаде најчешће пресушују током летњих месеци (ВУННОФФ 2001). У осталим деловима Европе, мочварни мравник често живи у синтопији са тамним мравником, *Phengaris nausithous* (Bergsträsser, 1779), док у Србији то није случај (ПОРОВИЋ и сар. 2016).



Слика 9: Изглед типичног станишта мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Србији. Аутор: Милош Поповић.

Станишта у Панонском басену најчешће припадају свезама *Molinion coeruleae* и *Deschampsion caespitosae* (ВАРГА-СИПОС и ВАРГА 2005). Поред типичних едификаторских врста, овде се често срећу и друге доминантне биљне врсте, као што су *Alopecurus pratensis*,

Festuca pratensis, *Carex* spp. (VARGA-SIPOS и VARGA 2005) и *Phragmites australis* (POPOVIĆ и сар. 2014c). Најчешћа станишта у западном делу Европе представљају свезе типа *Molinion* и заједнице свезе *Arrhenatherion* које се развијају на нешто влажнијим стаништима (WYNHOFF 2001). Поред тога, лептире је могуће наћи у оквиру свеза *Phragmition*, *Calthion* и *Filipndulion* (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; WYNHOFF 2001). Треба имати на уму да присуство биљке хранитељке (*S. officinalis*), пре него тип биљне заједнице, одређује погодност станишта за мочварног и тамног мравника (BINZENHÖFER и SETTELE 2000). Поред тога, присуство мрава се сматра кључним фактором који одређује присуство лептира из рода *Phengaris* (поглавље 3.1.6).

На основу екологије мочварног мравника, Ирма Винхоф је претпоставила да су изворна станишта ове врсте лептира била у грубој, прелазној вегетацији (енг. „rough vegetation“) између речних и шумских екосистема (WYNHOFF 2001). Популациона организација врсте је од почетка холоцена (пре око 10.000 година) вероватно била у виду метапопулација, у којима су локалне популације формиране на отвореним стаништима или унутар шуме на повремено насталим чистинама. Ситуација је нагло промењена сечом шума пре 5.000 година, што је створило бројна отворена станишта и велике површине под екстензивним пашњацима. Овај период је погодовао већини врста дневних лептира, све до шездесетих година 20. века, када је дошло до процвата пољопривреде, пре свега земљорадње, што је имало негативан ефекат на све врсте лептира.

3.1.5. Утицај абиотичких фактора

Литературни подаци о утицају абиотичких фактора на популације мочварног мравника су мањег обима од радова који разматрају комплексне биотичке интеракције између ових лептира, биљке хранитељке и мрава домаћина (поглавље 3.1.6). Зна се да је најповољнија температура за развој адулта од 19,5 до 21°C (NOWICKI и сар. 2009), али су забележене температуре од око 17°C (JANSEN и сар. 2012, на стаништима тамног мравника) до 24,1°C (NOWICKI и сар. 2005a). Иако земљиште има значајан утицај на формирање мочварних биљних заједница, није пронађена директна зависности између влажности тла и бројности јединки мочварног мравника (BATÁRY и сар. 2007). Бројност јединки није корелисана ни са тренутном температуром ваздуха, а варирања у температури су релативно уједначена дуж читавог станишта које мочварни мравник насељава (BATÁRY и сар. 2009). Такође, брзина ветра нема утицај на бројност јединки, док је влажност ваздуха показала извесну негативну корелацију (BATÁRY и сар. 2009).

Недавно је доказано да су популације мравника који настајују влажне ливаде отпорне на повремена плавлјења (KAJZER-BONK и сар. 2013) и на пожаре који понекад захваћају њихова станишта (NOWICKI и сар. 2015). Претпоставља се да је оваква адаптација на природне катастрофе имала велики ефекат на преживљавање метапопулација лептира у недавној прошлости. Пре изградње мреже канала за регулисање водног режима, плавлјење замочварених терена је вероватно било учесталије. Такође, станишта су делом одржавана

паљењем травнате вегетације, што се данас ретко дешава у Западној Европи.

3.1.6. Утицај биотичких фактора

Мочварни мравник је монофагна врста, при чему се његове гусенице хране искључиво јарчијом травом (*Sanguisorba officinalis*). Мравници не наносе велику штету биљкама пошто гусенице, хранећи се цветовима биљке, добијају само 1-2% своје коначне биомасе. Познато је и да су популације биљке хранитељке пегавог и линцуриног мравника остајале стабилне на свим истраженим стаништима и током различитих година истраживања (THOMAS и сар. 1998). Јарчија трава представља и значајан ресурс за одрасле лептире, који се хране њеним нектаром (THOMAS 1984; WYNHOFF 2001). Уска специјализација мочварног мравника за исхрану и размножавање у близини јарчије траве види се и у понашању одраслих лептира. Они за исхрану бирају искључиво биљке црвене или плаве боје цветова, а приликом мировања обично бораве на округлим предметима (THOMAS 1984; BINZENHÖFER и SETTELE 2000; ПОПОВИЋ и ГОЛУБОВИЋ, неobjављени подаци). Управо ова боја и облик подсећају на округле, тамно-црвене цвасте јарчије траве.

За све припаднике рода *Phengaris* карактеристична је облигатна мирмекофилија у коју ступају гусенице лептира и мрави из рода *Myrmica* (кратак историјат истраживања је дат у поглављу 1.3). Као што је већ наведено, почетни стадијуми развоја гусенице су фитофагни, али је за окончање њиховог животног циклуса неопходно да доспеју у мравињак, где настављају да се хране на рачун мрављег друштва. Еколошки односи мрва и лептира мравника могу бити разноврсни (ALS и сар. 2004). Први тип односа је означен као „предаторски“, типичан је за врсте *P. teleius*, *P. nausithous* и *P. arion*, и у њему се гусенице лептира хране директно мрављим породом. Други тип се назива односом „кукавице“ и јавља се код врсте *P. alcon*. Овде гусенице бивају прихваћене као пуноправни чланови мравињака, при чему их мрави хране. Однос кукавице је еволутивно напреднији и ефикасније користи мраве домаћине (THOMAS и сар. 1998). Примера ради 50 радника је довољно да прехрани једну гусеницу „кукавице“, док је за предаторску гусеницу неопходно 350 мрва радника.

Гусенице лептира мравника поседују серију адаптација које им омогућавају опонашање ларви мрва домаћина (Слика 10). Оне имају дебелу кутикулу, којом се бране од уједа мрва, и бројне друге морфолошке адаптације тако да подсећају на ларве домаћина (WYNHOFF 2001; ELMES 2001; ŚLIWIŃSKA и сар. 2006). На телу гусенице су присутне жлезде које луче



Слика 10: Гусеница мочварног мравника (*Phengaris teleius*). Фотографија: Милош Поповић.

слатке атрактанте, док су угљени хидрати њене кутикуле налик мрављим угљеним хидратима. Важност хемијске и физиолошке камуфлаже је неоспорна јер се помоћу хемијских сигнала одвија главна комуникација између чланова једног мрављег друштва (AKINO и сар. 1999; ELMES и сар. 2002). Поред тога, гусенице немају уобичајене, нагле покрете, већ се понашају слично ларвама домаћина (WYNHOFF 2001). Што је још занимљивије, гусенице врста са животним циклусом „кукавице“ испуштају звуке сличне звуцима које производи краљица мравињака, чиме додатно подстичу усвајање и добијају виши ранг унутар мравињака у односу на ларве мрава (BARBERO и сар. 2009b, 2012). Иако није детаљно истражен утицај звука гусеница са предаторским начином живота на усвајање и одгој унутар мравињака, сматра се да и код таквих врста постоји извесна звучна комуникација.

Пошто су гусенице лептира слабо покретне, неопходно је да их покупе мрави радници и однесу у мравињак. То је могуће само уколико се биљка хранитељка налази на мање од два метра од мравињака домаћина, док у супротном гусенице угибају. Занимљиво је да у научним круговима још увек не постоји консензус око тога да ли одрасли лептири бирају место за полагања јаја у зависности од присуства мрава домаћина у близини биљке хранитељке (нпр. THOMAS и ELMES 2001; MUSCHE и сар. 2006; PATRICELLI и сар. 2011; WYNHOFF и сар. 2016). Зна се да биолошке интеракције са мравима имају кључну улогу у процесу усвајања гусеница, при чему усвајање и раст гусенице унутар мравињака представља најкритичнији део развића сваке јединке лептира. Пошто не доспеју у гнездо правог мрава домаћина, 20-40% гусеница угине одмах (HOCHBERG и сар. 1994), док још додатних 80-90% од преживелих гусеница угине у мравињаку, пре окончања комплетног животног циклуса (THOMAS и сар. 1998; WITEK и сар. 2011).

Реципрочни утицај лептира на мраве такође није занемарљив. Један мравињак обично опстане око 10 година, док мравињаци који се налазе на два метра од биљке хранитељке линцуриног мравника (*P. alcon*) чешће изумиру (THOMAS и сар. 1998). Поред тога, број мравињака у близини биљке је увек мањи, као и просечан број јединки мрава по сваком таквом мравињаку. Можемо претпоставити да је утицај лептира на популације мрава још израженији код врста са „предаторским“ начином живота. Такве гусенице могу уништити велики део пролећне генерације мрава, који се онда ослањају искључиво на своју летњу генерацију. У случајевима пренасељености и помора мрављег порода, мрави се обично селе и остављају гусенице. Напуштене гусенице умиру, али се може десити и да оближње мравље друштво убрзо насели напуштени мравињак и спасе остављене гусенице (THOMAS и WARDLAW 1992).

До недавно се сматрало да свака врста из рода *Phengaris* има само једног мрава домаћина из рода *Myrmica* (ELMES и THOMAS 1992). Међутим, сада се зна да лептири мравници могу да ступе у мирмекофилију са неколико врста *Myrmica*. Обично доминира једна врста која је најбоље коадаптирана са лептиром и која се због тога назива и „примарни домаћин“ (THOMAS и сар. 2005; WITEK и сар. 2010). Сматра се да је степен преживљавања највећи у мравињацима примарних домаћина, иако одређени број јединки може да преживи у

мравињаку неког од „секундарних домаћина“. Зна се да су мрави главни ресурс и главни ограничавајући фактор који обликује еколошку нишу лептира мравника (THOMAS 1984; ELMES и THOMAS 1992; HOCHBERG и сар. 1994; WYNHOFF и сар. 2011). Код линцуриног мравника је процењено да 1 ha станишта може да подржи око 900 мрављих колонија (THOMAS и сар. 1998) и да је опстанак лептира могућ уколико се испод 10% биљака хранитељки налазе адекватни мрави домаћини (THOMAS и ELMES 1998). За врсте са паразитским начином живота, као што су мочварни и пегави мравник, потребно је да преко 50% биљке хранитељке има у својој близини и одговарајуће мраве домаћине (THOMAS и ELMES 1998). Укратко речено, врста мрва домаћина, њихова бројност, удаљеност мравињака од биљке хранитељке и бројни други фактори одговорни су за преживљавање сваке појединачне популације лептира (нпр. HOCHBERG и сар. 1994; THOMAS и SETTELE 2004; THOMAS и сар. 2009).

Примарни мрав домаћин мочварног мравника у великом делу западне Европе је врста *Myrmica scabrinodis* Nylander 1846 (THOMAS 1984). Међутим, мочварни мравник може да користи већи број мрва домаћина и сматра се да је он међу најмање „избирљивим“ врстама када су мрави у питању (THOMAS и сар. 2005; PESCH и сар. 2007; TARTALLY и VARGA 2008; WITEK и сар. 2010). Кратак преглед забележених мрва домаћина на подручју Европе дат је у Табели 1.

Табела 1: Врсте мрва домаћина у чијим мравињацима је могућ развој гусеница мочварног мравника (*Phenagaris teleius*). Врсте су дате за подручје Европе уз навођење државе ако су подаци били довољно прецизни.

Врста мрва	Држава	Референце
<i>Myrmica scabrinodis</i> Nylander 1846	Пољска, Француска, Мађарска	(THOMAS и сар. 1989; MUNGUIRA и MARTÍN 1999; STANKIEWICZ и SIELEZNIEW 2002; TARTALLY и VARGA 2008; WITEK и сар. 2010, 2011)
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus 1758)	Пољска, Мађарска	(THOMAS и сар. 1989; MUNGUIRA и MARTÍN 1999; STANKIEWICZ и SIELEZNIEW 2002; TARTALLY и VARGA 2008; WITEK и сар. 2010, 2011)
<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander 1846	Пољска	(STANKIEWICZ и SIELEZNIEW 2002; WITEK и сар. 2010, 2011)
<i>Myrmica rugulosa</i> Nylander 1849	Пољска	(WITEK и сар. 2010, 2011)
<i>Myrmica gallienii</i> Bondroit 1920	Пољска, Мађарска	(STANKIEWICZ и SIELEZNIEW 2002; TARTALLY и VARGA 2008)
<i>Myrmica vandeli</i> Bondroit 1920	Мађарска	(THOMAS и сар. 1989; TARTALLY и VARGA 2008)
<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert 1861		(THOMAS и сар. 1989)
<i>Myrmica salina</i> Ruzsky, 1905	Мађарска	(TARTALLY и VARGA 2008)
<i>Myrmica specioides</i> Bondroit, 1918	Мађарска	(TARTALLY и VARGA 2008)

И поред очигледне зависности мочварног мравника од јарчије траве, у литератури се могу наћи двојаки докази о утицају ове биљке на присуство одраслих јединки мочварног мравника. Негде постоји јасна веза између броја одраслих лептира и бројности биљака, односно њихових цвасти (BATÁRY и сар. 2009; DIERKS и FISCHER 2009), док друге студије показују да таква зависност не постоји, што се једноставно може објаснити условима велике густине биљке хранитељке, када она не представља ограничавајући ресурс за лептире, већ су то мрави домаћини (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; NOWICKI и сар. 2007). Нешто детаљније доказе пружају нам рачунарски модели развијени на линцурином мравнику (преглед у THOMAS и сар. 1998). У случајевима мале бројности биљке, постоји позитивна корелација између бројности биљке и лептира (ELMES и сар. 1996). Оваква зависност слаби са повећањем густине биљке, да би у условима њене велике бројности дошло до негативне корелације (ELMES и сар. 1996). При томе, до негативне зависности између бројности биљке и лептира долази у тренутку када гнезда мрва бивају прекомерно искоришћена од стране гусеница.

Поред до сада описаних биолошких интеракција, познато је и постојање паразита на лептирима. Главни паразити мравника су осе из породице Ichneumonidae, при чему се у гусеницама тамног и мочварног мравника развија врста *Neotypus melanocephalus* (Gmelin 1790) (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; TARTALLY 2005; ANTON и сар. 2006). Осе полажу јаја у гусенице лептира док су оне још унутар цвасти биљке хранитељке. Гусенице настављају свој животни циклус, доспевају у мравињаке и улуткавају се. У овом стадијуму се излеже оса и почиње да се храни ткивом лутке лептира. Након тога се и сама улуткава и убрзо излази из мравињака у адултном стадијуму. Рачунарски модели показују да паразитиране популације имају мањи број лептира и да нису толико сталне као популације без паразита. Међутим, овакав утицај паразитских оса на популације мравника је мање значајан у поређењу са другим факторима регулације бројности популација лептира (и мрва) (THOMAS и сар. 1998). Поред паразитских оса, познато је да мравнике могу заразити и бактерије из рода *Wolbachia*, које су једни од најшире распрострањених паразита зглавкара (RITTER и сар. 2013).

Главни ограничавајући фактори који регулишу бројност популација свих мравника, па тако и врсте *Phengaris teleius*, спадају у групу биотичких фактора. Мале промене у комплексним биолошким односима могу имати велики ефекат на преживљавање лептира.

3.1.7. Популациона екологија

Адулти мочварног мравника се углавном јављају од почетка јула, до средине августа (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; WYNHOFF 2001; NOWICKI и сар. 2005a). Животни век свих врста мравника је кратак. Мочварни мравници у просеку живе два до три дана, иако је забележен случај да достигну старост од 15 (NOWICKI и сар. 2005b, 2005a) до 18 дана (POPOVIĆ и сар. 2016). Због кратког живота, само део јединки се јавља током пика бројности популације (NOWICKI и сар. 2005c). Слично осталим врстама лептира, популације мравника одликује

протандрија, појава да се мужјаци јављају неколико дана пре женки (FAGERSTRÖM и WIKLUND 1982; NOWICKI и сар. 2005b). Однос полова је обично 1:1 (на једног мужјака долази по једна женка) (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; NOWICKI и сар. 2005b, 2005a, 2005c).

Мравници живе у средње великим популацијама од неколико стотина, а ређе и до неколико хиљада адулта (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; NOWICKI и сар. 2005b). Један хектар повољног станишта може да подржи око 1.200 јединки мочварног мравника, док је већи капацитет средине очекиван на мањим, интерно фрагментисаним локалитетима са повољним стаништем (NOWICKI и сар. 2007). Због умањеног ефекта климатске стохастичности и постојања регулације бројности популација мравника у зависности од густине јединки, варијације између година су много мање него код осталих врста дневних лептира (THOMAS и сар. 1998; NOWICKI и сар. 2005d). Коефицијент варијације бројности популација мочварног мравника између година износи 0,68 на локалитету у Италији (NOWICKI и сар. 2005d) и просечно 0,48 на локалитетима у Пољској (NOWICKI и сар. 2007), што је међу најмањим забележеним вредностима за дневне лептире (види: THOMAS и сар. 1998). Иако теоријски и емпиријски докази показују да је овај ефекат посебно изражен код врста са животним циклусом типа „кукавице“, потврда стабилности постоји и за неколико популација мочварног мравника (NOWICKI и сар. 2005d, 2007; ПОРОВИЋ и сар. 2016). Основна стопа репродукције (R_0) је израчуната на неколико локалитета и износи од 4,2 до 4,3 (NOWICKI и сар. 2005b, 2007).

Мочварни мравник је познат као веома седентарна врста лептира, која ретко напушта ливаде на којима живи (NOWICKI и сар. 2005a; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Премештање јединки између локалних популација ограничено је на раздаљину од 80 до 1200 метара (NOWICKI и VRABEC 2011). Најдуже забележене миграције досежу до пет километра, иако је уобичајеније растојање од око 2,5 km (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; NOWICKI и сар. 2005a; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Највећи број јединки остаје унутар својих повољних станишта и у просеку се помери до стотинак метара, док су дуге миграције знатно ређе и ограничене на мали проценат укупног броја јединки (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; BONELLI и сар. 2013; NOWICKI и сар. 2014). Свега 10-20% јединки мигрира између локалних популација (NOWICKI и сар. 2005b). Популације лептира живе у виду нешто измењених метапопулација (NOWICKI и сар. 2005b, 2007). При томе су локалне популације стабилније него што би се очекивало у типичној метапопулационој структури, док је размена јединки између локалних популација мања.

3.1.8. Животни циклус



Слика 11: Јаје мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на пресеку цвасти јарчије траве (*Sanguisorba officinalis*).

Мочварни мравник је монофагна врста (поглавље 3.1.5). Његов циклус започиње полагањем јаја у цваст јарчије траве – *Sanguisorba officinalis* (Слика 11). Притом женка пажљиво умеће по једно јаје између чашичних листића младих, бочних цвасти биљке (WYNHOFF 2001). Занимљиво је да се начин полагања јаја разликује код мочварног и тамног мравника, који као ресурс користе исту биљку хранитељку. При томе, тамни мравник бира старије цвасти и у њих полаже већи број јаја.

Након приближно две недеље из јаја се излежу младе гусенице, које се хране цветовима јарчије траве. Унутар цвасти се гусенице три пута пресвлаче, након чега улазе у последњи, четврти ларвени ступањ (лат. „*instar*“). Међутим, иако су ушле у последњи развојни стадијум, гусенице добијају свега 1-2% коначне телесне масе, што је последица мирмекофилног начина живота (ELMES 2001). Мање гусенице наликују више ларвама мравца, што може да повећа стопу њиховог усвајања.

Када уђу у четврти ларвени ступањ, гусенице су морфо-физиолошки спремне да их мрави усвоје (Слика 10). Оне тада излазе из цвасти и падају на земљу, где чекају на мраве раднике. Уколико се нађу у близини мравињака, следи сложени ритуал усвајања и одношења гусенице у мравињак (THOMAS 1984). У овом стадијуму, било која врста из рода *Myrmica* може да покупи гусеницу (WITEK и сар. 2011). Међутим, улазак у мравињак одређене врсте мравца одређује њен даљи опстанак (видети поглавље 3.1.6 и Табелу 1). Првих 24-48 h унутар мравињака је критичан период. Он се назива иницијално усвајање и одређује да ли ће мрави усвојити, занемарити или убити гусеницу. Након иницијалног усвајања следи потпуно усвајање гусенице, које укључује опстанак, развој и презимљавање гусенице унутар мравињака (WITEK и сар. 2011). Потпуна интеграција је успешнија у гнездима примарних мравца домаћина.

Гусеница може провести у мравињаку 11 или 23 месеца, што има адаптивну улогу у случају да одређене године већи део популације буде уништен (детали у WITEK и сар. 2006). Прелазак у стадијум лутке дешава се око месец дана пре излегања одраслих лептира и одвија се у некој од горњих одаја мравињака (MUNGUIRA и MARTÍN 1999). У јутарњим часовима (пре 9:00 h) се из лутке развијају адулти и убрзо излазе из мравињака. Рани излазак им омогућава да избегну нападе мравца, који су мање активни ујутру, док повећана влажност јутарњег ваздуха обезбеђује услове за правилан излазак из лутке и развој крила лептира (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; NOWICKI и сар. 2005a). Убрзо након изласка, лептири се паре, потом женке полажу јаја и целокупан животни циклус се понавља (Слика 12).

3.1.9. Угрожавајући фактори и статус угрожености мочварног мравника

Као што је већ наглашено, влажне ливаде су основни тип станишта која обезбеђују опстанак мочварног мравника у Европи (поглавље 3.1.4). Да би неко станиште омогућило комплетан развој гусеница лептира мора да има довољно биљке хранитељке и примарних мрава домаћина (поглавље 3.1.6). Мочварна станишта која су некада обезбеђивала опстанак овог лептира на подручју Европе су исушена или трајно измењена под утицајем човека. Пестициди, ђубрење и велики број косидби током године имали су велики негативан утицај на дневне лептире (BOURN и THOMAS 2002; SUTCLIFFE и сар. 2015). Због тога мочварног мравника увек налазимо у подручјима са екстензивном пољопривредом (нпр. BINZENHÖFER и SETTELE 2000; WYNHOFF 2001; NOWICKI и сар. 2005а; KÖRÖSI и сар. 2014). Таква станишта су природно сиромашна хранљивим материјама и не додају им се вештачка ђубрива. Поред тога, одликује их испаша слабог интензитета или кошење траве само једном у току годи-



Слика 13: Станиште мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Селевењској пустари, које се коси једном годишње. Фотографија: Милош Поповић.

не, док повремена запуштања ливада повољно делују на популације лептира (WYNHOFF 2001). У случају чешћих косидби популације се обично повлаче дуж међа, ивица путева и канала (MUNGUIRA и MARTÍN 1999). Кошење и испаша на оваквим стаништима имају улогу у спречавању сукцесије травнатог екосистема и обезбеђују повољно микростаниште у коме се развија тачно одређена врста мрава домаћина. Због тога су готово све европске популације мочварног мравника постале зависне од утицаја човека (Слика 13).

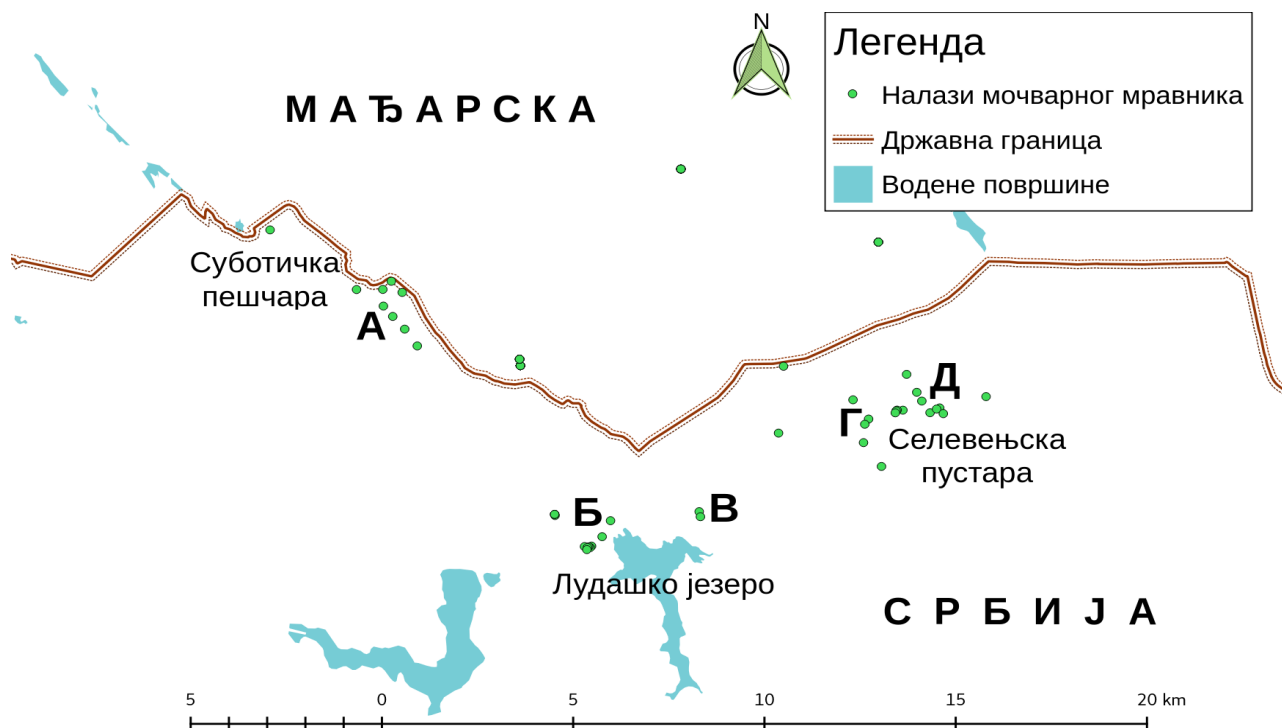
Пошто је бројност популација мравника регулисана сложеним биолошким интеракцијама са биљком и мравима (поглавља 3.1.6 и 3.1.7), чак и мале промене у ланцима исхране могу довести до њиховог изумирања. Примера ради, висина траве од свега неколико центиметара може променити микроклиму рубних популација, довести до нестанка примарног мрава домаћина и неповратног изумирања лептира (THOMAS и сар. 2009). Зато су мравници уврштени међу најугроженије дневне лептире Европе и постали својеврсна икона заштите инсеката (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; THOMAS и SETTELE 2004).

На глобалној црвеној листи мочварни мравник је наведен као безмало угрожена врста – NT (WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE 1996). На подручју Европе процењен је пад бројности његових популација већи од 30%, због чега је лептир оцењен као рањив –

VU, а као главни угрожавајући фактор наведене су промене у пољопривредној производњи (исушивање станишта, напуштање ливада и интензификација пољопривреде) (VAN SWAAAY и сар. 2010с). Прелиминарна процена угрожености на подручју Србије базира се на малом географском распрострањењу, фрагментисаним стаништима и континуираном паду бројности популација, што сврстава овог лептира међу угрожене таксоне – EN (POPOVIĆ и сар. 2014с). Поред реинтродукције мочварног мравника у Холандији (WYNHOFF 1998а, 2001), значајан помак у његовој заштити начињен је укључивањем у Прилоге 2 и 4 Директиве о стаништима (Европска Комисија, 92/43/ЕЕС) и Прилог 1 Бернске Конвенције о заштити европских дивљих врста и природних станишта (Савет Европе Т-PVS/РА (2012) 18). Поред тога, детаљне студије екологије су нам објасниле разлоге нестанка мочварног мравника на подручју Европе и омогућиле примену правилних мера за њихово очување.

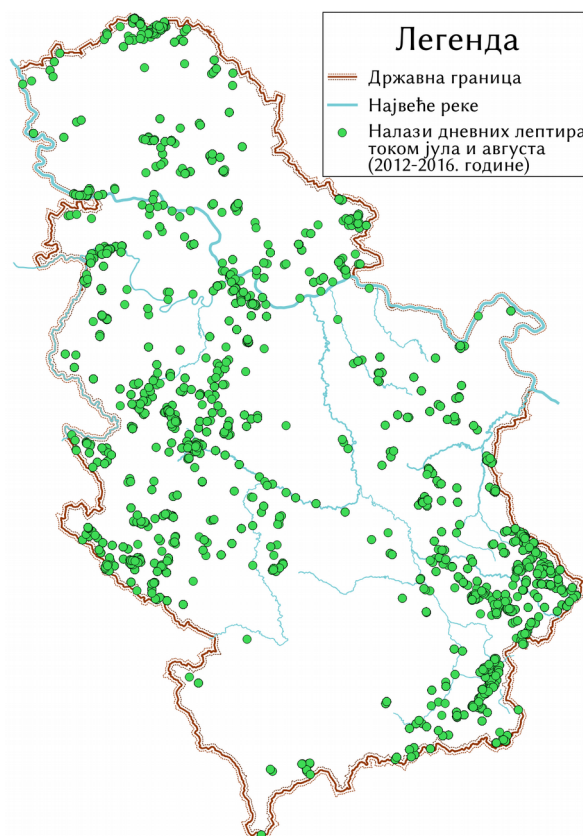
3.2. Истражено подручје

Мочварни мравник (*Phengaris teleius*) је по први пут забележен у Србији током истраживања 2012. године (детаљи у POPOVIĆ и сар. 2014с), иако је 2015. године пронађен и у суседним областима Мађарске (POPOVIĆ и ŠAŠIĆ 2016). Истражено подручје обухвата област где је ова врста до сада регистрована и налази се северном делу Војводине, у близини Суботице. Целокупно подручје са адекватним стаништима за мочварног мравника захвата гранични појас са Мађарском ширине око 19 km и дужине око 11 km (Слика 14).



Слика 14: Локалитети на којима је истраживан мочварни мравник (*Phengaris teleius*) у Србији. Локалитети су обележени словима (А-Д), док су појединачне ливаде на којима је нађен мочварни мравник обележене зеленим тачкама. Преузето и измењено из POPOVIĆ и ŠAŠIĆ, 2016.

Детаљна истраживања распрострањености мочварног мравника у Србији обухватила су знатно шире подручје (око 800 km²), које се простире од хрватске границе на западу до Тисе на истоку, и од мађарске границе на северу до Капетанског рита на југу. Поред тога, урађено је и једнодневна рекогносцирање терена у суседним областима у Мађарској, које је обухватило подручје од српско-мађарске границе на југу, до града Морхалом на северу. Динамика ових истраживања дата је у поглављу 3.3, док је методологија детаљно описана у поглављу 3.4.2. Одмах након првог налаза мочварног мравника у Србији, вест је објављена у медијима и обавештени су корисници Алцифрон базе података о инсектима Србије (МИЉЕВИЋ И ПОПОВИЋ 2014). Иако је, због медијске пропраћености, доста пажње посвећено потенцијалним стаништима овог лептира широм Србије, врста није нађена ван истражене области. Груби увид у истражене локалитете може се видети када налазе свих дневних лептира из базе података након 2012. године, у периоду активности мочварног мравника, прикажемо у виду мапе (Слика 15).



Слика 15: Сви налази дневних лептира из Алцифрон базе података (МИЉЕВИЋ И ПОПОВИЋ 2014), приказани за период од 2012. до 2016. године, током јула и августа месеца. Овај период је узет као време активности одраслог стадијума мочварног мравника (*Phengaris teleius*).

За разлику од студије распрострањености, еколошка истраживања обухватају искључиво територију Републике Србије. Истражена област се налази у околини следећа три заштићена природна добра (Слика 14): Предео изузетних одлика „Суботичка пешчара“, Специјални резерват природе „Лудашко језеро“ и Специјални резерват природе „Селевењска пустара“. Просечна надморска висина истражених ливада је 95 метара и расте од Селевења (86 метара) према Суботичкој пешчари (109 метара).

Истражено подручје је део пешчаре која се простире између Суботице и Хоргоша. Већи део пешчаре је у току млађе геолошке историје био прекривен барама и језерима, а песак потиче из млађег плеистоцена (дилuviјума), за време глацијација (ГАЈЋ 1986). Претпоставља се да је порекло песка са алпских и карпатских планина, одакле је током ниског, летњег водостаја река премештан ветром и таложен у виду пешчаних и лесних наноса. Ниво подземних вода је висок и износи 2-8 m од површине земљишта. Просечна годишња температура у овом подручју износи 10,9°C, док се просечна количина падавина креће у

распону од 555 до 605 mm (GAJIĆ 1986). Од 1768. године започето је пошумљавање Суботичко-хоргошке пешчаре. Основни циљ је био да се подручја под отвореним песком „умртве“, чиме се спречава затрпавање људских насеља и њива. Данас су станишта под отвореним песком сведена на мале фрагменте, а цело подручје је сада својеврстан мозаик сачињен од пешчара, пољопривредних површина, малих забрана под шумом, степа, слатина и мочвара (GAJIĆ 1986).

Према ЕУНИС-овој категоризацији Станишта у Србији, *Phengaris teleius* се среће на „континенталним, влажним ливадама“ (EUNIS код E3.46) (LAKUŠIĆ и сар. 2005). Ове ливаде се у Србији углавном развијају на песковитој подлози са различитим саставом хумуса и високим нивоом подземних вода, па су због тога често плавлене. Највећи део ливада се одржава редовним кошењем, једном у току године (ПОПОВИЋ и СЕКЕРЕШ, лично запажање). Детаљна фитоценолошка анализа биљних заједница на којима је заступљена врста *Sanguisorba officinalis* није вршена током наших истраживања. Међутим, на основу литературних података, може се закључити да су у истраженом подручју доминантне заједнице: *Molinietum caeruleae* W. Koch 1926 (EUNIS код E3.461), *Deschampsietum cespitosae* Horvatić 1930 (EUNIS код E3.465) и *Rhinantho borbassii-Festucetum pratensis* Gajić ex Ačić et al. (EUNIS код E3.466) (GAJIĆ 1986; LAKUŠIĆ и сар. 2005; AČIĆ и сар. 2013). Могуће је да станишта лептира обухватају и степске заједнице са врстом *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin., 1820 (EUNIS код E1.2), које се на овом подручју директно наслањају на нешто хигрофилније ливаде свезе *Molinion caeruleae* (LAKUŠIĆ и сар. 2005). У неколико случајева забележено је присуство *S. officinalis* на ливадама где доминирају врсте из родова *Juncus* и *Carex*. Занимљиво је напоменути да се на стаништима са *S. officinalis* често јавља и трска (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Трска се у Војводини може наћи и изван својих природних заједница, па чак и на слатинама, што је последица еутрофикације и спирања нутријената са околних пољопривредних површина (Ранко ПЕРИЋ, лична комуникација). Одржавање ливаде редовним кошењем је од посебног значаја код станишта која су покривена трском, пошто се тиме спречава зарастања станишта.

Подручје на коме је рађена процена квалитета станишта мочварног мравника и где је спроведена студија маркирања и поновног улова подељено је у пет засебних целина – локалитета обележених словима од А до Д (Слике 14, 19, 21). Од наведених, само се локалитети Г и Д налазе релативно близу, па је између њих очекивана и највећа размена јединки. Остали локалитети су изоловани већим подручјима са неодговарајућим стаништима, због чега је размена јединки, уколико и постоји, ограничена. Укупна површина делова ливада на којима су пронађена станишта са биљком хранитељком мочварног мравника (енг. „patch“) износи око 2,3 km². Детаљни преглед локалитета и свих ливада са биљком хранитељком на којима је вршено истраживање дато је на Слици 19, у оквиру резултата ове докторске дисертације. На основу општег изгледа истражених станишта можемо изнети неке особености сваког локалитета:

- Локалитет А у Суботичкој пешчари је површине око 20 ha и обухвата најсувље ливаде у истраженом подручју. Овде доминира ниска ливадска вегетација, која је углавном оивичена жбуњем и дрвећем. Те ливаде смо у сврстали у *Molinia* тип, пошто је овде *Molinia caerulea* (L.) Moench доминантна биљна врста. Као једна од мера за очување ретких биљака и животиња у заштићеном подручју, дуж ливада се сваке године оставља неколико непокошених трака ширине око један метар.
- Локалитет Б се налази у северо-западном делу Лудашког језера, и покрива површину од око 2 ha. Станишта са јарчијом травом су мала и развијају се на изузетно влажним ливадама, које су чак и током лета 2014. године биле већим делом прекривене водом. Оне су обрасле трском (*Phragmites australis*), па су овде означене као *Phragmites* тип. Пошто се налазе у непосредној близини људских насеља, окружене су каналима за одводњавање, путевима и пољопривредним површинама.
- Локалитет В се налази у северо-источном делу Лудашког језера. Иако је његова површина преко 2 ha, мочварни мравник је пронађен само на малом делу станишта величине око 0,5 ha. Највећи део локалитета чини сува, гајена ливада, која генерално не представља добро станиште за овог лептира. Међутим, мали део ливаде који прати њену међу, асфалтне путеве и дрвеће је нешто бољег квалитета. Један од разлога је нешто нижи терен, због чега је ниво подземних вода ближи површини земљишта, а станиште мочварног мравника видно влажније и бујније. *S. officinalis* се јавља и даље од наведених ивица ливаде, али је станиште видно сувље, док су биљне заједнице нешто другачије и вероватно су се развиле услед прихрањивања вештачким ђубривима у прошлости.
- По количини влаге у земљишту и општем изгледу вегетације, локалитет Г (површине око 5 ha) се налази негде између локалитета А и Б. Станиште мочварног мравника сачињено је од ливада оба типа, *Phragmites* (северни део локалитета) и *Molinia* (јужни део локалитета). Оне су окружене подручјима под интензивном пољопривредом, а на неколико ливада је присутно и дрвеће, које углавном прати међе парцела.
- Локалитет Д обухвата највећу област, површине око 26 ha, сачињену од различитих типова ливадских екосистема. Овде се срећу слатине, степе и мочваре распоређене у виду мозаика, док само мањи део чине пољопривредне површине. Дрвећа и жбуња уопште нема. Већина станишта која су погодна за живот мочварног мравника припада *Phragmites* типу, иако су нешто сувља од оних на локалитету Б, а влажнија од оних на локалитету Г. Један део ливада је током лета 2014. године био под водом, слично као и на локалитету Б. Иако обухватају велику површину, само мали делови станишта лептира на локалитету Д се косе истовремено. Мале парцеле и различити режими кошења наликују на управљање станишта применом ротационог режима кошења, који се у Европи препоручује зарад очувања мравника.

3.3. Динамика истраживања

У оквиру ове докторске дисертације обухваћено је неколико различитих фаза истраживања, које су се одвијале од 2012. до 2015. године. Оне се могу поделити на истраживања распрострањености мочварног мравника и популациону студију маркирања и поновног улова лептира.

Истраживање распрострањености мочварног мравника започето је 2012. године, пошто је, 5. августа, лептир по први пут и забележен у Србији, на подручју Селевењске пустаре (РОРОВИЋ и сар. 2014с). Исте године је извршено и рекогносцирање терена, када су грубо мапирана потенцијална станишта лептира (од 11. до 18. августа). Површина истраженог подручја је детаљније описана у поглављу 3.2, док је методологија истраживања дата у поглављу 3.4.2. Уједно је дефинисана и на неколико пробних ливада испробана методологија за оцену квалитета станишта, која је дата у поглављима 3.5.1 и 3.5.3. Нешто детаљнији увид у распрострањеност мочварног мравника на ширем подручју Суботице добијен је током теренских истраживања 2013. године (од 7. до 17. августа), при чему су прикупљени комплетни подаци за 73 ливаде раније дефинисаном методологијом. Током 2015. године спроведено је једнодневно рекогносцирање терена у суседним подручјима Мађарске (видети РОРОВИЋ и ŠAŠIĆ 2016). Тада су узорковани и мрави на свим локалитетима у Србији, иако резултати још увек нису обрађени у време писања ове докторске дисертације.

Студија маркирања и поновног улова је спроведена у две фазе, методама које су подробније описане у поглављу 3.6. Прва фаза представља два пилот маркирања, која су рађена током 2012. (од 11. до 19. августа) и 2013. године (од 11. до 16. августа) на мањем броју ливада. Детаљна студија маркирања обухватила је читав период активности одраслих јединки мочварног мравника, од 19. јула до 28. августа 2014. године. Маркирање је тада рађено на свим локалитетима (Слика 19), са циљем да се утврди постојање разлика у популационим параметрима између локалитета и укупан број јединки на подручју северне Србије.

3.4. Мапирање популација

3.4.1. Мапа распрострањености мочварног мравника у источној Европи

Публиковани подаци из Румуније (RÁKOSY и VODĀ 2008), Мађарске (BÁLINT и сар. 2006; РОРОВИЋ и ŠAŠIĆ 2016), Словеније (VEROVNIK и сар. 2012; РОРОВИЋ и сар. 2014с), Хрватске (РОРОВИЋ и сар. 2014с) и Србије (РОРОВИЋ и ŠAŠIĆ 2016) употребљени су за конструисање мапе распрострањења мочварног мравника на подручју источне Европе. Поред тога, презети су и налази из Натура 2000 мреже заштићених подручја у којима је регистровано присуство врсте *Phengaris teleius* (EUNIS 2013). Ти налази су доступни у виду полигона (који обухватају површину заштићених подручја), па су као места налаза мочварног

мравника коришћени центроиди полигона. За израду финалних мапа приказани су само налази који потичу из периода након 1980. године, чиме се елиминишу стари, историјски налази врсте. Распрострањеност лептира је дата на мапи у UTM пројекцији (енг. „*Universal Transverse Mercator*“), у виду MGRS квадрата (енг. „*Military Grid Reference System*“) величине 10×10 километара.

За израду мапе коришћен је програм QGIS 2.12 (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2009). У првом кораку направљени су полигони величине 10×10 километара коришћењем функције „Векторска мрежа“. За сваку UTM зону направљена је засебна мрежа полигона у одговарајућој пројекцији (нпр. за зону 34Т користили смо пројекцију „WGS 84 / UTM zone 34Т“). Тако направљени полигони су затим сачувани у пројекцији WGS 84, преклопљени са већ постојећим полигонима који одређују UTM зоне и исечени на границе зона употребом „Алата геопроецирања“. Када је формирана одговарајућа мрежа полигона, коришћен је „Просторни упит“, за избор полигона у којима је забележен мочварни мравник. Финална мапа је затим направљена и извезена из програма употребом шема за штампу.

3.4.2. Мапа распрострањености мочварног мравника у Србији

Мапирање популација мочварног мравника у Србији рађено је током теренских истраживања 2012. (5. и 11-18. август) и 2013. године (7-17. август) (видети поглавље 3.3). Иако су тада потенцијална станишта детаљно прегледана, 2014. године је лептир пронађен на још једној ливади у близини Лудашког језера, која није регистрована ранијим истраживањима (најсевернија ливада на локалитету Б, Слика 19).

Ливаде које представљају потенцијална станишта мочварног мравника су најпре грубо препознате помоћу сателитских снимака, доступних у програму Google Земља (GOOGLE INC. 2005). Оне се јасно распознају на сликама са сателита, пошто интензитет зелене боје може да послужи као параметар за разликовање влажних од сувих ливада. Након грубе процене, станишта су посећена, како би потврдили присуство мочварног мравника и његове биљке хранитељке. Теренски ГПС уређај је коришћен за налажење раније препознатих станишта, као и за мапирање присуства биљке и лептира.

Овако прикупљени теренски подаци коришћени су за израду детаљне мапе ливада са потенцијалним стаништем мочварног мравника у виду полигона. При томе је ливада са потенцијалним стаништем дефинисана као део истраженог подручја на коме је забележено присуство биљке хранитељке лептира (*Sanguisorba officinalis*), а која је раздвојена од других таквих ливада простором са неодговарајућим стаништем без биљке хранитељке (преузето из: NOWICKI и сар. 2007). Поред тога, ливаде су сматране засебним и уколико су раздвојене различитим режимима кошења. Тиме смо разграничили ливаде које одржавају различити власници катастарских парцела или су изнајмљене на управљање различитим особама и омогућили испитивање утицаја различитог периода кошења ливада на присуство и бројност мочварног мравника. Геореференцирани подаци прикупљени на терену су преклопљени са сателитским снимком, након чега су исцртани полигони станишта. Од

софтверских алата коришћен је додаток „Open Layers Plugin“, који омогућава приказ сателитских снимака из Google Земље у QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2009). Коначна мапа је израђена у програму QGIS.

Како би добили увид у потенцијално распрострањење моварног мравника у Србији, направљен је модел еколошке нише у Максенту (PHILLIPS и DUDÍK 2008). Методологија моделирања еколошке нише детаљније је описана у раду о распрострањености барске корњаче на подручју Србије (GOLUBOVIĆ и сар. in press). Једина разлика, у односу на ову публикацију, представља коришћење комплетног сета „bioclim“ слојева за моделирање еколошке нише мочварног мравника. Координате налаза су укључивале и податке који потичу из студије маркирања и поновног улова лептира. Услед малог сета података и ограниченог географског распрострањења анализирани врсте у Србији, није реално очекивати добро предвиђање модела еколошке нише. Ипак, укратко сумирани резултати и приказ потенцијалне еколошке нише у виду мапе могу помоћи приликом налажења нових станишта мочварног мравника у Србији, за шта се модели еколошке нише последњих година интензивно и користе (PEARSON и сар. 2007; FRANKLIN 2010).

3.5. Оцена квалитета станишта

3.5.1. Релативна бројност популација

Релативна бројност популација лептира одређена је стандардном методом трансекта (VAN SWAAY и сар. 2012), која подразумева бројање адултних јединки дуж одређене линије. Лептири се броје у замишљеном квадрату 2,5 m лево и десно и 5 m испред и изнад посматрача. Трансекти су вршени током 2012. и 2013. године на претходно мапираним ливадама са потенцијалним стаништима мочварног мравника (видети поглавље 3.4.2). У случајевима када су исте ливаде рађене током обе године узета је средња вредност броја забележених јединки. Уместо трансекта задате дужине, спроведен је временски трансект, који је ограничен на тачно 10 минута по сваком станишту (детаљи стандардне методе трансекта могу се видети у упутствима које дају VAN SWAAY и сар. 2012, а која су доступна и на српском језику). Трансекте је увек вршио исти истраживач, уједначеним ходом, док је друга особа мерила протекло време. Прикупљени подаци су коришћени за оквирни приказ релативне величине популација у виду мапе, што нам је омогућило брзу процену најважнијих станишта мочварног мравника у Србији. Мапа је припремљена у програму QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2009).

3.5.2. Повезаност станишта

Повезаност локалних популација лептира оцењена је визуелно, на мапи израђеној у програму QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2009). Око сваког појединачног налаза мочварног мравника исцртана је кружница полупречника пет километара помоћу векторског алата „Buffer(s)“. Ова раздаљина је изабрана на основу највећег растојања које лептир може пре-

ђе (NOWICKI и сар. 2005а; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Иста процедура је поновљена исцртавањем кружнице полупречника 2,5 километара, која је употребљена у сличном истраживању у Словенији (ZAKŠEK и сар. 2005). На тај начин, добили смо приказ највеће потенцијалне раздаљине коју појединачни лептир може да пређе, као и нешто реалније раздаљине где очекујемо већу размену јединки.

3.5.3. Квалитет станишта

Квалитет потенцијалних станишта лептира је оцењен употребом података из 2013. године на укупно 73 ливаде, које су дефинисане као у поглављу 3.4.2. Све статистичке анализе су рађене у програму R 3.2 (R CORE TEAM 2016). Циљ је био да се утврди који параметри станишта утичу на присуство и бројност мочварног мравника. Примењена је класична статистика у виду Краскал-Воласовог и χ^2 теста, као и генерализовани линеарни модели (ГЛМ). За независне променљиве употребљено је неколико параметара станишта:

- Величина ливада – добијена је на основу полигона ливада које представљају потенцијално станиште мочварног мравника (поглавље 3.4.2). Величина сваког полигона израчуната је употребом функције „\$area“ из Калкулатора колоне у програму QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2009).
- Процент зараслог дела ливаде – оцењен је визуелно и бележен на терену као проценат станишта који је зарастао у високу трску, жбуње или дрвеће.
- Присуство биљке хранитељке (*Sanguisorba officinalis*) – оцењено је употребом три категорије бројности (1–14, 15–150 и више од 150 биљака) и четири категорије хабитуса биљке (само листови, ниска, средње висока, висока).
- Информација о времену кошења ливада – добијена је од управљача заштићеног подручја, а вреднована је у виду пет категорија (некошено, кошено у јуну, кошено у првој половини јула, кошено у другој половини јула и кошено у августу). Време кошења је такође проверено прегледом станишта у пратњи искусног чувара заштићеног подручја. У неколико случајева није било могуће тачно одредити време кошења између две категорије или је већи део ливаде остао непокошен. Тада је узиман повољнији режим кошења (непокошено станиште) или ранија категорија кошења (нпр. у случају кошења у јуну или првој половини јула узето је кошење ливаде у јуну). У четири случаја забележено је напасање стоке слабог интензитета, које је некада комбиновано са кошењем. Услед малог броја таквих ливада и незнатног утицаја напасања стоке, ови подаци су занемарени у статистичким анализама.
- Растојање између суседних станишта – израчунато је из програма R (R CORE TEAM 2016), употребом пакета „sp“ који се користи за просторне анализе. Већ постојећи полигони су најпре претворени у SpatialLine објекте, након чега је израчунато најкраће растојање између два објекта.

Поред наведених параметара, прикупљени су и подаци о присуству неколико других биљних врста, које карактеришу станишта лептира (*Phragmites australis*, *Molinia caerulea*, *Carex* sp.) и ливадске линцуре (*Gentiana pneumonanthe* L.), која је потенцијална биљка хранитељка линцуриног мравника (*Phengaris alcon*). Ови подаци нису коришћени у статистичким анализама, већ су само приказани у виду дескриптивне статистике.

За примену Краскал-Воласовог теста присуство лептира дуж десетоминутног трансекта је подељено у три категорије: без лептира, 1-9 лептира и више од девет лептира. За примену χ^2 теста над категоријским променљивим, користили смо само податке о присуству и одсуству лептира, како би смањили број категорија. Чак и тада је број доступних података био ограничен, па смо χ^2 тест покренули са аргументом „simulate.p.value“ који рачуна Р вредности помоћу Монте Карло симулације.

Пре примене генерализованих линеарних модела, подаци су логаритмовани, како би задовољили предуслов линеарности. Категоријске променљиве које описују бројност и хабитус биљки хранитељки су ограничене на по две категорије: ниска и висока биљка, и мање или више од 150 биљака. У ранијем раду (ПОПОВИЋ и сар. 2014с) смо користили већи број категорија, што је довело до неисправно прорачунатих параметара и великих стандардних грешака. Због немогућности уклапања сложенијег модела, услед ограниченог броја доступних ливада ливада (мале величине узорка), одлучили смо да у овом раду број категорија смањимо.

За израду генерализованих линеарних модела су нам била доступна два различита типа зависних променљивих и то: 1) подаци о присуству/одсуству лептира на одређеној ливади и 2) подаци о бројности лептира на трансектима у трајању од 10 минута. Због тога су израђена два различита модела за процену утицаја независних променљивих (параметара станишта) на (1) присуство и (2) бројност лептира. Утицај независних променљивих на присуство лептира је моделован употребом биномне фамилије генерализованих линеарних модела. Утицај независних променљивих на бројност лептира је моделиран употребом негативне биномне фамилије генерализованих линеарних модела (доступна преко пакета MASS у R-у). Треба напоменути да се у овом случају уобичајено користи Поасонова фамилија генерализованих линеарних модела, али су прикупљени подаци били прекомерно распршени (odTest из пакета pscl; $\chi^2 = 122$, $P = 2,2 \times 10^{-16}$), због чега модел није достигао статистичку значајност.

3.6. Популациона екологија

3.6.1. Дизајн истраживања

Студија маркирања и поновног улова спроведена је током јула и августа 2014. године, тако да обухвати читав период активности одраслих јединки. Локалитети на којима су прикупљени подаци (А, Б, В, Г и Д) описани су у одељку 3.2, док је нешто детаљнија мапа дата на Слици 19, у оквиру резултата ове докторске дисертације. Подаци из пилот марки-

рања, спроведених током 2012. на делу локалитета Г и 2013. године на локалитету Б, су такође анализирани, како би могли да се упореде параметри између година (деталји о динамици истраживања су дати у поглављу 3.3).

Главни део студије маркирања и поновног улова, током 2014. године, је осмишљен тако да покрије највећи број претходно мапираних станишта у Србији. Укупно четворо истраживача је учествовало у маркирању лептира, при чему је свако био задужен за један од локалитета (А, Б, Г и Д). На малом локалитету В је маркирање вршено од стране два истраживача, истог дана након што су активности на локалитетима Г и Д биле завршене. Пошто је први лептир опажен 17. јула, маркирање је започето 19. јула 2014. године. На локалитету В, одрасли лептири су завршили период активности већ 11. августа, на локалитету Д 20. августа, а на локалитету А 28. августа. Из логистичких разлога теренски рад је окончан 28. августа, иако је истраживање могло да траје још неколико дана на локалитетима Б и Д, где су током последњег дана маркирања забележене по 24 јединке.

„Сесија маркирања“ је подразумевала један теренски дан и почињала је увек у јутарњим часовима (након 9:00 h, када се очекује да су се нове јединке лептира већ излегле из лутке). Зна се да је активност мравника уједначена у периоду од 9:00 h до 17:00 h (NOWICKI и сар. 2007), што је узето у обзир приликом ове студије. Маркирање лептира је вршено само уколико су временске прилике биле повољне (одсуство јаког ветра и сунчано време са малом вероватноћом за кишу). Два изузетка су направљена при крају истраживања, када је сесија прескочена, иако је време било повољно, што не утиче на резултате анализе. Датуми током којих су вршена истраживања могу се видети на [Слици 25](#) у оквиру резултата ове докторске дисертације.

Током сесија је сваки од четири истраживача пратио приближно исту путању на свом локалитету, трудећи се да покрије што већи део станишта. Након хватања, свака јединка мочварног мравника је обележена јединственим бројем, на доњој страни задњег крила ([Слика 16](#)), употребом фломастера са нерастворним мастилом (Staedtler Lumocolor). Маркација је уписивана само током првог улова јединке, док је број једноставно прочитан током сваког наредног улова те јединке. Различите боје фломастера су коришћене за разликовање јединки са различитих локалитета. Означени или поново уловљени (раније означени) лептир је одмах након уписивања броја и одређивања пола пуштен на место улова, а географске координате су забележене ГПС уређајима (различите верзије Garmin eTrex), које је сваки истраживач носио са собом. Подаци о лептиру и број координате из ГПС уређаја је уписан у теренски протокол, како би се сваком лептиру могла придружити тачна географска координата.



Слика 16: Изглед маркације на крилу мочварног мравника (*Phengaris teleius*).

3.6.2. Анализа популационих параметара

Подаци о маркираним лептирима су анализирани помоћу Кормак-Цоли-Себеровог модела (*енг.* „Cormack-Jolly-Seber“ или „CJS“), који користи податке о поновном улову живих јединки (LEBRETON и сар. 1992; SCHWARZ и SEBER 1999). Он спада у групу „отворених“ модела, што значи да допушта промене у популацијама између сесија маркирања (као што су миграције, рађање и умирање јединки)¹. За моделирање популационих параметара коришћен је програм MARK 8.0 (WHITE и BURNHAM 1999). Програм користи теорију вероватноће (likelihood theory) и могућности савремених рачунара. Уместо да израчуна вредност параметра на начин уобичајен у класичној статистици (путем одговарајуће формуле), модел тражи ону вредност параметра која се најбоље уклапа са улазним подацима. Уобичајено је да се параметри израчунати на овај начин обележавају ознаком капа „^“ изнад симбола. Тако би „ê“ означавало вредност израчунату на основу вероватноће, док би „e“ означавало вредност израчунату класичном статистиком (применом формуле).

Кормак-Цоли-Себеров модел израчунава два параметра популације. Први је привидно преживљавање јединки ($\hat{\phi}$), које је представљено као збир преживљавања и емиграције јединки из популације. Међутим, у анализама се ефекат емиграције занемарује, пошто га није увек једноставно разграничити од утицаја преживљавања. Уз то, нашом студијом је обухваћена велика површина и покривен већи део територије на којој је забележен мочварни мравник, тако да се неопажене емиграције јединки свде на минимум. Други параметар који израчунава модел је вероватноћа улова јединке (\hat{p}). Стопа преживљавања и вероватноћа улова се могу израчунати за сваку сесију маркирања (i), што се означава бројем сесије у индексу ($\hat{\phi}_1, \hat{\phi}_2, \dots, \hat{\phi}_n$, односно $\hat{p}_1, \hat{p}_2, \dots, \hat{p}_n$). Шематски би маркирање јединки које обухвата шест сесија могло да се прикаже овако:

$$\begin{array}{cccccc} \hat{\phi}_1 & \hat{\phi}_2 & \hat{\phi}_3 & \hat{\phi}_4 & \hat{\phi}_5 & \\ 1 \rightarrow 2 & \rightarrow 3 & \rightarrow 4 & \rightarrow 5 & \rightarrow 6 & \\ & \hat{p}_2 & \hat{p}_3 & \hat{p}_4 & \hat{p}_5 & \hat{p}_6 \end{array}$$

Како се види из приказане шеме, параметре \hat{p}_1 и $\hat{\phi}_6$ није могуће израчунати Кормак-Цоли-Себеровим моделом.

3.6.3. Предуслови за примену популационог модела

Постоји неколико предуслова који морају бити задовољени за коришћење Кормак-Цоли-Себеровог модела:

1. Свака обележена јединка у популацији током сесије „i“ има исту вероватноћу да буде уловљена (p_i).
2. Свака обележена јединка у популацији током сесије „i“ има исту вероватноћу (ϕ_i) да

1 Насупрот отвореним моделима, затворени модели подразумевају да нема промена у популацији између две сесије (нема емиграције, имиграције, рађања или умирања јединки).

преживи до наредне сесије ($i+1$).

3. Ознаке јединки се не могу изгубити или избрисати и могу се јасно препознати и правилно прочитати.
4. Сесије су кратке у односу на време између узастопних сесија, а поновно уловљене јединке се одмах пуштају.
5. Јединке које су емигрирале из популације се не враћају на место где су уловљене.
6. Будућност сваке јединке (вероватноћа улова и преживљавање) је независна од судбине осталих јединки.

За проверу да ли су задовољени предуслови за коришћење Кормак-Доли-Себеровог модела, пре анализе података примењено је неколико тестова. Први и други предуслов за коришћење модела је проверен програмом RELEASE (BURNHAM и сар. 1987), који је доступан у виду модула унутар програма MARK. Тест 2 проверава први предуслов (иста вероватноћа улова), док Тест 3 проверава други предуслов (иста вероватноћа преживљавања).

Табашников тест је коришћен за утврђивање да ли постоје разлике у преживљавању и вероватноћи улова између мужјака и женки (TABASHNIK 1980). Овај тест се добија линеарном регресијом природног логаритма односа вероватноће поновног улова мужјака и женки наспротив времену које је протекло између улова. Он може да покаже разлике у преживљавању (уколико је нагиб регресионе криве различит од нуле) или вероватноћи улова (уколико је пресек регресионе криве различит од нуле). Треба напоменути да је током истраживања бележен само први улов јединке током сваке сесије, што је умањило број података који се могу употребити за Табашников тест. Због тога је уз овај тест коришћен и Колмогорнов-Смирновљев тест, кога је предложио Новицки (NOWICKI и сар. 2005a). Он пореди дужину задржавања јединки у популацији, која се дефинише као време протекло између првог и последњег улова јединке. Колмогорнов-Смирновљев тест може да нађе разлике у преживљавању између мужјака и женки и прецизнији је од Табашниковог теста чак и када је доступно мање података за анализу.

Старосно-независно преживљавање јединки проверено је линеарном регресијом природног логаритма броја преживелих јединки наспрам протеклог времена (BRAKEFIELD 1982). У случају када преживљавање јединки не зависи од њихове старости, удео јединки које достижу одређену старост треба да се смањује логаритамски у односу на старост јединки, а статистички значајна вредност регресионе анализе би тада потврдила да преживљавање јединки не зависи од њихове старости.

3.6.4. Избор популационог модела

Уобичајена процедура у статистичким анализама које примењују моделирање подразумева да се изгради неколико модела, од којих се затим бира онај који најбоље одговара нашим подацима или се пак доносе закључци на основу више модела водећи рачуна о

њиховој поузданости (ANDERSON и BURNHAM 2002; ANDERSON 2008; MCCREA и MORGAN 2014). Пошто преживљавање и вероватноћа улова могу да варирају између сесија, пожељно је направити сетове модела у којима су ови параметри фиксни и оних у којима је допуштено да се параметри мењају (NOWICKI и сар. 2005а; MCCREA и MORGAN 2014). Поред тога, можемо направити и сетове модела у којима параметри варирају у зависности од групе (групе су у нашем случају мужјаци и женке).

Примера ради, може се изградити модел у коме се преживљавање мења са протеклим временом (варира између сесија), док вероватноћа улова зависи од пола. Тај модел обележили би са $\hat{\phi}(t) \hat{p}(s)$ где „t“ означава време, а „s“ пол. На сличан начин, модел у коме преживљавање зависи од времена и пола, док вероватноћа улова не зависи од времена и пола, био би означен са $\hat{\phi}(t \times s) \hat{p}(\cdot)$. Овај начин означавања, употребом заграда, тачке за фиксирану вредност и произвољних симбола за вредности које нису фиксне, је уобичајена пракса у моделирању.

Уколико направимо модел у коме параметри не зависе од времена нити пола $\hat{\phi}(\cdot) \hat{p}(\cdot)$, као резултат добијамо само две вредности, једну за преживљавање ($\hat{\phi}$) и једну за вероватноћу улова (\hat{p}). Уколико преживљавање зависи од пола (s), добићемо две вредности за преживљавање, једну за мужјаци и другу за женке. Када неки параметар зависи од сесије (t), тј. варира у зависности од тренутка када су јединке маркиране, програм ће израчунати онолико вредности параметра колико има сесија, умањено за један. Последњу вредност преживљавања и почетну вредност вероватноће улова није могуће израчунати (види шематски приказ у одељку 3.6.2).

Изградња наведених, али и додатних, произвољних модела (нпр. уколико желимо да пратимо утицај температуре на преживљавање јединки) може се извршити директно из програма MARK. Поред тога он нуди и сет предефинисаних модела, који су довољни за праћење параметара који зависе од времена и групе (пола) јединки, па смо за потребе даље анализе користили тај предефинисани сет.

Осим параметара популационе биологије, који су од интереса у анализи података добијених обележавањем животиња, MARK израчунава и вредности које су потребне за избор оног модела који најбоље описује наше податке (енг. goodness of fit), што је дато као „вероватност модела“ (енг. model likelihood). Међутим, ова вредност мора бити избалансирана у односу на комплексност модела. Комплексни модели укључују више параметара (нпр. више променљивих), па је због тога лако добити модел који савршено описује дате податке (енг. „overfit“). Другим речима, са више параметара на располагању, рачунар ће боље уклопити те параметре тако да они у потпуности одговарају ономе што смо добили на терену или у експерименту. Међутим, такав резултат у већини случајева није пожељан, пошто истраживањем обично желимо да добијемо општу законитост, а од модела тражимо да нам обезбеди добра предвиђања и онда када се модел примени на општије проблеме или неки други сет података. Због тога се за оцену модела користи принцип штедљи-

вости (енг. „parsimony“)², којим се комплексни модели одбацују и даје предност моделима који могу бити генерализовани (ANDERSON и BURNHAM 2002).

Најчешће коришћена вредност за избор модела је такозвани Акаикијев информациони критеријум (AIC) (ANDERSON и BURNHAM 2002). Он се обично даје у коригованој форми (AICc) којом се решавају проблеми у случајевима када се број израчунатих параметара приближава величини узорка.

$$AIC = -2 \ln(L) + 2k$$

$$AICc = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

У овим формулама, „k“ је број параметара, „n“ је величина узорка, док „L“ представља вероватност модела. Из формуле се види да AIC узима у обзир колико се добро модел уклапа са нашим подацима (-2lnL) и комплексност модела (+2k), при чему мања вредност указује на бољи модел. Ова вредност је релативна и не може се користити за поређење потпуно различитих модела, већ само за угнежђене какав је рецимо $\phi(\cdot)$ или $\phi(s)$ у односу на $\phi(t \times s)$. Андерсон и Бурнем су дали следеће препоруке којима се треба руководити приликом избора модела:

1. За моделе чија AICc вредност одступа од најбољег модела за вредност мању од два сматра се да имају подршку у подацима ($\Delta AICc < 2$).
2. У изузетним случајевима, када је сигурно да најбољи модели не описују добро екологију врсте, могу се користити и они модели који одступају од најбољег за вредност не већу од седам ($\Delta AICc < 7$).
3. Иако AICc води рачуна о томе да фаворизује моделе са мањим бројем израчунатих параметара, уобичајено је да се коначни избор своди на најједноставнији модел из листе подржаних ($\Delta AICc < 2$). Мањи број израчунатих вредности оставља и мању могућност да дође до грешке у рачунању. Примера ради, уколико су подржани $\phi(\cdot)$ и $\phi(t)$ одабраћемо први модел (осим уколико нашим истраживањем не желимо да испитамо какав је ефекат времена на преживљавање јединки).

3.6.5. Израчунавање осталих популационих параметара

Након избора модела који најбоље описује анализиране податке можемо погледати које су израчунате вредности. Већ је поменуто да су преживљавање ($\hat{\phi}_i$) и вероватноћа улова јединки (\hat{p}_i) параметри које добијамо применом Кормак-Цоли-Себеровог модела. Сви остали параметри се добијају из ове две вредности.

2 Закон парсимоније се често назива и Окамова бритва или оштрица у част енглеског фратра Вилијама Окаме (1285-1347. година). Он је дошао до закључка да је за објашњење неке појаве потребно направити што мање могућих претпоставки, елиминишући оне које не утичу на закључке хипотезе или теорије. Овај закон се често наводи у форми „најједноставније решење је најбоље“.

Најважнији параметар који је потребно израчунати представља регрутацију (енг. „recruitment“), која описује колико је нових јединки дошло у популацију током сваке сесије (имиграцијом и рађањем). Приликом рачунања регрутације код животиња које кратко живе, могуће је да се неке јединке роде³ и угину између две сесије и остану незабележене. То се дешава уколико протекне више од једног дана између сесија маркирања ($\delta_i > 1$). Зато је пожељно користити формуле за израчунавање кориговане вредности регрутације (\hat{B}'_i) по Новицком и сарадницима којима се превазилази овај проблем (NOWICKI и сар. 2005c):

$$\hat{B}'_i = \delta_i \frac{\hat{B}_i}{1 + \hat{\varphi}^1 + \hat{\varphi}^2 + \dots + \hat{\varphi}^{\delta_i - 1}} = \frac{\delta_i \hat{B}_i (\hat{\varphi} - 1)}{\hat{\varphi}^{\delta_i} - 1}$$

Када је познат број нових јединки у популацији (регрутација), једноставно је израчунати укупну величину популације. Током периода од једне године, укупан број лептира се добија као проста сума свих регрутација:

$$\hat{N} = \sum_{i=0}^{k-1} \hat{B}'_i$$

За израчунавање стандардне грешке потребно је наћи варијансу помоћу формула које је такође предложио Новицки са сарадницима (NOWICKI и сар. 2005c):

$$\begin{aligned} \text{Var}(\hat{N}_{\text{total}}) &= \sum_{i=0}^{k-1} \text{Var}(\hat{B}'_i) + 2 \sum_{i=0}^{k-1} \text{Cov}(\hat{B}'_i; \hat{B}'_{i+1}) \\ \sum_{i=0}^{k-1} \text{Cov}(\hat{B}'_i; \hat{B}'_{i+1}) &= \frac{k}{k-3} \sum_{i=0}^{k-1} (\hat{B}'_i - \bar{\hat{B}}')^2 - \frac{k-1}{2(k-3)} \sum_{i=0}^{k-1} (\hat{B}'_{i+1} - \hat{B}'_i)^2 \end{aligned}$$

$$\hat{B}'_0 = \hat{B}'_k = \hat{N}_1, \text{ где „}k\text{“ представља број сесија маркирања (број дана).}$$

Поред укупног броја јединки на одређеном локалитету, од значаја је да се процени густина јединки по јединици површине (ha). Површина станишта лептира израчуната је из координата које су бележене приликом улова јединки. У првом кораку, коришћена је функција „Delaunay triangulation“ у програму QGIS за претварање тачака у полигоне. Потом су ручно уклоњени велики полигони који повезују удаљене тачке између очигледно неповољних делова станишта. Површина преосталих полигона је израчуната у калкулатору поља функцијом „\$area“. На овај начин добили смо објективну површину области унутар које је вршено маркирање јединки. Густина јединки је добијена као однос између броја јединки и површине станишта (у хектарима).

Теренским истраживањима није покривено неколико станишта на којима је забележен мочварни мравник, па није могућа директна процена укупне величине популација овог лептира у Србији. Уместо тога, искоришћена је површина полигона направљених за оцену квалитета станишта (видети поглавље 3.4.2) и густина јединки на најближем стани-

3 У случају лептира се подразумевају адулти, који се излежу из лутке.

шту које је покривено истраживањима. На тај начин је било могуће проценити број јединки на неистраженим стаништима у години истраживања и дати оквирне бројности одраслих јединки на читавом подручју где је мочварни мравник пронађен у Србији.

Дневна величина популације (\hat{N}_i) израчуната је једноставним дељењем броја јединки које су ухваћене током сесије маркирања вероватноћом улова јединки током те сесије. Ова вредност је дата засебно за мужјаке и женке у виду графика.

Однос полова је приказан као једноставна пропорција броја мужјака и женки. Просечна дужина живота (\hat{e}) је добијена из преживљавања, употребом формуле коју су предложили Новицки и сарадници (NOWICKI и сар. 2005c):

$$\hat{e} = (1 - \hat{\phi})^{-1} - 0,5$$

У случају да преживљавање варира у односу на време (сесију), коришћен је пондерисани просек, који је израчунат на основу броја ухваћених јединки током сваке сесије.

3.6.6. Анализа података о миграцијама јединки

У анализи података о миграцијама јединки потребно је разграничити померање јединки унутар локалне популације (тј. унутар исте ливаде) и померање јединки између локалних популација (тј. између различитих ливада). Због тога се први параметар означава као премештање јединки (енг. „displacement“), док је други параметар означен као дисперзија (енг. „dispersal“) (нпр. SKÓRKA и сар. 2013a).

За анализу података о премештању и дисперзији јединки, коришћени су подаци добијени током студије маркирања и поновног улова, где је свака јединка означена јединственим бројем, а сваки улов одређен географским координатама (поглавље 3.6.1). Све анализе су рађене у програму R (R CORE TEAM 2016), а поступак је аутоматизован кодирањем функција за сортирање података и рачунање растојања између узастопних улова јединки. Сортирање је обухватило и филтрирање података, при чему је задржана историја улова оних јединки које су ухваћене два или више пута. Сваком налазу је додељен назив локалитета и број ливаде на којој је лептир уловљен. У другом кораку је израчунато праволинијско растојање између узастопних налаза коришћеном пакета „sp“ у R-у.

Поред стварних премештања јединки унутар исте локалне популације, дати су и сумарни резултати за сва премештања, која су обухватила и премештање унутар и изван локалне популације. Резултати су приказани у виду дескриптивне статистике, а подаци са засебних локалитета и између полова су поређени употребом Краскал-Воласовог и Ман-Витнијевог У теста (који је у R-у дат као специјалан случај Вилкоксоновог теста за две засебне популације).

Подаци о дисперзији су добијени на сличан начин, уз задржавање историје улова јединки које су прешле на суседну ливаду (локалну популацију). Резултати су приказани у виду дескриптивне статистике, а параметри између локалитета и полова су поређени

помоћу Краскал-Воласовог и Ман-Витнијевог У теста.

Пошто дисперзија лептира на дужа растојања прати инверзну степену функцију (HILL и сар. 1996; BAGUETTE 2003; FRIC и KONVIČKA 2007), могуће је урадити регресиону анализу и из добијене регресионе формуле израчунати вероватноћу дисперзије јединке на одређену раздаљину. У једначини инверзне степене функције можемо изразити степен вероватноће „I“ да јединка пређе растојање „D“ као:

$$I = CD^{-n}$$

Променљива „C“ представља константу, док „n“ одређује ефекат растојања на дисперзију. Из ње се логаритмовањем може једноставно извести једначина за регресиону анализу:

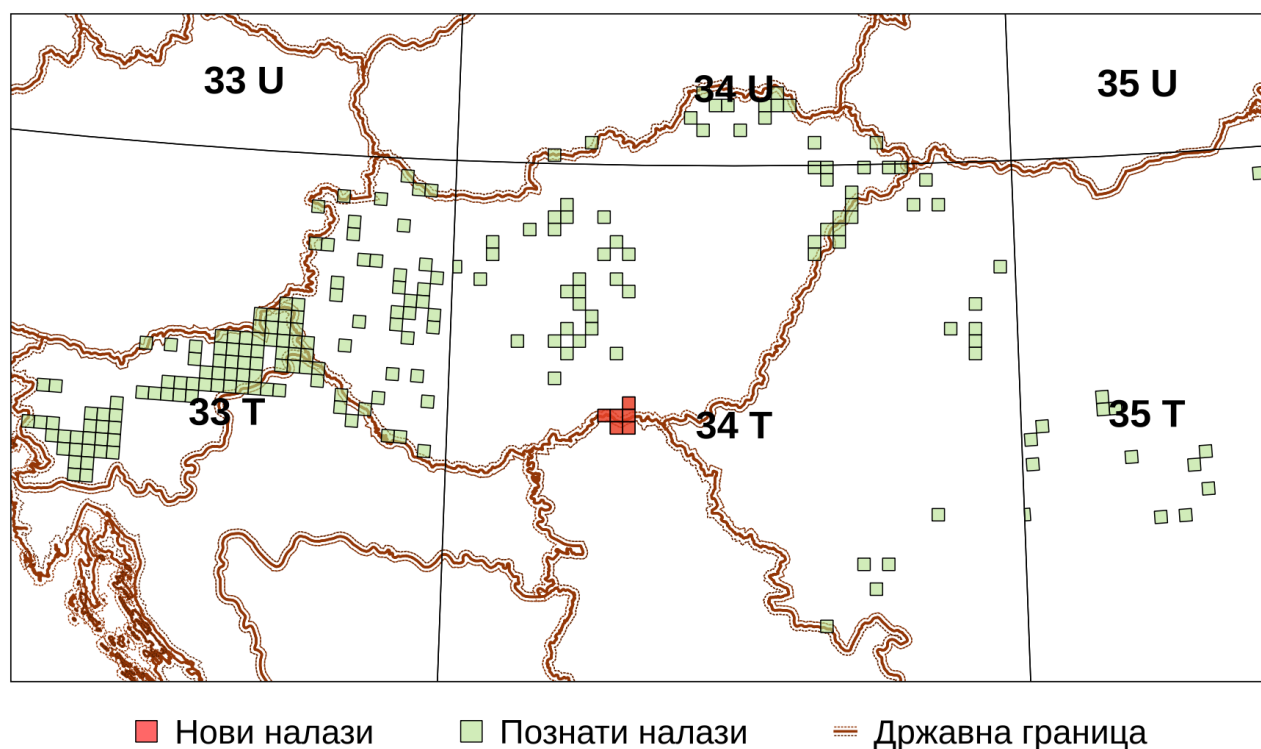
$$\ln I = \ln C - n \ln D$$

Параметри „n“ и „C“ се добијају линеарном регресијом природног логаритма дела јединки које су прешле одређено растојање и природног логаритма дужине тог растојања. Растојање које су јединке прешле је потребно изразити кумулативно за одређене дужине тог растојања. За потребе ове анализе, подаци о поновним уловима јединки изван ливаде на којој су првобитно ухваћене су груписани у категорије од 50 метара (уз помоћ хистограма у R-у). За свако такво растојање (D) израчуната је вероватноћа да га јединка савлада (I). Логаритмовањем и регресионом анализом добијамо параметре „n“ (нагиб криве) и „C“ (пресек криве), а њиховом заменом у регресионој једначини се може израчунати вероватноћа да јединка пређе одређено, задато растојање.

4. Резултати

4.1. Распрострањеност мочварног мравника

Мочварни мравник (*Phengaris teleius*) је палеарктичка врста, чије распрострањење обухвата подручје од западне Европе, преко централних делова Европе и Азије, до Јапана (Слика 8). Током теренских истраживања у периоду од 2012. до 2015. године, у граничном подручју између Србије и Мађарске, ова врста је пронађена на неколико нових локалитета који обухватају следећа заштићена подручја: Парк изузетних одлика „Суботичка пешчара“, Специјални резерват природе „Лудашко језеро“ и Специјални резерват природе „Селевењске пустаре“ у Србији, као и Национални парк Кишкуншаг у Мађарској. Локалитети у којима је по први пут регистрован мочварни мравник обухватају шест MGRS квадрата величине 10×10 km (Слика 17) и налазе се на око 40 km од најближих познатих популација те врсте.

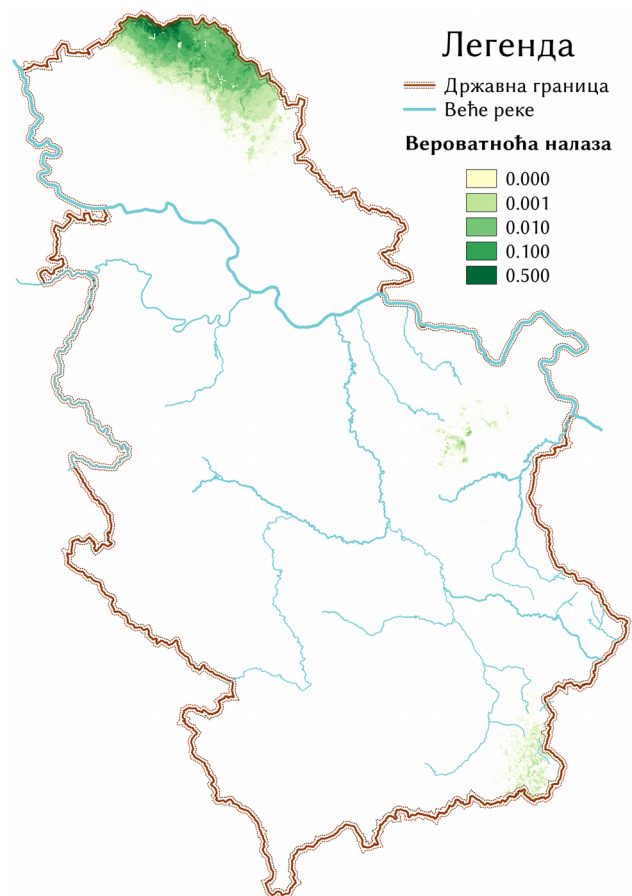


Слика 17: Распрострањеност мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на подручју Словеније, Хрватске, Мађарске, Србије и Румуније. Ознаке на мапи представљају UTM зоне, унутар којих су приказани MGRS квадрати површине 10×10 километара. Квадрати у којима је присуство мочварног мравника забележено током истраживања од 2012. до 2015. године су издвојени од већ познатих налаза црвеном бојом.

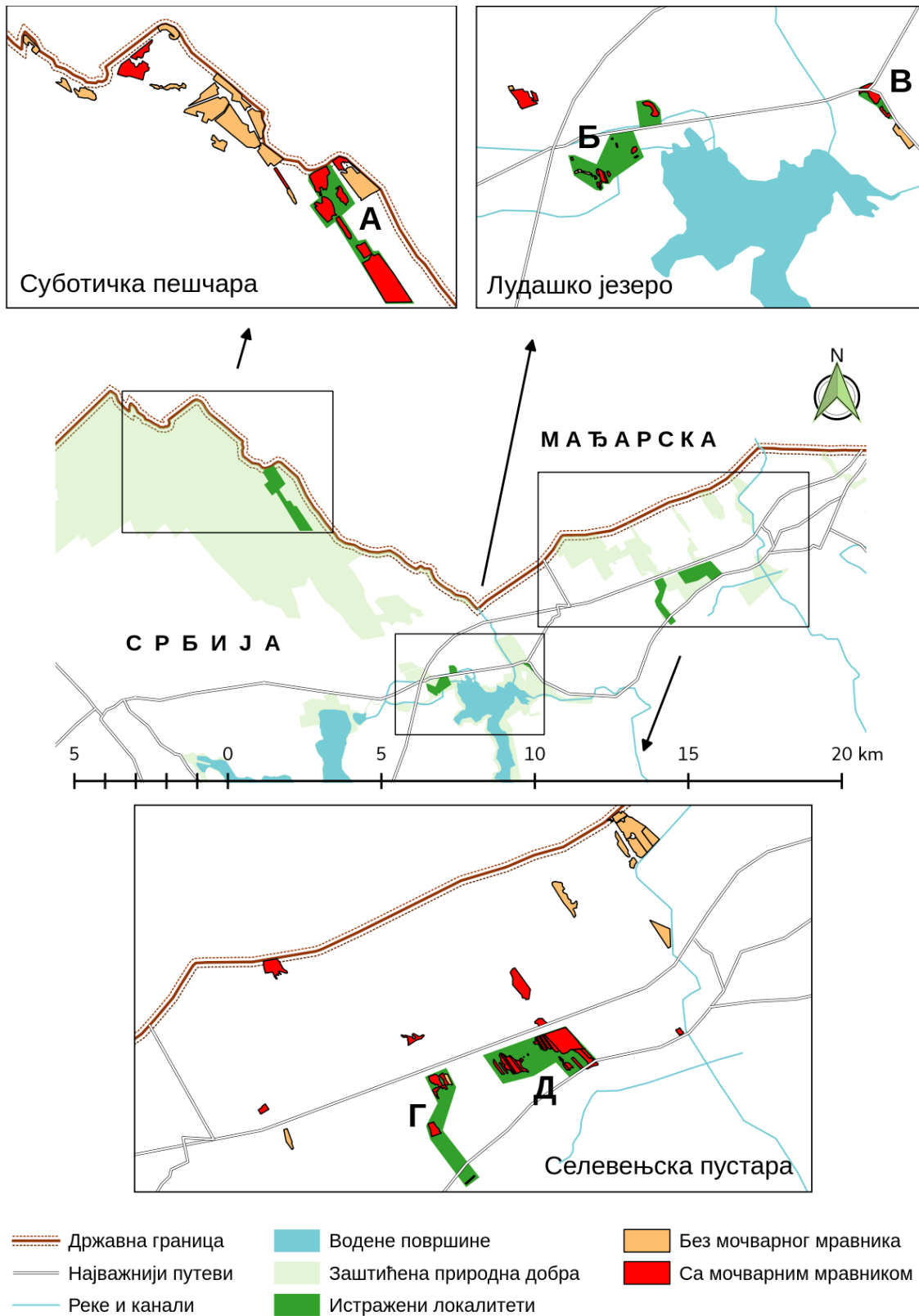
Иако су теренски изласци током 2012. и 2013. године, са циљем да се утврди распрострањеност мочварног мравника у Србији, покрили значајно шире подручје (поглавље 3.2), лептир је забележен само у близини заштићених природних добара која окружују Суботицу (Слика 19 и 21). Поред тога, присуство лептира није утврђено нигде другде у Србији, иако је велики део државе покривен фаунистичким истраживањима у периоду активности одраслих јединки мочварног мравника од тренутка првог налаза ове врсте (Слика 15). Модел еколошке нише мочварног мравника јасно издваја северни део Србије као подручје са највећом вероватноћом налаза ове врсте (Слика 18). Слични еколошки услови постоје и у околини Кучајских планина (Жагубица) и, донекле, у околини Дуката (Босилеград). Најзначајнија променљива која обликује еколошку нишу мочварног мравника је количина падавина у најсушнијем периоду (преко 70% доприноса моделу). Видан је ефекат различите употребе земљишта (енг. „land cover“) и годишњег опсега температуре, док су остале променљиве биле од мањег значаја.

Током фазе мапирања распрострањености мочварног мравника, исцртано је 97 полигона, који обухватају станишта са биљком хранитељком овог лептира (тј. потенцијалних станишта лептира дефинисана у поглављу 3.4.2). Укупна површина свих полигона износи 2,3 km². Лептир је присутан унутар 62 полигона, што чини 64% ливада са потенцијалним стаништем. Просечна величина полигона са биљком хранитељком је 2,4 ha (медијана 0,9; први квантил 0,3; трећи квантил 2,9), док је величина полигона где је нађен мочварни мравник нешто мања и износи у просеку 1,9 ha (медијана 0,6; први квантил 0,3; трећи квантил 1,6). Најмања површина полигона је свега 65 m², док највећа износи 25 ha.

У односу на 2012. и 2013. годину, током популационе студије која је рађена 2014. године, примећено је изумирање неколико локалних популација. Лептири нису забележени на централном станишту унутар локалитета Б и на најјужнијем делу локалитета Г. Насупрот овом запажању, до сада није забележен ни један случај колонизације ненасељених ливада.

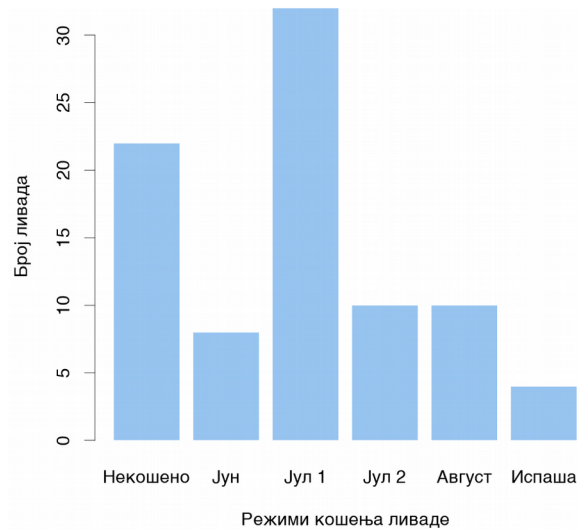


Слика 18: Мапа добијена моделирањем еколошке нише мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Максенту за подручје Србије. AUC = 0,99.



Слика 19: Детаљна мапа станишта мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на подручју северне Србије. Станишта лептира приказана у виду ливада на којима је забележена јарчија трава (*Sanguisorba officinalis*). Истражено подручје означава локалитете на којима је 2014. године рађена популациона студија методом маркирања и поновног улова.

4.2. Оцена квалитета станишта



Слика 20: Начин одржавања ливада које представљају потенцијална станишта мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у Србији. Подаци потичу из 2013. године.

Анализа квалитета станишта рађена је током 2013. године на 73 ливаде са биљком хранитељком мочварног мравника. Лептири су готово увек налажени на редовно кошеним ливадама (72%), при чему се све ливаде косе само једном годишње (Слика 20). У четири случаја је забележено и напасање стоке. Мали број ливада на којима се стока напаса и додатно кошење неких од ових ливада не даје довољно основа за примену сложенијих статистичких тестова. Највећи број ливада се коси у првој половини јула или је остао непокошен све до августа 2013. године. Међутим, треба напоменути да је један део непокошених ливада вероватно накнадно кошен у септембру.

Највећи број ливада (82%) садржи више од 150 јединки биљке хранитељке. Поред тога, биљке су углавном оцењене као средње високе (70%), док су остале категорије хабитуса заступљене са 6-12%. Ни једно станиште није видно зарасло у трску, жбуње и дрвеће, при чему је проценат зараслог станишта био 6% у просеку, а највише до 50%. Потенцијално највећи проблем може да представља зарастање у трску, пошто је ова биљка забележена на 80% од укупног броја станишта и њено ширење се сузбија редовним кошењем. Није уочена никаква разлика у процентуалној заступљености трске на ливадама унутар различитих локалитета.

Molinia caerulea је заступљена на 54% станишта, док су врсте из рода *Carex* забележене на 23% станишта. *Molinia caerulea* је била најчешћа у Суботичкој пешчари, док је на Лудашком језеру забележена само у источном делу (по локалитетима: А – 88%, Б – 0%, В – 37%, Г – 61% и Д – 56%). Такође, врсте из рода *Carex* готово да нису бележене на Лудашком језеру, док је њихова заступљеност на осталим локалитетима била слична (А – 33%, Б – 0%, В – 12%, Г – 46% и Д – 17%). Ливадска линцура (*Gentiana pneumonanthe*) је регистрована на свега две ливаде, и то на Селевењу и у Суботичкој пешчари.

4.2.1. Релативна бројност популација

Укупно је забележено 278 јединки врсте *P. teleius* на линијским трансектима у трајању од 10 минута. У просеку су бележене три јединке мочварног мравника (медијана 0; трећи квантил 3) по једној ливади. Највећи број лептира је забележен на Селевењу (просечно 6 лептира на локалитету Д и 2,7 лептира на локалитету Г), затим на Лудашком језеру (просечно 2,2 лептира на локалитету Б и 0,7 лептира на локалитету В), а најмање у Суботичкој пешчари (просечно 0,7 лептира на локалитету А). До сличних резултата се долази и када податке са трансекта прикажемо у виду мапе (Слика 21), где се јасно види да су најбројније локалне популације мочварног мравника у Селевењској пустари. Популације у Суботичкој пешчари су имале најмањи број јединки по станишту, а велики део станишта је био без лептира. Поред тога, најсевернији део Селевењске пустаре обухвата комплекс влажних ливада са наизглед повољним стаништем, на коме није забележено присуство мочварног мравника.

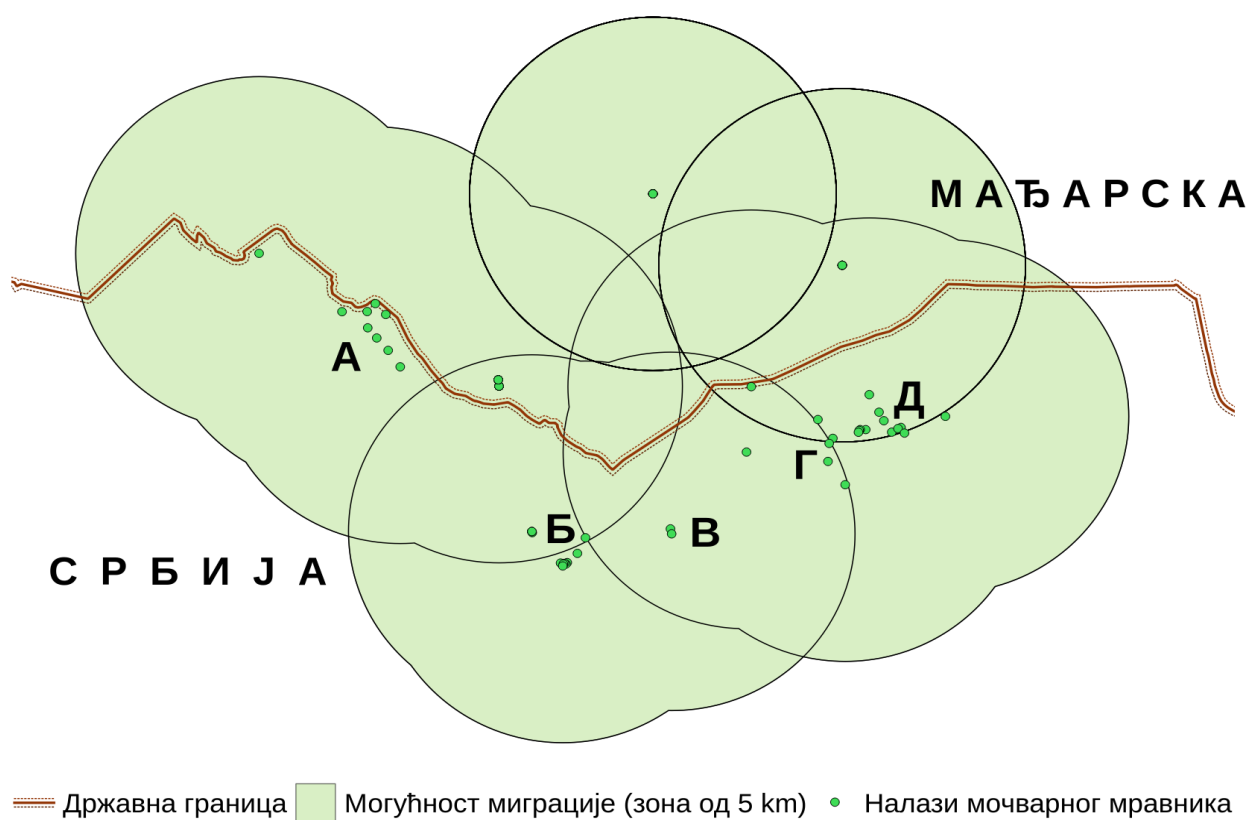


Слика 21: Релативна бројност мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на подручју северне Србије забележена 2013. године током линијских трансеката у трајању од по 10 минута.

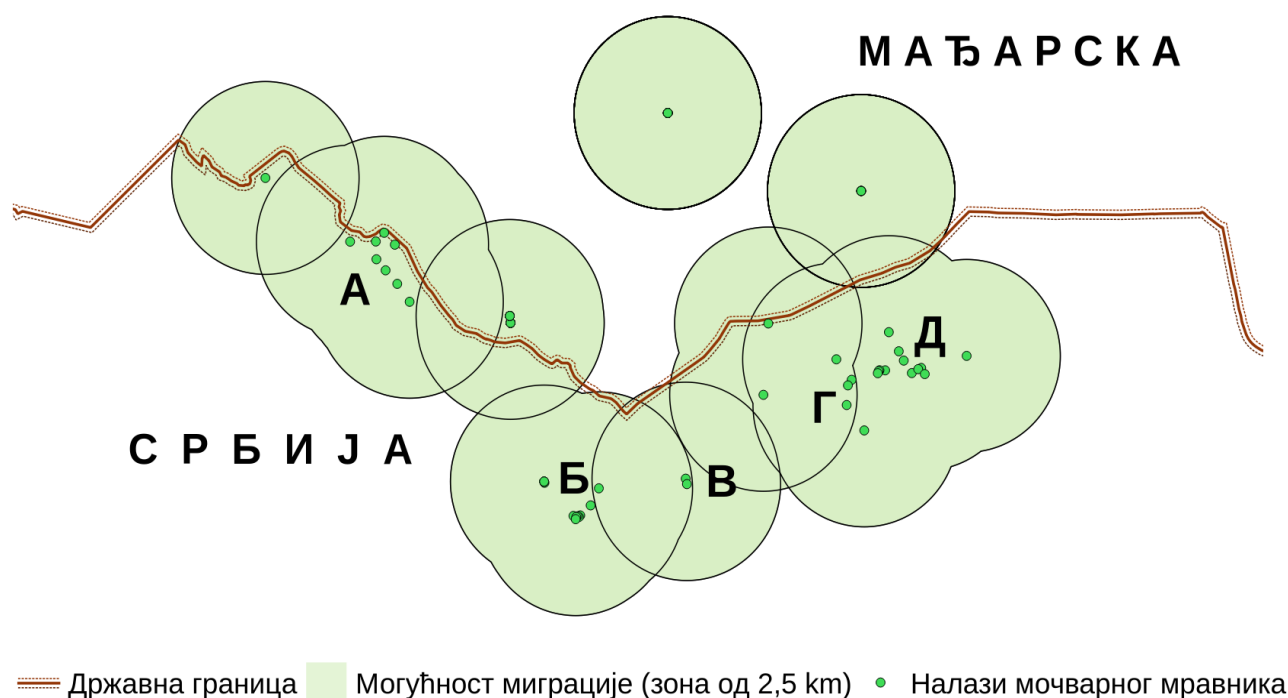
4.2.2. Повезаност станишта

Највеће праволинијско растојање између одговарајућих станишта на којима је забележен мочварни мравник у Србији износи 18 km. Уколико око постојећих налаза лептира исцртамо кружницу полупречника пет километара (највеће забележене раздаљине приликом миграције), добијамо да су све анализирани локалне популације на северу Србије међусобно повезане (Слика 22).

Чак и уколико узмемо у обзир да лептири могу да пређу растојање од највише 2,5 километара, можемо видети да још увек постоји добра повезаност између локалних популација (Слика 23).



Слика 22: Мапа повезаности локалних популација мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на ширем подручју Суботице, добијена исцртавањем кружнице полупречника 5 km око постојећих налаза лептира. Локалитети обухватају Суботичку пешчару (А), Лудашко језеро (Б и В) и Селевењску пустару (Г и Д). Налази лептира у суседним подручјима Мађарске су такође приказани, како би се добио увид у могућност размене јединки на подручју читаве популационе структуре.



Слика 23: Мапа повезаности локалних популација мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на ширем подручју Суботице, добијена исцртавањем кружнице полупречника 2,5 km око постојећих налаза лептира. Локалитети обухватају Суботичку пешчару (А), Лудашко језеро (Б и В) и Селевењску пустару (Г и Д). Налази лептира у суседним подручјима Мађарске су такође приказани, како би се добио увид у могућност размене јединки на подручју читаве популационе структуре.

4.2.3. Квалитет станишта (униваријантна анализа)

Резултати Краскал-Воласовог теста, којим смо испитали зависност између бројности лептира у односу на површину ливаде, растојање до најближе суседне ливаде са биљком хранитељком и проценат зараслог дела ливаде, нису били статистички значајни (Табела 2). Иако није статистички значајна, постоји извесна негативна повезаност између бројности лептира и величине ливаде, као и између бројности лептира и растојања до суседних ливада.

Табела 2: Резултати Краскал-Воласовог теста којим је испитана сличност у површини ливаде, растојању до најближе ливаде са одговарајућим стаништем и проценту зараслог дела ливаде између три категорије присуства мочварног мравника (*Phengaris teleius*), током 2013. године. Дескриптивна статистика за вредности коришћених променљивих је дата као медијана, са првим и трећим квартилом у загради.

		Површина ливаде (ha)	Растојање између ливада (m)	Зарастање станишта (%)
Присуство лептира	Без лептира	2 (0,5 – 3,7)	34 (4 – 84)	5 (0 – 10)
	Од 1 до 9	1,6 (0,5 – 2,9)	16 (3 – 99)	0 (0 – 10)
	Више од 10	1 (0,7 – 1,4)	18 (0 – 35)	0 (0 – 7,5)
		χ^2	0,73809	0,46374
Краскал-Воласов тест		df	2	2
		P	0,6914	0,793
				0,6696

χ^2 тест је коришћен за утврђивање разлике у присуства мочварног мравника у односу на категоријске променљиве које описују параметре истражених ливада. Статистички значајна разлика постоји између присуства мочварног мравника и бројности (Табела 3), односно хабитуса биљке хранитељке (Табела 4), али не и између присуства лептира и периода кошења ливада (Табела 5). На почетку поглавља 4.2 истакнуто је да је највећи број ливада поседовао велики број биљака, које су углавном биле средње величине.

Табела 3: Зависност између присуства мочварног мравника (*Phengaris teleius*) и три категорије бројности биљке хранитељке (*Sanguisorba officinalis*) испитана χ^2 тестом. Вредности у табели представљају забележене вредности са очекиваним вредностима у загради. Подаци потичу из 2013. године.

	Бројност биљке хранитељке		
	Од 1 до 14	Од 15 до 150	Више од 150
Ливаде без лептира	2 (1)	9 (5,5)	26 (30,5)
Ливаде са лептиром	0 (1)	2 (5,5)	35 (30,5)

$\chi^2 = 7.7824$, P = 0.01349

Табела 4: Зависност између присуства мочварног мравника (*Phengaris teleius*) и четири категорије хабитуса биљке хранитељке (*Sanguisorba officinalis*) испитана χ^2 тестом. Вредности у табели представљају забележене вредности са очекиваним вредностима у загради. Подаци потичу из 2013. године.

	Величина биљке хранитељке			
	Само листови	Ниска	Средња	Висока
Ливаде без лептира	5 (2,46)	6 (4,93)	25 (26,14)	0 (2,46)
Ливаде са лептиром	0 (2,53)	4 (5,06)	28 (26,86)	5 (2,53)

$\chi^2 = 10.558$, P = 0.008496

Табела 5: Зависност између присуства мочварног мравника (*Phengaris teleius*) и пет категорија времена када су ливаде кошене, испитана χ^2 тестом. Вредности у табели представљају забележене вредности са очекиваним вредностима у загради. Временски период обухвата месеце јун, јул и август, 2013. године, када се највећи број истражених ливада коси.

	Период кошења ливаде				
	Некошено	Јун	Прва половина јула	Друга половина јула	Август
Ливаде без лептира	11 (10,5)	3 (3)	13 (15,5)	4 (4)	6 (4)
Ливаде са лептиром	10 (10,5)	3 (3)	18 (15,5)	4 (4)	2 (4)

$\chi^2 = 2.8541$, $P = 0.6432$

4.2.4. Квалитет станишта (генерализовани линеарни модели)

Биномном фамилијом генерализованих линеарних модела утврђено је да неколико параметара станишта утиче на присуство лептира (Табела 6). Као и код χ^2 теста, статистички значајне променљиве су хабитус биљке хранитељке и њена бројност. Лептири су чешће били присутни на ливадама са високим биљкама и тамо где је бројност биљака била већа од 150 јединки. Две променљиве које се приближавају статистичкој значајности указују да кошење у првој половини јула има позитиван ефекат на присуство лептира и да су лептири чешће налажени на мањим ливадама.

Табела 6: Резултати биномне фамилије генерализованих линеарних модела којим је моделирано присуство мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у односу на шест независних променљивих које описују параметре станишта. Р вредности за статистички значајне променљиве су подељане, док су вредности променљивих које су близу статистичкој значајности подвучене.

Независна променљива	Вредност	Стандардна грешка	z вредност	Р вредност
Пресек	-1,30852	1,85218	-0,706	0,47989
Растојање између ливада*	0,04274	0,12888	0,332	0,74016
Површина ливаде*	-0,40040	0,21908	-1,828	<u>0,06760</u>
% зарастања	-0,01675	0,02363	-0,709	0,47832
Кошење у јуну	1,42561	1,24558	1,145	0,25240
Кошење у јулу I	1,31691	0,72645	1,813	<u>0,06986</u>
Кошење у јулу II	1,31473	1,11801	1,176	0,23961
Кошење у августу	-0,33570	1,04105	-0,322	0,74710
Више од 150 биљака	3,26274	1,03668	3,147	0,00165
Висока биљка	1,95166	0,83998	2,323	0,02015

* Вредности су логаритмоване.

Нулта девијанса = 101 са 72 степена слободе; девијанса резидуа = 68 са 60 степена слободе, $P_{(\chi^2)} = 0,0805$.

Негативном биномном фамилијом генерализованих линеарних модела, којом је поређена зависност између бројности лептира и испитаних параметара станишта, добијени су слични резултати као и претходном анализом (Табела 7), који указују да је више лептира било присутно на стаништима где је биљка хранитељка висока и бројна. Кошење у првој половини јула је такође близу статистичке значајности и има позитиван ефекат на бројност лептира.

Табела 7: Резултати негативне биномне фамилије генерализованих линеарних модела којим је моделирана бројност мочварног мравника (*Phengaris teleius*) у односу на шест независних променљивих које описују параметре станишта. Р вредности за статистички значајне променљиве су подељане, док су вредности променљивих које су близу статистичкој значајности подвучене.

Независна променљива	Вредност	Стандардна грешка	z вредност	Р вредност
Пресек	-1,050449	1,328334	-0,791	0,429060
Растојање између ливада [*]	-0,043691	0,088460	-0,494	0,621374
Површина ливаде [*]	-0,198351	0,146142	-1,357	0,174703
% зарастања	0,004954	0,016519	0,300	0,764274
Кошење у јуну	0,538390	0,827764	0,650	0,515424
Кошење у јулу I	0,907292	0,500476	1,813	<u>0,069853</u>
Кошење у јулу II	1,039403	0,718968	1,446	0,148265
Кошење у августу	-0,320110	0,732513	-0,437	0,662110
Више од 150 биљака	2,574240	0,746282	3,449	0,000562
Висока биљка	1,268934	0,575556	2,205	0,027474

^{*} Вредности су логаритмоване.

Нулта девијанса = 119 са 72 степена слободе; девијанса резидуа = 69 са 60 степена слободе, $P_{(x^2)} = 0,2710$.

4.3. Популациона екологија

Током детаљне студије маркирања и поновног улова, која је рађена 2014. године, укупно су обележене 3.972 јединке мочварног мравника: локалитет А – 733, Б – 706, В – 77, Г – 339 и Д – 2.117 (Табела 12). У пилот истраживању током 2012. године обележено је 106 лептира на делу локалитета Г, док је током 2013. обележено додатних 83 јединки на локалитету Б.

4.3.1. Тестирање предуслова за примену модела

Основни предуслов за примену Кормак-Џоли-Себеровог модела је да се ознаке на јединкама не могу изгубити или превидети. Он је задовољен, пошто се ознаке нису скидале и увек су биле јасно видљиве. У само неколико случајева, када је део крила био оштећен, утврђен је број јединке детаљним прегледом лептира и историјата претходних улова са тог локалитета.

Други предуслов за примену модела је да су сесије „тренутне“, тј. да је су кратке у односу на период између сесија. Због овог предуслова су сесије одржаване релативно кратким, иако су трајале дуже у делу сезоне када је бројност одраслих јединки била на врхунцу. Разлог оваквог дизајна истраживања је тежња да се вероватноћа улова јединки одржи прилично константном током целог периода истраживања.

Тестирање предуслова за примену модела из програма RELEASE није открило статистички значајне разлике у преживљавању и вероватноћи улова између различитих сесија (Табела 8). Ови резултати су идентични на свим локалитетима, како за мужјаке, тако и за женке.

Табела 8: Резултати теста подобности података из програма RELEASE, којим се пореде разлике у вероватноћи улова (Тест 2) и преживљавању јединки (Тест 3) између различитих сесија.

Локалитет	Година	Тест 2 + 3 (мужјаци)			Тест 2 + 3 (женке)			Свеукупни тест 2 + 3		
		χ^2	df	P	χ^2	df	P	χ^2	df	P
A	2014	32,3438	56	0,9953	55,9540	54	0,4014	88,2978	110	0,9366
B	2013	2,7156	9	0,9745	4,0288	10	0,9460	6,7445	19	0,9955
B	2014	32,9690	49	0,9617	25,9904	48	0,9960	58,9594	97	0,9992
B	2014	0,9362	10	0,9999	0,0000	2	1,0000	0,9362	12	1,0000
Г	2012	10,0897	10	0,4327	1,7368	7	0,9730	11,8265	17	0,8105
Г	2014	7,1592	31	1,0000	10,4197	36	1,0000	17,5789	67	1,0000
Д	2014	63,1396	71	0,7354	62,1646	71	0,7636	125,3042	142	0,8396

Пошто су вредности пресека и нагиба регресионе криве у Табашниковом тесту биле близу нуле, овај тест није нашао никакве разлике у преживљавању и вероватноћи улова јединки између различитих полова⁴ (Табела 9). Резултати Колмогорнов-Смирновљевог теста ($P > 0,05$) јасно указују да нема разлика у преживљавању између мужјака и женки унутар свих истражених популација (Табела 9).

Табела 9: Поређење времена задржавања јединки у популацији (преживљавање + емиграција) и вероватноће улова мужјака и женки на свим истраженим локалитетима током 2014. године. Статистички значајна P вредност је подељана, док је вредност која се приближава статистичкој значајности подвучена.

Локалитет	Колмогорнов-Смирновљев тест			Табашников тест			
	D	P	Пресек	Нагиб	F	df	P
A	0,063073	0,4913	0,29508	-0,03506	0,5889	10	0,4606
B	0,087085	0,1461	0,54323	-0,27928	30,3	6	0,001509
B	0,018868	1*	-0,71981	0,20868	8,022	2	0,1053
Г	0,041957	0,9985	0,19966	-0,08332	4,364	7	<u>0,07508</u>
Д	0,022995	0,9454	-0,13521	0,01774	0,7569	13	0,4001

* Није могуће израчунавање тачне P вредности (мали број података).

4 Треба напоменути да Табашников тест у већем броју случајева није достигао статистичку значајност, што је вероватно последица малог броја тачака које смо користили за анализу линеарном регресијом. Ови резултати би били значајнији да је вероватноћа улова јединки била већа, или да смо бележили податке о поновном улову исте јединке током исте сесије.

Тест старосно-независног преживљавања јединки, који представља линеарну регресију природног логаритма броја јединки које су достигле одређену старост, потврдио је да преживљавање јединки не зависи од њиховог узраста (Табела 10). Број јединки које достигну одређену старост (у данима) је линеарно опадао у односу на протекло време, што се види из статистички значајних вредности линеарне регресије. Једини изузетак је локалитет В, где је мали број података онемогућио поуздано исцртавање криве линеарне регресије.

Табела 10: Тест старосно-независног преживљавања јединки, који представља линеарну регресију природног логаритма броја преживелих јединки у односу на време. Статистички значајне Р вредности су подељане.

Локалитет	R ²	df	P
А	0,9095	10	1,554 × 10⁻⁰⁶
Б	0,9471	10	1,046 × 10⁻⁰⁷
В	0,3699	3	0,2764
Г	0,9006	8	2,779 × 10⁻⁰⁵
Д	0,9399	13	2,568 × 10⁻⁰⁹

Избор модела који најбоље описује прикупљене теренске податке приказан је у Табели 11.

Табела 11: Избор модела уз помоћ коригованог Акаикијевог информационог критеријума. У табели су приказани само модели који су подржани подацима ($\Delta AICc < 2$). Модел који је коришћен за израчунавање параметара на сваком од локалитета приказан је подебљаним фонтом.

Модел	AICc	$\Delta AICc$	AICc тежина	Вероватноћа модела	Бр. парамет.	Одступање
Локалитет А (2014)						
$\varphi(s \times t) p(s)$	2433,6254	0,0000	0,65059	1,00000	33	565,3293
$\varphi(s) p(s)$	2434,9134	1,2880	0,34168	0,52520	4	626,6515
Локалитет Б (2013)						
$\varphi(t) p(\cdot)$	298,5864	0,0000	0,61869	1,00000	4	88,4271
Локалитет Б (2014)						
$\varphi(t) p(\cdot)$	1729,0783	0,0000	0,60338	1,00000	24	393,5412
$\varphi(t) p(s)$	1730,7813	1,7030	0,25751	0,42680	25	393,1396
Локалитет В (2014)						
$\varphi(\cdot) p(\cdot)$	145,3931	0,0000	0,47722	1,00000	2	45,3835
$\varphi(\cdot) p(s)$	146,9041	1,5110	0,22419	0,46980	3	44,7669
Локалитет Г (2012)						
$\varphi(\cdot) p(\cdot)$	302,3702	0,0000	0,34732	1,00000	2	70,8277
$\varphi(s) p(s)$	303,2893	0,9191	0,21936	0,63160	4	67,5675
$\varphi(s) p(\cdot)$	303,4757	1,1055	0,19984	0,57540	3	69,856 8
$\varphi(\cdot) p(s)$	303,8940	1,5238	0,16212	0,46680	3	70,2751
Локалитет Г (2014)						
$\varphi(\cdot) p(\cdot)$	844,0610	0,0000	0,53009	1,00000	2	276,9096
$\varphi(s) p(\cdot)$	846,0279	1,9669	0,19826	0,37400	3	276,8509
$\varphi(\cdot) p(s)$	846,0716	2,0106	0,19398	0,36590	3	276,8945
Локалитет Д (2014)						
$\varphi(t) p(\cdot)$	5298,3358	0,0000	0,40883	1,00000	23	823,2012
$\varphi(t) p(s)$	5299,6160	1,2802	0,21555	0,52720	24	822,4474

4.3.2. Израчунавање популационих параметара

Израчунате величине популација мочварног мравника на истраженим локалитетима у Србији крећу се од 167 до 5.518 јединки (Табела 12). Када се сабере бројност јединки у популацијама на појединачним локалитетима, добија се 9.703 лептира на целом истраженом подручју. Густина популација лептира такође значајно варира између локалитета, од 82 до 419 јединки по хектару (Табела 12). Познат број лептира на истраженим ливадама и површина истражених и неистражених ливада (Слика 19), коришћени су за процену укупне величине популација на свим познатим стаништима у Србији. При томе су за рачунање броја лептира на неистраженим ливадама коришћени подаци са дела локалитета у коме је бројност локалне популације позната. Укупан број одраслих мочварних мравника у широј околини Суботице процењена је на око 15.000 јединки.

Табела 12: Израчунате вредности величине популације мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на истраженим локалитетима током 2014. године.

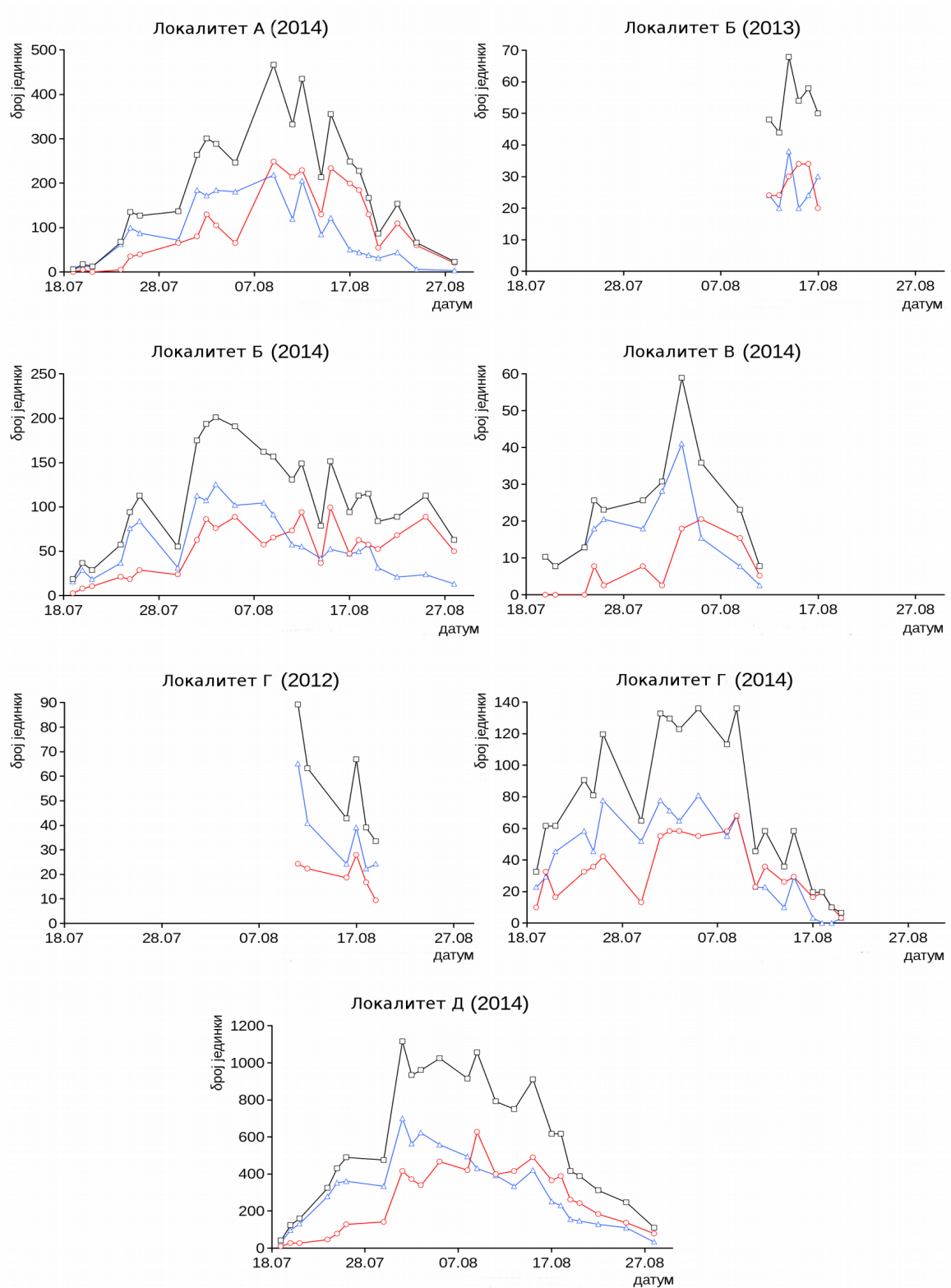
Локалитет	Број маркираних јединки (n)	Величина популације (N)	Густина популације ^a
А	733	1742 ± 188	82
Б	706	1489 ± 244	419
В	77	167 ± 61	250
Г	339	787 ± 141	158
Д	2117	5518 ± 576	248

^a Густина је дата као број лептира по хектару станишта.

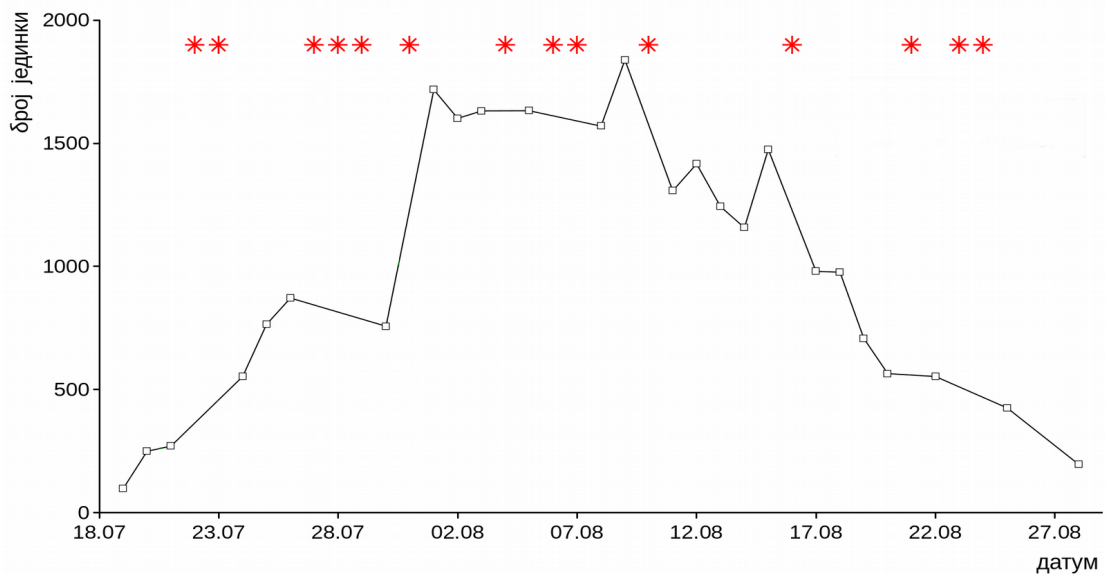
Највећа густина популације је забележена на влажним ливадама типа *Phragmites* (локалитет Б), док је најмања густина забележена на ливадама типа *Molinia*, које су биле релативно суве током периода истраживања (локалитет А) (Табела 12).

Период активности одраслих лептира обухвата јул и август, са највећим бројем јединки почетком августа (Слике 24 и 25). Овај период се унеколико разликовао између локалних популација (Слика 24). То важи и за почетак и завршетак периода летења, али и за целокупно трајање тог периода. Изузев на локалитету В, нису изражени јасни пикови у процени дневне величине популације.

Све популације су биле протандричне, при чему су се женке јавиле неколико дана након мужјака.

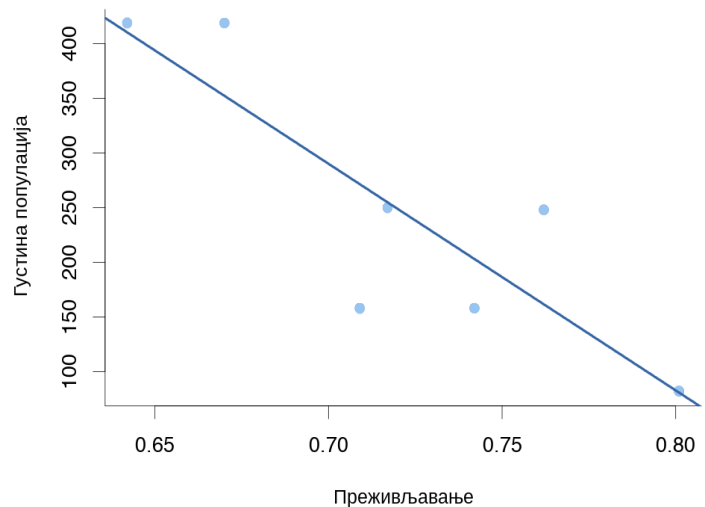


Слика 24: Дневна величина популација мочварног мравника на истраженим локалитетима у северној Србији израчуната на основу вероватноће улова јединки и броја уловљених јединки током сваке сесије марковања. Промене бројности су дате за мужјаци (плави троуглови), женке (црвени кругови) и за оба пола заједно (црни квадрати).



Слика 25: Сумарне промене дневне величине популација мочварног мравника (*Phengaris teleius*) за све истражене локалитете. Дани када није било теренских истраживања представљени су звездицама на врху графика и, осим у последња два случаја, представљају дане са неповољним временским условима за маркирање јединки лептира.

Просечно преживљавање јединки лептира се разликује између локалитета и креће се у опсегу од 0,64 до 0,80 (Табела 13). Преживљавање лептира је негативно корелисано са густином популације (коэффициент корелације = -0,86; $P = 0,01$; Слика 26). Вероватноћа улова јединки је варијала између локалитета и кретала се од 20% на највећим локалитетима, до 50% на мањим локалитетима (Табела 13).



Слика 26: Однос између густине јединки у популацијама мочварног мравника (*Phengaris teleius*) и њиховог просечног преживљавања на истраженим локалитетима у Србији.

Просечан животни век лептира је процењен на два до пет дана, док је највећа утврђена дужина живота забележена код женке мочварног мравника и износила је 18 дана (Табела 13). Бројчана заступљеност полова је приближно равнотежна (1:1). Нешто значајнији изузеци су локалитет В и део локалитета Г током 2012. године, где је забележен значајно већи број мужјака.

Табела 13: Основни популациони параметри и резултати модела добијени из програма MARK, којим су анализирани подаци студије маркирања и поновног улова мочварног мравника (*Phengaris teleius*).

Локалитет	Година	Однос полова	Вероватноћа	Преживљавање	Просечна дужина	Највеће е
		(♀/♂)	улова (p)	($\hat{\phi}$)	живота (\hat{e})	(♀; ♂)
А	2014	1,15	0,32 ♂; 0,2 ♀	0,801 ± 0,014	4,54	18; 12
Б ^а	2013	1,06	0,5	0,642 ± 0,112	2,29	—
Б	2014	0,99	0,38	0,670 ± 0,095	2,53	12; 11
В	2014	0,44	0,39	0,717 ± 0,050	3,03	6; 8
Г ^а	2012	0,55	0,54	0,742 ± 0,034	3,38	—
Г	2014	0,83	0,31	0,709 ± 0,020	2,94	10; 10
Д	2014	0,84	0,22	0,762 ± 0,067	3,7	15; 15

^а Параметри нису израчунати за цео период лета лептира.

4.3.3. Премештање јединки унутар станишта

Када упоредимо просечно растојање које су јединке прешле између два узастопна улова, постоји статистички значајна разлика између полова (Ман-Витнијев тест, $P = 1.2 \times 10^{-9}$). При томе су мужјаци прелазили краће раздаљине (медијана – 43 m; први квантил – 21 m; трећи квантил – 88 m) у односу на женке (медијана – 64 m; први квантил – 29 m; трећи квантил – 122 m). Ова разлика остаје статистички значајна и када из анализе изуземо миграције лептира између ливада (Ман-Витнијев тест, $P = 4.5 \times 10^{-5}$). Просечна дужина премештања јединки се тиме значајно смањује, али остаје краћа код мужјака (медијана – 31 m; први квантил – 16 m; трећи квантил – 56 m) него код женки (медијана – 42 m; први квантил – 20 m; трећи квантил – 80 m).

Разлике у премештањима јединки између истражених локалитета дате су у Табели 14. Јасно је уочљиво да су лептири прелазили краћа растојања на мањим локалитетима и дужа растојања на великим локалитетима. Статистички тест је показао да постоје разлике у дужини праволинијског растојања узастопних улова исте јединке између истражених локалитета (Краскал-Воласов тест: $\chi^2 = 129,91$, $df = 4$, $P = 2,2 \times 10^{-16}$). Разлика је нађена и увек када смо поредили по два локалитета међу собом (Ман-Витнијевим тестом). Уколико се анализирају само подаци о премештањима јединки, елиминацијом поновних улова између различитих ливада, и даље постоје статистички значајне разлике између локалитета (Краскал-Воласов тест: $\chi^2 = 94,95$, $df = 4$, $P = 2,2 \times 10^{-16}$). Међутим, оваква разлика није пронађена између локалитета Б и В на Лудашком језеру (Ман-Витнијев тест: $W = 2697$, $P=0,26$), као ни између популација Г и Д у Селевењској пустари (Ман-Витнијев тест: $W = 22121$, $P=0,35$). Другим речима, уколико се анализирају само подаци о кретању лептира унутар ливаде (премештања), не постоје разлике између локалитета на Лудашком језеру, нити између локалитета у Селевењској пустари.

Табела 14: Величина локалитета, ливада унутар локалитета и раздаљине које су јединке мочварног мравника (*Phengaris teleius*) прешле између два узастопна улова током студије маркирања и поновног улова 2014. године.

Локалитет	Површина локалитета (ha) ^a	Површина ливада на локалитету (ha) ^{δ, b}	Сва померања јединки (m) ^b	Премештање јединки унутар исте ливаде (m) ^b
А	21,2	4,9 (2,7-7,4)	72 (33-167)	53 (25-115)
Б	5,3	0,2 (0,2-0,4)	32 (18-56)	23 (12-38)
В	0,6	0,5 (0,4-1,0)	18 (14-37)	17 (12-36)
Г	5,6	1,2 (0,8-1,6)	44 (21-73)	33 (18-58)
Д	22,4	0,5 (0,2-0,6)	62 (31-114)	36 (18-64)

^a Површина је добијена Delaunay триангулацијом на основу координата јединки из студије маркирања и поновног улова (поглавље 3.6.5).

^δ Површина је добијена на основу мапираних ливада у истраженом подручју (поглавље 3.4.2).

^b Вредност је дата у медијанама са другим и трећим квантилом у загради.

4.3.4. Премештање јединки између ливада (дисперзија)

Дисперзија лептира (померање између различитих ливада) је потврђена на свим истраженим локалитетима (Слика 27) и износи око 35% забележених миграција. Постоји јасна разлика у овом односу између локалитета и креће се од 4% на локалитету В до близу 50% на локалитету Д (Табела 15). Јединке су између ливада прелазиле растојање чија је медијана 109 метара (први квантил – 56, трећи квантил – 222). Анализа није показала постојање статистички значајних разлика између полова (Ман-Витнијев тест: $W = 37284$, $P = 0,88$). Осим удела јединки у дисперзији и раздаљина коју су лептири прелазили између ливада се разликовала на локалитетима (Табела 15), а разлика је била статистички значајна (Краскал-Воласов тест: $\chi^2 = 159,14$, $df = 4$, $P = 2,2 \times 10^{-16}$).

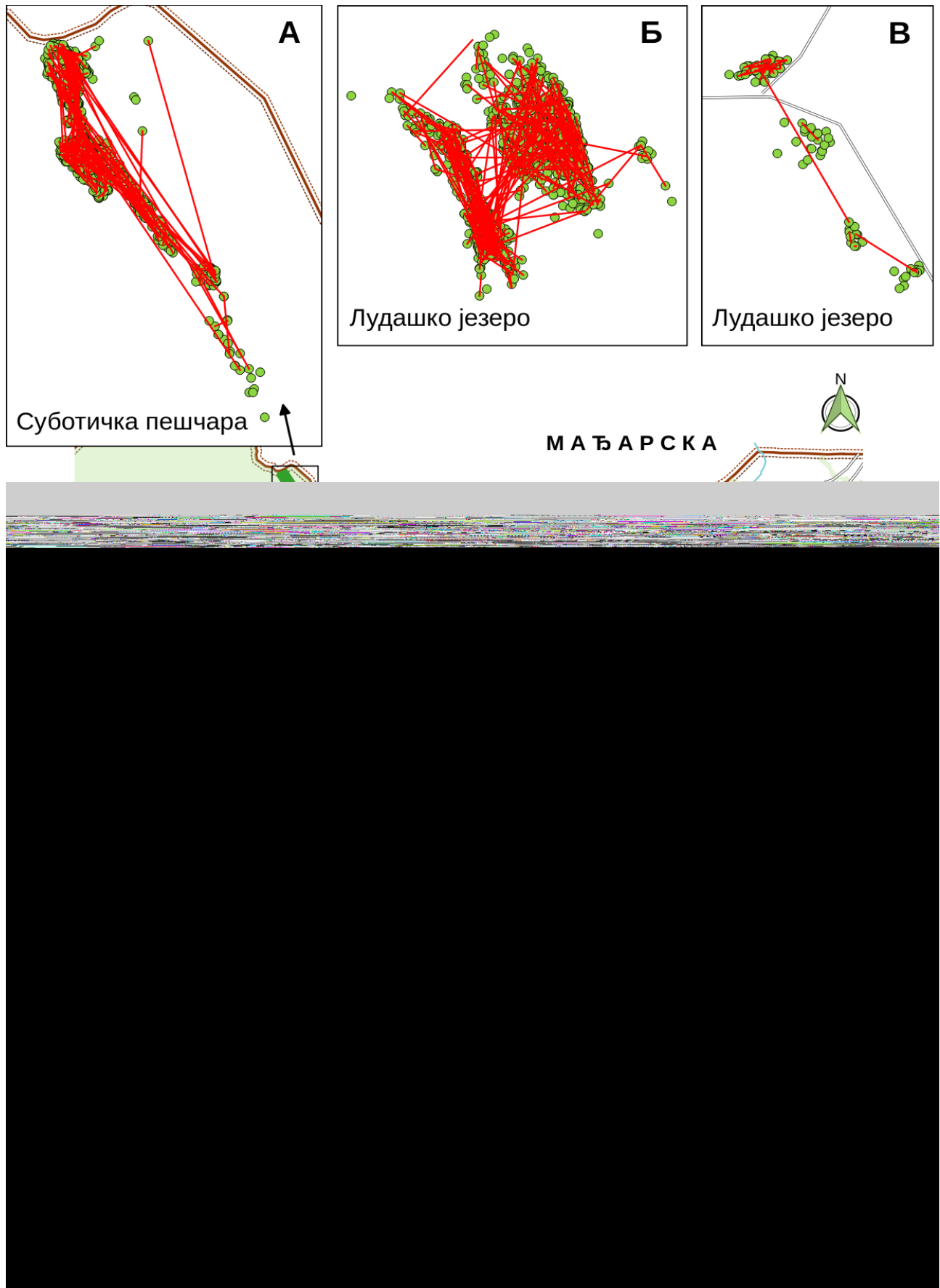
Највећа раздаљина коју је лептир прешао током ове студије је забележена код женке у Суботичкој пешчари и износи око 1,9 km. Између локалитета је забележена само једна дисперзија, при чему је женка мочварног мравника прешла раздаљину од око једног километра (са локалитета Г на локалитет Д). У једном случају је забележен прелет мужјака преко аутопута, сличне раздаљине, са локалитета Г до станица које није обухваћено студијом маркирања и поновног улова.

Табела 15: Дисперзија јединки мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на истраженом подручју, током студије маркирања и поновног улова 2014. године.

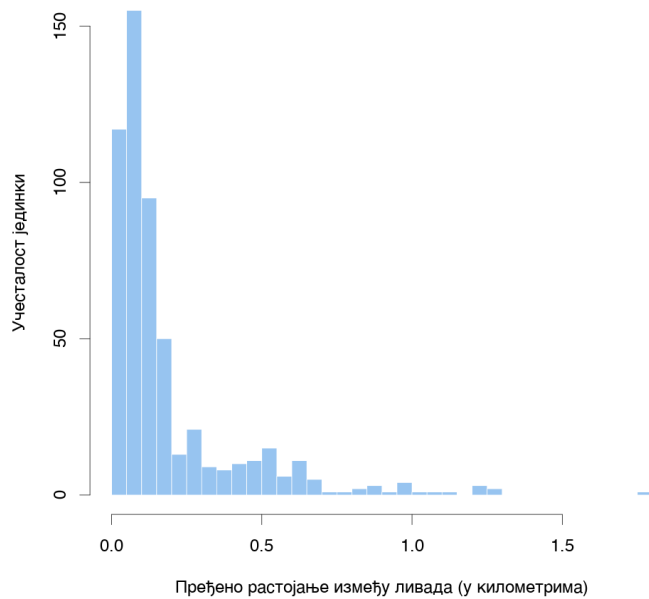
Локалитет	Удео дисперзије у миграцијама (%)	Просечна дужина дисперзије (m) ^a	Највећа дужина дисперзије (km)	Највеће пређено растојање (km) ^б
А	16	516 (267-569)	1,76	1,88
Б	35	56 (34-88)	0,19	0,38
В	4	284	—	—
Г	12	602 (337-632)	1,06	1,15
Д	48	99 (56-169)	1,11	1,85

^a Вредност је дата у медијанама са другим и трећим кватилом у загради.

^б Приказано као сума свих пређених растојања једне јединке током студије.



Слика 27: Премештање и дисперзија јединки мочварног мравника (*Phengaris teleius*), током студије маркирања и поновног улова лептира 2014. године, приказани на мапи истраженог подручја у широј околини Суботице.



Слика 28: Учесталост јединки мочварног мравника (*Phengaris teleius*) које су прешле растојање дато у виду класа од 50 метара.

Када податке о дисперзији јединки прикажемо у виду хистограма пређених растојања, видимо да је највећи број лептира током миграција између локалних популација прелазило растојање од 100 метара (Слика 28). Велика већина ових миграција (76%) улази у категорију до 200 метара.

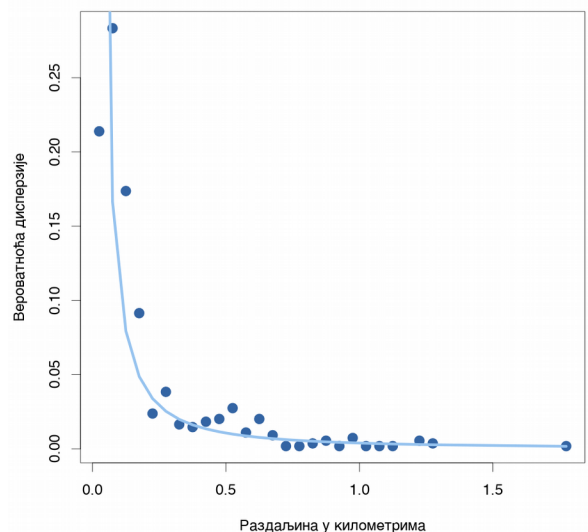
Линеарна регресија помоћу које је испитана зависност између вероватноће дисперзије лептира (I) на одређено растојање (D) је достигла статистичку значајност ($R^2 = 0.81$, $F_{1, 24} = 102$, $P = 3,8 \times 10^{-10}$). Израчунавањем пресека и нагиба регресионе криве и заменом израчунатих вредности у регресионој једначини добија се да је:

$$\ln I = -5,55 \pm 0,17 - 1.45 \pm 0,14 \times \ln D$$

Што се може приказати у облику једначине за инверзну степену функцију:

$$I = 0,00389 D^{-1.45}$$

Вероватноћа преласка одређеног дужинског растојања је дата на Слици 29. Регресиона крива је исцртана на основу претходно добијене једначине и показује да вероватноћа миграције нагло опада до 0,5 km, да би након једног километра удео миграната постао веома мали. Слично се добија и директним израчунавањем из једначине инверзне степене функције (Табела 16).



Слика 29: Вероватноћа миграције јединке мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на одређено растојање добијена линеарном регресијом. Графикон приказује забележену вероватноћу дисперзије (тачке) и предвиђену криву линеарне регресије (линија).

Табела 16: Израчуната вероватноћа миграције јединке мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на одређено растојање, добијено линеарном регресијом уз претпоставку да број миграната прати инверзну степену функцију.

Растојање (km)	Вероватноћа миграције јединке на задато растојање (%)	Број миграната по години ^a
0,05	29,975	4496
0,10	10,968	1645
0,20	4,013	602
0,50	1,062	159
1,00	0,389	58
2,50	0,103	15
5,00	0,038	6

^a За израчунавање броја миграната узета је укупна величина популације од 15.000 адултних јединки.

Када анализирамо податке о јединкама које су уловљене више од два пута, можемо испитати да ли се лептири враћају на првобитно место улова или трајно напуштају локалне популације. Од 23 мужјака, 11 њих се вратило на ливаду где су првобитно уловљени, док се од 43 женки 15 вратило у првобитну локалну популацију.

5. Дискусија

5.1. Распрострањеност мочварног мравника у Србији

Иако је мочварни мравник један од најбоље проучених инсеката у Европи (поглавље 1.3), његово присуство код нас је остало непримећено дуги низ година. Овај лептир је по први пут забележен у Србији 5. августа 2012. године, на подручју Селевењске пустаре (РОРОВИЋ и сар. 2014с). Убрзо је пронађен у непосредној околини, на Лудашком језеру и у Суботичкој пешчари (РОРОВИЋ и сар. 2014с), да би током 2015. године био потврђен и у суседним подручјима у Мађарској (РОРОВИЋ и ŠAŠIЋ 2016). Уколико упоредимо нове налазе са најближим популацијама у Мађарској (Слика 17), видимо да је познати ареал ове врсте проширен на југоисток за око 40 километара (BÁLINT и сар. 2006; EUNIS 2013). Тиме је овај сегмент границе ареала доведен ближе географској паралели констатованој у Словенији, Хрватској и Румунији. Наши недавни налази мочварног мравника у Мађарској, у близини државне границе са Србијом, дају основа за претпоставку да су популације мравника у ове две државе повезане и да чине једну већу популациону структуру (РОРОВИЋ и ŠAŠIЋ 2016).

Поред већ познатих, могуће је очекивати постојање додатних популација мочварног мравника у Србији. Биљка хранитељка гусеница је шире распрострањена, посебно у јужном и југозападном делу државе и у нашем поднебљу се среће од низија до надморских висина од око 1500 метара (KURTTO и сар. 2004). Поред тога, значајно је истаћи да се суседне популације мочварног мравника у Румунији налазе у близини државне границе са Србијом, са друге стране Дунава (Слика 17). Због тога је пожељно проверити присуство овог лептира на подручју од Ђердапске клисуре до Неготина, које је само делимично обухваћено досадашњим фаунистичким студијама (Слика 18), имајући у виду да се једна од највећих мочвара на овим просторима налазила у околини Неготина, укључујући ширу област око река Тимок и Дунав. Услед огромних епидемија маларије у овом крају, 1932. године су завршени мелиорациони захвати, чиме је подручје под мочваром коначно исушено (PAUNOVIĆ 2007). Иако је мелиорацијом уништен већи део природних станишта, мочварна вегетација је још увек очувана у виду фрагмената, а на тим фрагментима можемо очекивати и присуство биљке хранитељке мочварног мравника.

Модел којим је предвиђена еколошка ниша мочварног мравника (Слика 18) даје основа за претпоставку да је лептира могуће наћи у околини Кучајских планина, иако је ово подручје детаљније истраживано током јула и августа (Слика 15). Налази на крајњем југу Србије су мало вероватни, ако се узме у обзир опште географско распрострањење мочварног мравника (Слика 8) и добра покривеност јужне Србије теренским истраживањима (Слика 15). Модел указује да су за ову врсту климатски најподеснија подручја која се

налазе на северу Србије, у околини Суботице (где је врста и пронађена) и западно од реке Тисе (Слика 18). Подручје које се налази западно од Тисе, у Специјалном резервату природе „Пашњаци велике дропље“ је детаљније обрађено током наше студије, при чему нисмо забележили присуство одговарајућих станишта за мочварног мравника. Међутим, делови пустаре која се налази на потезу између Српског Крстура, Сигета и Новог Кнежевца су остали неистражени. Иако су станишта овде највећим делом измењена за потребе пољопривреде и испресецана каналима за одводњавање, потребно је проверити да ли још увек постоје одговарајућа станишта за развој биљке хранитељке мочварног мравника.

5.1.1. Картирање станишта

Сва станишта у широј околини Суботице где смо утврдили присуство лептира *P. teleius* и биљке *S. officinalis* су картирана и приказана у виду мапе (Слика 19). Мапа показује да се готово све популације лептира налазе на подручју заштићених природних добара. Пошто је највећи број природних станишта на подручју Војводине претворен у подручја за интензивну пољопривредну производњу, очувана природна станишта су распоређена фрагментарно унутар огромне површине „под ораницама“. Поред тога, на подручју које је обухваћено нашим истраживањима вршени су и дугогодишњи захвати везивања песка сађењем шуме (GAJIĆ 1986), али и мелиорациони радови зарад исушивања влажних подручја. Размере мелиорационих радова су видљиве ако упоредимо садашње стање на терену са историјским мапама Хабзбуршке монархије (BISZAK и сар. 2014). Подручја са релативно очуваним природним и полуприродним стаништима су на подручју Војводине знатно смањена оваквим активностима човека и зато подлежу заштити (LAZIĆ и сар. 2008). Може се закључити да је то један од разлога зашто је распрострањеност ретких биљних и животињских врста у Војводини ограничена искључиво на заштићена природна добра.

Иако смо на већини станишта са биљком хранитељком успели да пронађемо и мочварног мравника, два изузетка се посебно истичу (Слике 19 и 21). Први изузетак представља неколико ливада у Суботичкој пешчари. Вегетација ових станишта указује на нешто сувљи карактер подлоге и већу температуру станишта, што може да изазове смену мрава домаћина на станишту и да има неповољан утицај на лептире (ELMES и сар. 1998). Други изузетак представљају станиште за мочварног мравника у западном делу Селевењске пустаре, које је мочварни мравник могао да насељава у прошлости и где би неколико година неадекватног кошења вегетације могло да објасни нестанак лептира. Пошто су ова станишта удаљена око пет километара од најближих насељених ливада, било би значајно пратити да ли ће их мочварни мравник природно колонизовати. Значајне податке о квалитету овог станишта могли прикупити уколико проширимо тренутна истраживања, тако да обухвате и фауну мрава.

5.1.2. Анализа квалитета станишта

Мочварни мравник је увек био присутан на ливадама које су редовно кошене или је забележена испаша (у две од свега четири ливаде на којима се напаса стока). Ови подаци указују да популације мочварног мравника у Србији зависе од људи, који редовно одржавају њихова станишта. Услед потребе да се сачувају ретке врсте биљака и животиња, управљачи из Јавног предузећа „Палић-Лудаш“ одређују начин коришћења ливада у заштићеним подручјима. Прописани начин одржавања влажних ливада је, судећи по резултатима ове дисертације, погодовао мочварном мравнику и омогућио његов опстанак на подручју северне Србије. Томе у прилог говоре и студије из осталих делова Европе, где је мочварни мравник готово увек присутан на стаништима којима управља човек путем кошења или испаше (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; WYNHOFF 2001; JOHNST и сар. 2006; GRILL и сар. 2008). Уколико би кошење или пашарење на истраженом подручју престало, влажне ливаде би убрзо зарасле у трску, која је већ сада забележена на 80% станишта мочварног мравника, а на неким од њих је и доминантна. Разлог за брзи раст трске је прилив велике количине нутријената спраних са околних пољопривредних површина, али и висок ниво подземних вода. Хранљиве материје поспешују развој тршњака чак и на сиромашним земљиштима, где ова биљка природно не успева (Ранко ПЕРИЋ, лична комуникација). Иако, услед ограниченог броја ливада у истраженом подручју, статистички тестови нису достигли значајност, поменућемо уочену зависност између неких параметара станишта и присуства, односно бројности лептира (Табеле 5-7). Зарастање станишта је показивало негативну везу са присуством и бројношћу јединки мочварног мравника, док је кошење имало позитиван утицај, осим током августа. Пошто је пик бројности лептира у августу (Слика 24), кошење током овог периода доводи до уклањања јаја и највећег броја младих гусеница, а одраслим лептирима уклања биљке потребне за исхрану и размножавање. Ови подаци су у сагласности са претходно изнетим запажањем да је за опстанак мочварног мравника неопходно одржавање ливада од стране човека, које је потребно прилагодити фенологији врсте.

Величина ливаде са биљком хранитељком мочварног мравника, на истраженом подручју, је у просеку била мања од 1-2 ha (Табела 14), што наликује стаништима у осталом делу Европе (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; NOWICKI и сар. 2005a, 2007; BATÁRY и сар. 2009). Насупрот очекивањима, нисмо успели да нађемо јасну статистичку корелацију између присуства мочварног мравника и величине ливаде или степена њене изолације од других погодних ливада. Ипак, резултати указују да постоји негативна веза између наведених променљивих и присуства, односно бројности лептира (Табеле 2, 7, 8). Слична истраживања су показала да мочварни мравник настањује мале, добро повезане ливаде, при чему фрагментисаност унутар станишта и већи удео међа између парцела повољно делује на присуство лептира (ELMES и сар. 1998; NOWICKI и сар. 2007, 2013). У таквим условима ободни делови станишта имају кључну улогу у обезбеђивању повољног микростаништа за мраве и место где мрави домаћини опстају у случају прекомерног искоришћавања од стране

лептира. Могуће објашњење зашто у овој студији нису добијене статистички значајне разлике лежи у малом броју ливада на истраженом подручју и у нашој дефиницији ливаде са потенцијалним стаништем мочварног мравника, која укључује раздвајање суседних ливада не само физички, већ и на основу различитих режима кошења (видети поглавље 3.4.2). Током детаљне популационе студије методом маркирања и поновног улова, показало се да лептири насељавају само мали део највећих познатих ливада. На највећим ливадама унутар локалитета А и Д није обележен велики број јединки и он је био ограничен само на ободне делове парцела (упоредити [Слике 19](#) и [27](#)). Поред тога, овако велика станишта су ретка у истраженом подручју, што се јасно види из [Табеле 14](#). Ово је такође у сагласности са претходно изнетим запажањима да лептири углавном бирају мање, фрагментисане и ливаде са више међа ([ELMES и сар. 1998](#); [NOWICKI и сар. 2007, 2013](#); [BATÁRY и сар. 2009](#)), иако су бележени и на стаништима површине преко 10 ha (нпр. [NOWICKI и сар. 2007](#)).

Током наше претходне анализе, испоставило се да бројност и хабитус биљке хранитељке не утичу на присуство мочварног мравника ([POPOVIĆ и сар. 2014c](#)). Разлог за то је био превелики број категорија променљивих које смо користили у генерализованим линеарним моделима за наведене карактеристике биљке. Резултат је била велика стандардна грешка за ове променљиве, што је довело до непостојања статистичке значајности. Поред тога, категорије са највећом бројношћу (82%) и средњом висином биљке (72%) биле су најчешће заступљене на већини станишта у поређењу са осталим категоријама. Овакав резултат студије је очекиван ако се зна да биљка не утиче битно на присуство и бројност мочварног мравника у случајевима када она не представља ограничавајући ресурс (видети поглавље 3.1.6) Међутим, унутар ове студије, присуство и хабитус биљке свели смо на мањи број категорија (ниска-висока биљка и мање-више од 150 биљака), због чега су параметри правилно израчунати. Резултати су показали да изглед и присутност биљке хранитељке на станишту ипак има одређени утицај на присуство и бројност мочварног мравника ([Табеле 3, 4, 6, 7](#)). Шта више, показало се да су ово једине статистички значајне променљиве. Слични резултати добијени су у студији на мочварном мравнику у Немачкој, где су ливаде са већом густином биљака и више цветова представљале боље станиште за лептира ([DIERKS и FISCHER 2009](#)). У Србији су станишта са изразито мало биљака била мали, издвојени делови повољног станишта у близини већих ливада или веће ливаде, које се по саставу вегетације видно разликују од типичног станишта за мочварног мравника. Насупрот овоме, станишта са прениским биљкама формирана су неправилним кошењем. Касно уклањање вегетације косидбом доводи до тога да *S. officinalis* не може да се опорави на време и поново процвета, док у случајевима ранијег кошења она може да се опорави и поново развије цветове у току исте вегетационе сезоне. Укратко, неповољна станишта се могу окарактерисати као ливаде на којима нема довољно примерака биљака (услед ниског квалитета самог станишта) или су биљке прениске (услед неадекватног кошења).

На већини станишта мочварног мравника су биле присутне врсте *Molinia coeruleae* и

трска, *Phragmites australis* (поглавље 4.2). Присуство *Molinia coeruleae* је лако објаснити ако се зна да је ово едификаторска врста влажних станишта на којима се развијају заједнице са јарчијом травом, *S. officinalis* (поглавље 3.1.4). Са друге стране, присуство трске се може објаснити вештачким приливом нутријената у влажна станишта, па је за спречавање сукцесије вегетације на влажним ливадама неопходно контролисати бујност трске. Степске и мочварне заједнице се често наслањају на влажне ливаде унутар истраженог подручја и чине јединствени мозаик различитих типова станишта на релативно малом подручју (поглавље 3.2). Више детаља може се добити анализом параметара земљишта (састав, количина нутријената, температура и влажност подлоге) и детаљним фитоценолошким снимцима на читавом истраженом подручју. Тиме би се могле објаснити и разлике у присуству наведених биљних врста између истражених локалитета.

5.2. Популациона динамика и организација

5.2.1. Популациона организација и могућа метапопулациона структура

Потпуни доказ да су популације неке врсте организоване у виду метапопулације била би потврда о постојању популационих обрта – изумирању и потоњој реколонизацији изумрлих локалних популација (HANSKI 1999; FRONHOFER и сар. 2012). Током ове студије забележили смо изумирање на две мале ливаде, али нисмо успели да забележимо колонизацију ненасељених станишта. Због тога се поставља питање да ли су популације мочварног мравника на истраженим локалитетима у Србији организоване у виду метапопулације? Поред забележеног изумирања локалних популација, подаци из сличних студија на овој врсти дневног лептира и резултати које смо добили из дисперзије јединки између локалних популација могу помоћи у одређивању популационе структуре мочварног мравника.

- Студије на мочварном мравнику у другим деловима Европе претпостављају да су популације врсте организоване у виду метапопулација (NOWICKI и сар. 2007; DIERKS и FISCHER 2009; NOWICKI и VRABEC 2011). Међутим, уочена су и извесна одступања од класичне дефиниције метапопулације, услед постојања великих и сталних локалних популација и мале дисперзије јединки (NOWICKI и сар. 2007; KÖRÖSI 2009; ова студија).
- Размена јединки између различитих ливада унутар локалитета је довољна да обезбеди вијабилну метапопулациону структуру (више детаља у поглављу 5.2.5). Током истраживања је забележена миграција јединки на растојања од скоро 2 km (Табела 15) и потврђена могућност миграције лептира на раздаљину од 5 km (Табела 16). Регистрован је један прелет између локалитета и прелет лептира преко аутопута. Због тога претпостављамо да је реколонизација изумрлих локалних популација у истраженој области могућа.

Ретки популациони обрти би могли да укажу да мочварни мравник насељава фрагментисана станишта у виду субпопулација повезаних регуларним протоком гена, иако размена јединки између таквих субпопулација може бити веома мала. Са неколико великих и више малих популација у Србији (поглавље 4.3.2, Слика 21), тип популационе организације највише наликује континентално-острвској структури (енг. „mainland-island“) (FRONHOFER и сар. 2012). У таквим околностима велике популације обезбеђују дугорочни опстанак врсте и служе као извор за реколонизацију мањих локалних популација, уколико дође до њиховог изумирања. Из наведених чињеница можемо закључити да локалне популације мочварног мравника, на истраженим локалитетима у Србији, имају популациону структуру која одступа од класичне дефиниције метапопулације, са неколико великих локалних популација које практично не изумиру уколико су станишта одржавана на начин који погодује мочварном мравнику. При томе постоји довољна размена јединки између истражених ливада (локалних популација) и одређена размена јединки између локалитета, због чега је реколонизација изумрлих популација могућа.

5.2.2. Бројност и дневна величина популација

Када се гледа са аспекта површине подручја које је покривено истраживањем, можемо рећи да је овај рад једна од највећих студија популационе екологије мочварног мравника спроведена методом маркирања и поновног улова (нпр. BINZENHÖFER и SETTELE 2000; NOWICKI и сар. 2005b, 2005a; VODĀ и сар. 2010; BONELLI и сар. 2013). Примера ради, дужина путање која је прелажена током једне сесије маркирања износила је око 15 километара на локалитетима А и Д. Са око 15.000 јединки колико је процењено да живи на северу Србије, ово је и једна од већих познатих популационих структура мочварног мравника у Европи (поглавље 5.3). Упоредни приказ бројности јединки на различитим локалитетима унутар истраженог подручја је дат у поглављу 5.2.6.

Из израчунате дневне величине популација може се видети да је највећа бројност лептира била почетком августа (Слика 24). Нажалост, подаци о дневним величинама популација из 2012. и 2013. године нису били довољни за детаљно поређење са подацима из 2014. године⁵. Међутим, бројност јединки, пад криве бројности и однос између мужјака и женки је био усаглашен током истог периода сваке од три године истраживања. То указује да се фенологија врсте могла разликовати за свега неколико дана током ових година. Мужјаци су се први јавили у сезони, при чему је и крива бројности популација мужјака ишла неколико дана испред криве бројности женки, а период активности мужјака се завршио пре краја активности женки. Протандрија (ранији излазак мужјака) је у складу са различитим репродуктивним стратегијама полова код лептира, где мужјаци теже да се паре са што више женки, док женке теже да скрате време које проведу неоплођене (FAGERSTRÖM и WIKLUND 1982). Мужјаци еклодирају неколико дана раније и почињу

5 Услед малог броја дана када су вршена истраживања 2012. и 2013. године, непознавања укупне величине популација, али и статистичких ограничења израчунавања дневне величине популације из Кормак-Поли-Себеровог модела (видети поглавље 3.6.5).

потрагу за женкама. Женке се паре одмах након излегања, па је због тога пожељно да мужјаци већ буду спремни (FAGERSTRÖM и WIKLUND 1982; RUTOWSKI 1991).

У променама дневне величине популације током истраженог периода нису запажени јасни пикови, осим на локалитету В, који је мале површине и састоји се од само две ливаде раздвојене путем. Дневна величина популација на осталим локалитетима резултат је преклапања популација са већег броја ливада. Када лептири не достигну максималну бројност јединки у исто време на појединачним ливадама, нема јасног пика у израчунатој дневној величини популације на целом локалитету. Уобичајено је да популације мочварног мравника имају један (NOWICKI и сар. 2009) или два пика бројности током живота адултног дела популације (NOWICKI и сар. 2005а). Први пик бројности се појављује након еклозије лутки гусеница из претходне године, док други пик настаје када се излегну гусенице које су остале у мравињаку током две године (WITEK и сар. 2006). Популације у којима су изражене овакве разлике у еклозији могу бити боље адаптиране на стресне услове. У случају неповољне године, природних катастрофа или погрешног начина кошења, део јединки које су остале у мравињаку ће преживети и спречити изумирање локалне популације.

5.2.3. Густина популација

Подаци о релативној бројности локалних популација које смо претходно добили методом трансекта (Слика 21) су се добро уклопили у процене густина јединки из студије маркирања и поновног улова (Табела 12). Густина јединки мочварног мравника је била највећа на ливадама које су означене као „*Phragmites*“ тип, нешто мања на мешовитим ливадама типа „*Molinia-Phragmites*“ и најмања на сувим стаништима типа „*Molinia*“ (разлике између локалитета су дискутоване у поглављу 5.2.6). Иако наведени параметри нису праћени током наше студије, можемо претпоставити да постоји извесна зависност између влажности тла и бројности популација мочварног мравника. Међутим, у случају веома влажног станишта и повећаног спирања нутријената са оближњих пољопривредних парцела, трска може да представља проблем и потребно је редовно одржавати такве ливаде кошењем (поглавља 3.2 и 5.1.2). Занимљиво је поређење са резултатима из Мађарске, где је лептир био најчешћи на ливадама типа „*Stachys*“, које представљају прелазну вегетацију између сувих (тип „*Molinia*“) и веома влажних станишта (типови „*Typha*“ и „*Lythrum*“) (BATÁRY и сар. 2007). Станишта типа *Phragmites* у нашој студији највише наликују описаним ливадама типа *Stachys* у Мађарској. Веома влажне ливаде и мочварна вегетација која је описана у Мађарској нису представљале адекватна станишта за развој јарчије траве на истраженом подручју у Србији.

Густина популације лептира одређена је густином популација мрава домаћина (НОСНБЕРГ и сар. 1994; ТНОМАС и сар. 1998; WYNHOFF и сар. 2011), чиме се може објаснити и просторни распоред адулта мочварног мравника на одређеном станишту (нпр. NOWICKI и сар. 2013). Уколико знамо да сувљи и топлији делови ливада не представљају оптимално

станиште за развој популација врста *Myrmica rubra* и *M. scabrinodis* (ELMES и сар. 1998), које су примарни мрави домаћини у већем делу ареала мочварног мравника, можемо лако објаснити зашто су популације мочварног мравника са највећом густином јединки забележене увек на највлажнијим ливадама у околини Суботице (Табела 12).

5.2.4. Стопа преживљавања, дужина живота и однос полова

Насупрот очекивањима, преживљавање јединки мочварног мравника унутар локалитета се није разликовало између година (Табела 13), иако су временске прилике током 2014. године биле знатно лошије у односу на претходни период (у смислу броја дана када није било могуће спровести сесију маркирања и поновног улова, видети поглавље 3.6.1). Иако ефекат временских прилика не треба занемарити, преживљавање јединки на истим локалитетима било је слично током различитих година. Вероватно објашњење оваквог резултата лежи у чињеници да се просечне вредности преживљавања рачунају за целокупан период активности одраслих јединки лептира. Због тога неколико дана лошег времена, поготову у периоду мање бројности популације лептира, не утиче на просек преживљавања у једној сезони. Раније је потврђено да временске прилике могу да утичу на процену популационих параметара код мочварног мравника (NOWICKI и сар. 2005а, 2009), укључујући и вредности преживљавања јединки. Ипак, истакнуто је да временске прилике имају мали ефекат у поређењу са утицајем биолошких фактора регулације бројности популација мочварног мравника (NOWICKI и сар. 2009).

Уколико прикажемо утицај неповољних дана за маркирање лептира на сумарну бројност јединки на свим истраженим локалитетима (Слика 25), видимо да продужени кишни период од 27. до 30. јула 2014. године утиче на пад бројности лептира, праћен великим пиком бројности јединки током наредних неколико дана. Утицај метеоролошких прилика се такође уочава кроз избор модела путем АИСС процедуре, пошто су модели са временски зависним преживљавањем били предложени кад год су подаци били довољног обима (Табела 11). Ово је очекивано, с обзиром да АИСС фаворизује комплексније моделе, који боље објашњавају прикупљене податке уколико је величина узорка довољна (деталније у ANDERSON и BURNHAM 2002). У случајевима када је било мање података углавном су предложени модели код којих вероватноћа улова и преживљавање јединки не зависе од пола, нити од времена улова.

Уколико преживљавање јединки изразимо као дужину живота, видимо да одрасле јединке мочварног мравника у просеку живе око три дана (Табела 13) што је типично и за остале представнике рода *Phengaris* (NOWICKI и сар. 2005b; OSVÁTH-FERENCZ и сар. 2016). Јединке највећи део живота проводе као гусенице у мравињаку (једна до две године), док одрасли ступањ кратко живи (поглавља 3.1.7 и 3.1.8). Детаљи о разликама у дужини живота између локалитета су дати у поглављу 5.2.6, док су разлике са осталим локалитетима у Европи истакнуте у поглављу 5.3.

Заступљеност полова је, током ове студије, била увек близу уједначеном односу

броја мужјака и женки – 1:1 (Табела 13). Постоје мала одступања, која се пре свега односе на нешто већи број женки у Суботичкој пешчари и нешто већи број мужјака у Селевењу, иако је то и очекивано из досадашњих студија врсте *P. teleius*. Уобичајено је да однос полова буде уравнотежен, а мања одступања су нешто чешће забележена у корист женки (NOWICKI и сар. 2005а; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009; GAO и сар. 2016), него у корист мужјака (BINZENHÖFER и SETTELE 2000; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Неколико значајнијих изузетака, који су забележени у околини Суботице, ће бити дискутовани приликом утврђивања разлика између истражених локалитета (поглавље 5.2.6).

5.2.5. Миграција јединки (премештање и дисперзија)

Мочварни мравник је врста специјалиста, чија је биологија уско везана за биљку хранитељку и неколико врста мрва домаћина (поглавље 3.1.6). Ово се огледа и у избору станишта адултних лептира, при чему је показано да јединке задржавају своје мале територије (енг. „home range“) (HOVESTADT и NOWICKI 2008). Највећи део јединки остаје унутар локалне популације (ливаде на којој су се излегле) и при томе прелази мала растојања, а јединке које пређу међу ливаде се обично враћају назад. Један део таквих јединки започиње дисперзију кроз неповољно станиште, што се огледа брзим, праволинијским летом и већим пређеним растојањем (SKÓRKA и сар. 2013а). Удео дисперзије у свим миграцијама се креће од 3% до 55% и зависи од параметара станишта и густине популација врсте (NOWICKI и сар. 2005е, 2014; NOWICKI и VRABEC 2011). Наши резултати везани за премештање и дисперзију лептира потврђују изражени седентарни карактер мочварног мравника, при чему само мали број јединки прелази веће раздаљине (NOWICKI и сар. 2007, 2014; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009; HOVESTADT и сар. 2011; SKÓRKA и сар. 2013а; BONELLI и сар. 2013).

Подаци о премештањима јединки унутар ливаде указују да маркиране јединке прелазе у просеку 30 до 50 метара између два узастопна улова, при чему је ово растојање било дуже на локалитетима веће површине (Табела 14). Занимљиво је запажање да се дужина растојања приликом премештања не разликује између локалитета на Лудашком језеру (Б и В) и између локалитета у Селевењској пустари (Г и Д), што указује на сличне карактеристике станишта суседних локалитета. Женке мочварног мравника су током премештања унутар станишта просечно прелазиле 11 метара више од мужјака (поглавље 4.3.3). Слични подаци постоје и за популације у Мађарској (KÖRÖSI и сар. 2012) и Пољској (SKÓRKA и сар. 2013б, 2013а), иако они нису били очекивани из наших теренских података о понашању лептира (ПОПОВИЋ и ГОЛУБОВИЋ, необјављени подаци). Мужјаци су много више времена проводили летећи, како би се прехранили и пронашли женке спремне за парење, док су женке биле мање покретљиве и њихово понашање се сводило на исхрану и полагање јаја. Међутим, мужјаци приликом кретања могу да запоседну одређену територију (RUTOWSKI 1991), док би мање покретне женке могле да пређу веће раздаљине пошто нису везане за одређени део станишта. Женке приликом полагања јаја бирају само младе цвасти и (вероватно) воде рачуна да ли унутар цвасти већ постоји положено јаје (THOMAS 1984; WYNHOFF 2001). У таквим околностима би женке које пређу већа растојања могле да нађу

већи број погодних биљака за полагање јаја.

Подаци о дисперзији јединки нам могу пружити бољи увид у популациону организацију мочварног мравника на читавом истраженом подручју. Дисперзија јединки је забележена унутар сваког локалитета, при чему је удео дисперзије у свим забележеним померањима јединки био висок – до 48% (Табела 15). Просечно растојање дисперзије је релативно мало и може значајно да умањи размену јединки између локалитета (која је и забележена само у једном случају између локалитета Г и Д). Највећа забележена раздаљина дисперзије током ове студије је износила 1,9 km, што је нешто мање од половине најдужих забележених миграција мочварног мравника из литературе (NOWICKI и сар. 2005a; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Међутим, треба узети у обзир да студијом маркирања и поновног улова није могуће приметити све мигранте. Вероватноћа улова јединки је током истраживања износила од 20 до 50%, због чега већина јединки не буде уловљена током сесије (Табела 13), па је дужина стварног растојања на којем је могућа миграција обично већа од забележене. Поред тога, мочварни мравник је познат као врста код које већина јединки прелази кратко растојање током дисперзије, док је број миграната на дужа растојања значајно мањи, али ипак довољан да обезбеди размену јединки унутар популационе структуре (HOVESTADT и сар. 2011; BONELLI и сар. 2013; NOWICKI и сар. 2014). Подаци које смо добили регресионом анализом такође указују да је миграција на растојање од 5 km могућа, при чему током једне године три женке могу да пређу ову раздаљину (Табела 16). Иако је вероватноћа релативно мала, резултати из студије маркирања и поновног улова лептира у околини Суботице указују да је одређена размена јединки могућа чак и између ливада која су међусобно најудаљеније. Због тога је оправдано да се локалне популације у северној Србији и јужној Мађарској сматрају једним популационим системом (Слика 22). Мочварни мравник је тек 2015. године пронађен у јужној Мађарској и још увек не постоји детаљна мапа распрострањености лептира у овом региону (POPOVIĆ и ŠAŠIĆ 2016). Он је већ током једнодневне посете забележен на четири засебна локалитета, али је вероватно шире распрострањен, због чега би размена јединки између популација у ове две суседне државе могла бити већа него што се до сада веровало.

У пејзажној екологији (енг. „landscape ecology“) је познат термин „матрица станишта“, који обухвата простор између повољних станишта на којима одређена врста живи. Уколико је матрица слична станишту лептира и уколико не подразумева шумовит терен, утолико је вероватноћа да лептир пређе преко матрице већа (EYCOTT и сар. 2012; SKÓRKA и сар. 2013a; BONELLI и сар. 2013; NOWICKI и сар. 2014). Станишта која окружују ливаде са мочварним мравником у околини Суботице су равничарска, ретко пошумљена, са мозаично распоређеним пољопривредним парцелама и ливадама. У таквим околностима се може претпоставити да су могућности за размену јединки између локалитета велике. Насупрот овоме, шумовита матрица станишта обезбеђују неповољније услове за миграцију, па је број миграната мањи, али се просечна дужина дисперзије повећава (NOWICKI и сар. 2014). Коментари о уоченим разликама између шумовитих и локалитета без шуме су дати у

поглављу 5.2.6.

Иако током ове студије није показана статистички значајна разлика у дисперзији мужјака и женки, неколико истраживања налази значајне разлике у овом параметру између полова, при чему су женке увек прелазиле већа растојања и чешће се одлучивале за дисперзију (NOWICKI и VRABEC 2011; SKÓRKA и сар. 2013a; BONELLI и сар. 2013). Пошто је разлика била значајна када смо анализирали сумарне податке о свим померањима јединки, разлог непостојања статистички значајних разлика приликом анализе дисперзије различитих полова може бити у малом броју јединки се одлучују на дисперзију (малој величини узорка за ову статистичку анализу). Показано је да постоји већа вероватноћа да женке напусте ливаду и да се оне у већем броју случајева не враћају на ливаду након што је напусте (SKÓRKA и сар. 2013a). До сличних резултата смо дошли анализом података из студије маркирања и поновног улова, где се 50% мужјака враћало на ливаду са које су емигрирали, док је код женки овај однос био 35%. Уз то је забележен и дупло већи број женки које су напуштале ливаду у односу на мужјаке (поглавље 4.3.4). Пошто заузимање нових ливада које нису насељене зависи од вероватноће да бар једна оплођена женка до њих стигне, већи удео женки у миграцијама и њихова даља дисперзија имају значајан ефекат на одржавање целокупне популационе организације на неком подручју. Уколико су популације изоловане, тако да емиграција са ливаде резултује угинућем јединки, удео емиграната се значајно смањује (BONELLI и сар. 2013). Уколико су локалне популације мочварног мравника густо насељене, такође се очекује већа стопа емиграције из густо насељених локалних популација (NOWICKI и VRABEC 2011). Раније је изнет и податак да изглед матрице између станишта локалних популација има утицаја на вероватноћу емиграције, па се у случају шумовитог терена се очекује да миграције буду ређе, а пређене раздаљине дуже (NOWICKI и сар. 2014).

Можемо рећи да су подаци о дисперзији јединки мочварног мравника на истраженим локалитетима у Србији показали да постоји добра повезаност између ливада унутар локалитета. Поред тога, постоји мала могућност размене јединки између удаљених локалитета, која, судећи по биологији врсте дуж европског дела ареала, може бити довољна да одржи вијабилност популационог система.

5.2.6. Поређење популационих параметара између истражених локалитета

При анализи разлика између локалитета, треба имати на уму њихову различиту величину (поглавље 3.2), број ливада унутар локалитета и међусобну изолованост локалитета и ливада (Слика 14). Уочена је зависност између величине локалитета и дужине периода активности мочварног мравника, при чему су популације на већим локалитетима нешто дуже активне (Слика 24). Каснији завршетак периода активности великих популација је и очекиван, с обзиром да већи број јединки може доживи старост која је дужа од просечне (просечни животни век популација у истраженом подручју Србије је око три дана, док је најдужи забележени животни век лептира 18 дана). Међутим, постоје и

одређене разлике у времену почетка активности јединки, која се између локалитета разликовала за неколико дана (Слика 24). Током 2014. године, први су се излегли лептири на локалитету Г, а последњи на локалитету А. Одређене разлике су запажене и на засебним ливадама унутар истог локалитета, иако оне овде нису разматране (ПОПОВИЋ, лично запажање). Будуће студије би могле да покажу да ли је уочена разлика у периодима активности лептира између различитих ливада значајна и да ли су те разлике директна последица различитих режима кошења.

Бројност јединки се видно разликовала између локалитета. Најмања израчуната бројност је била на малом локалитету В са близу 200 јединки, док је највећа била на локалитету Д, где је процењено да живи више од 5.000 лептира (Табела 12). Нешто реалнија слика о квалитету станишта на локалитетима може да се добије ако упоредимо број лептира у односу на јединицу површине ливада (густина популације). Станишта на локалитету А имају најмањи капацитет, док су она на локалитету Б била најподобнија. Разлог вероватно лежи у различитој влажности станишта, о чему је дато нешто више података у поглављу 5.2.3. Иако је локалитет В мале површине, густина јединки на њему нам указује на добар квалитет станишта. Станиште на локалитету А није било толико погодно да подржи велику густину јединки, али је нешто мањи квалитет ливада успешно компензован њиховом великом површином. Локалитети Г и Д имају и велику површину и висок капацитет да задовоље велике популације мочварног мравника. Велики број јединки на овим локалитетима (Слика 21) и могућа размена јединки између локалитета путем миграција (Слика 27) их чини најпогоднијим подручјем за дугорочни опстанак популација мочварног мравника на северу Србије. Мали локалитети у околини Лудашког језера (локалитет В, а донекле локалитет Б), могу се карактерисати чешћим популационим обртима и могу изгубити локалне популације мочварног мравника у случају неправилног одржавања станишта много пре него што се то очекује на већим локалитетима (NOWICKI и сар. 2007).

Упоређивањем преживљавања јединки на истраженим локалитетима са густином њихових популација, добија се јасна негативна корелација (Слика 26). Са 82 јединке по хектару, најмања густина лептира је забележена на локалитету А (Суботичка пешчара), где је преживљавање било највеће и износило 4,5 дана. Овако велике вредности просечног животног века мочварног мравника примећене су до сада једино у румунским популацијама (VODĀ и сар. 2010). Знајући величину популације и површину станишта у Румунији, можемо израчунати да је густина лептира око 80 јединки по хектару, што се може упоредити са вредношћу коју смо добили за популације у Суботичкој пешчари (Табела 12, 13). Највећа густина популација је забележена на локалитету Б (Лудашко језеро) са око 400 јединки по хектару (Табела 12), а њихов просечан животно век је био најмањи, око три дана (Табела 13). Још један доказ да преживљавање зависи од густине популација можемо наћи у реинтродукованим популацијама у Холандији. Редован мониторинг студијом маркирања и поновног улова је показао да долази до смањења стопе преживљавања из године

у годину, док величина популације лептира у исто време расте (WYNHOFF 1998a).

Из наведених података можемо извући закључак да велика густина популације условљава нижу стопу преживљавања и обратно. Таква формулација представља потврду једног од основних закона екологије који се тиче регулације величине популације у зависности од њене густине (BEGON и сар. 2006). Ефекат густине популације на адаптивну вредност јединки може бити позитиван и негативан, при чему је позитиван ефекат описан још 1930. године и данас се у част научника који га је први пронашао назива Алијев ефекат. Овај закон је потврђен бројним теоретским и експерименталним истраживањима. Наша истраживања су вероватно прва потврда тог закона на основу података из студије маркирања и поновног улова дневних лептира. Ипак, треба истаћи једну важну карактеристику преживљавања израчунатог помоћу студије маркирања и поновног улова. Пошто статистичком анализом таквих података није могуће разграничити смрт јединки од њихове емиграције из истраженог подручја, преживљавање у себе укључује и емиграцију. Због тога је правилније да се преживљавање означава као „задржавање“ јединки у популацији (енг. „residence“). За емиграције мочварног мравника је већ доказано да су зависне од густине популација (NOWICKI и VRABEC 2011), па се поставља питање да ли ниске стопе преживљавања у ствари представљају резултат емиграције јединки из пренасељених ливада? Знајући колики је простор покривен студијом маркирања и поновног улова, можемо претпоставити да:

1. Већина миграната која преживи миграцију заврши унутар истраженог подручја, и то готово увек унутар истог локалитета. Ове јединке су и даље доступне приликом рачунања параметара Кормак-Доли-Себеровог модела, па не утичу на процену вредности преживљавања.
2. Други део јединки које емигрирају не може да нађе адекватну ливаду са биљком хранитељком услед чега угиба. Смрт ових јединки директно утиче на преживљавање, смањујући израчунати вредност просечног животног века јединки. То не представља проблем, пошто су јединке које угину заиста нестале из популације на истраженом локалитету. Међутим, у популационим анализама би било од значаја одредити колики је удео јединки који страда услед емиграције, при чему се показало да је тај удео близу нуле код мочварног мравника (NOWICKI и VRABEC 2011).
3. Постоји могућност да један део емиграната заврши на ливадама које су погодне за мочварног мравника, али су изван локалитета на којима је рађена студија маркирања и поновног улова. Иако је овај део јединки и даље жив, оне се у анализи подједнако третирају као и угинуле јединке, што може да поремети рачунање параметра преживљавања. Међутим, пошто је таквих ливада мало у истраженој области и број јединки који успешно преживи емиграцију и дође до одговарајућих ливада изван истражене области је мали.

Можемо закључити да је дужина живота мочварног мравника краћа унутар густо

насељених популација. Разлог за то може бити унутар саме популације (нпр. физиолошки стрес, више времена проведено у одбрани територије од других јединки) или је резултат леталних емиграција (чији ефекат мора бити мањи и може се занемарити уз претпоставку да су леталне емиграције подједнако учестале на свим истраженим локалитетима).

Уколико посматрамо однос полова на истраженим локалитетима, нешто значајнији изузетак представља локалитет В. У овом случају, однос полова је такав да на једну женку долазе два мужјака. Вероватноћа изумирања таквих популација је повећана услед изражених стохастичких процеса и поремећених популационих односа. Поремећен однос полова може имати директан утицај на смањење ефективне величине популације неке врсте (BEGON и сар. 2006) или утиче на смањење просечне адаптивне вредности услед негативних ефеката повећане стопе инбридинга (FUTUYMA 2013). Сличан однос полова је забележен и на локалитету Г током 2012. године. Међутим, то је овде очекивано, с обзиром да је маркирање рађено само током кратког периода генерације лептира и да се однос мужјака и женки мења током сезоне (Слика 24).

Упоређивањем просечних раздаљина које су лептири прелазили на истраженим локалитетима у околини Суботице, показује да растојања зависе од величине доступног станишта (Табела 12). Другим речима, на већим локалитетима забележене су даље миграције, док су на малим локалитетима увек бележена краћа растојања. Удео јединки које се одлучују на дисперзију, као и просечна раздаљина дисперзије, се разликовала између истражених локалитета (Табела 15). Разлике се могу објаснити општим изгледом локалитета (поглавље 3.2), пошто се очекује да матрица између ливада у виду шуме (локалитет А) умањи број миграната и повећа растојања која јединке прелазе приликом миграције (NOWICKI и сар. 2014). Иако за то постоје докази из студије маркирања и поновног улова (Табела 15), резултати захтевају пажљивије тумачење услед наше дефиниције ливаде коју насељава једна локална популација. Наиме, ливаде су за потребе ове студије раздвојене подручјем са неадекватним стаништем за мочварног мравника, али и различитим режимима кошења (поглавље 3.4.2), што може да утиче на израчунате параметре дисперзије. На локалитетима са више мањих ливада раздвојених на основу доба године када се врши кошење је увек бележено краће растојање дисперзије (Табела 15).

Интересантно је истаћи неочекивано малу размену јединки између локалитета Г и Д (Слика 27), пошто су уобичајене раздаљине дисперзије унутар ливада на локалитету Д сличне растојањима између локалитета Г и Д. Међутим, унутар локалитета Д су ливаде које представљају адекватно станиште за мочварног мравника, распоређене тако да могу да подрже скоковит прелаз са једне ливаде на другу (енг. „stepping stone“). Насупрот томе, између ових локалитета се налази матрица станишта сачињена од обрадивих површина, мочварних терена, ливада и слатина. Иако се очекује да мочварна и ливадска вегетација служи као погодна матрица, која поспешује размени јединки мочварног мравника (EYCO-TT и сар. 2012; NOWICKI и сар. 2014), наши резултати указују на ретке случајеве преласка такве матрице. Мочварни мравник је везан за станишта са биљком хранитељком и барије-

ре у виду ливаде без ове биљке су довољне да спрече највећи број емиграција (SKÓRKA и сар. 2013a). Мали број миграната код ове врсте је забележен свуда дуж европског ареала, али је довољан да одржи вијабилне популационе структуре мочварног мравника (NOWICKI и сар. 2007, 2014; NOVESTADT и сар. 2011; SKÓRKA и сар. 2013a).

5.3. Поређење параметара анализираних популација мочварног мравника у Србији са популацијама у Европи

Као што је већ напоменуто у поглављу 5.1.2, просечна величина станишта мочварног мравника у Србији се не разликује знатно од оних у другим деловима Европе (NOWICKI и сар. 2005a, 2007; BATÁRY и сар. 2009). Познато је да су локалне популације мочварног мравника мале, сачињене од неколико стотина до неколико хиљада јединки (NOWICKI и сар. 2005b, 2005a), док је у Холандији просечна бројност читаве реинтродуковане популације око 200 јединки (WYNHOFF 1998a; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009). Бројније популације мочварног мравника у односу на оне које насељавају истражене локалитете у Србији су забележене само на подручју Кракова у Пољској, које се наводи као локалитет са највећом познатом метапопулацијом ове врсте лептира. Процењена величина метапопулације је око 150 хиљада јединки (NOWICKI и сар. 2007), при чему треба нагласити да је укупно истражено подручје у Пољској мање површине, ливаде су боље повезане, а удео ливада са адекватним стаништем за мочварног мравника је далеко већи (укупне површине око 211 хектара). Остала истражена подручја у Европи су мање површине од подручја маркирања лептира у Србији (Слика 19), а процењене величине (мета)популација се крећу у следећем опсегу: 86-785 у Холандији (WYNHOFF 1998a; VAN LANGEVELDE и WYNHOFF 2009), 200-2.071 у Чешкој (NOWICKI и VRABEC 2011; BONELLI и сар. 2013), 200-2.800 у Италији (NOWICKI и сар. 2009; BONELLI и сар. 2013), 1.198 у Румунији (VODĀ и сар. 2010), вероватно мање од 2.000 у Немачкој⁶ (BINZENHÖFER и SETTELE 2000). Ако се изузму малобројне реинтродуковане популације у Холандији и узме у обзир величина истраженог подручја, процењена величина популационе структуре у Србији наликују бројношћу на оне у осталом делу Европе. То је посебно добро изражено кроз број јединки у популацији изражен по једном хектару повољног станишта (густина популације), која се креће од 80 јединки у Румунији (VODĀ и сар. 2010), 152-326 у Италији и Чешкој (BONELLI и сар. 2013) до 700 јединки у Пољској (NOWICKI и сар. 2007). Заседна студија истиче да је густина лептира унутар локалних популација у Пољској била између од 150 и 1.100 јединки (NOWICKI и сар. 2005a). Процењене вредности густине популација на истраженим локалитетима у Србији су између 82 и 419 јединки, при чему се ова вредност на већини локалитета налази изнад европског просека (Табела 12). Можемо извести закључак да је бројност лептира у популацијама мочварног мравника на подручју северне Србије била слична или нешто већа од оне која је забележена на осталим локалитетима широм Европе.

6 Прецизан број јединки није познат услед неправилно израчунатих параметара Цоли-Себеровог модела.

Теоретска разматрања и подаци са терена показали су да постоје одређене разлике између популација из центра ареала врсте и оних на његовој периферији. Периферне популације су углавном малобројне, показују већу временску варијансу популационих параметара, обично су генетички мање варијабилне и имају већу вероватноћу изумирања (преглед у: [HARDIE и HUTCHINGS 2010](#)). Међутим, изгледа да бар неке од ових еколошких генерализација не важе за популације мочварног мравника у Србији, пошто је 1) преживљавање јединки било релативно константно током година ([Табела 13](#), поглавље [5.2.4](#)), а 2) бројност лептира у рангу осталих европских популационих структура ([Табела 12](#), претходни пасус). Зна се да интеракције између лептира мравника и њихових домаћина (биљака и мрава) играју значајну улогу у регулацији бројности популација лептира, па су такве популације неубичајено стабилне током година (поглавље [3.1.7](#)). Биолошке интеракције су главни фактор који утиче на популациону динамику мочварног мравника, док клима има значајно мањи ефекат. Иако је фундаментална еколошка ниша мочварног мравника знатно шира, реализована ниша је ограничена биолошким интеракцијама, које регулишу бројност лептира у зависности од густине јединки. Другим речима, иако постоје адекватни климатски услови за живот мочварног мравника на ширем подручју Србије, недостатак биљке хранитељке и мрава домаћина је условио његово одсуство. У таквим околностима врста се понаша као да није достигла границу ареала.

Потребно је истаћи разлику везану за период активности одраслих лептира у Србији и у осталом делу Европе. Наиме, познато је да лептири излазе из мравињака у првој половини јула и достижу пик активности крајем месеца ([WYNHOFF 1998a](#); [BINZENHÖFER и SETTELE 2000](#); [NOWICKI и сар. 2005a](#); [VODĀ и сар. 2010](#)). Популације у Србији су биле активне тек од друге половине јула, достигле су највећу бројност у првој половини августа и завршиле активности крајем августа и почетком септембра ([Слике 24 и 25](#)). Подаци из претходних година указују да је период активности одраслих јединки мочварног мравника била слична од 2012. до 2014. године (поглавље [5.2.2](#)). Постоје докази да ова врста може брзо да прилагоди период летења ([WYNHOFF 1998a](#)), па померање периода активности ка другој половини јула може бити објашњено касним кошењем влажних ливада код нас, које се углавном врши током јула ([Слика 20](#)).

Са просечном вредношћу од 4,5 дана на локалитету А, ово је до сада најдужи процењени животни век адулата мочварног мравника уопште. Како је истакнуто у поглављу [5.2.6](#), слична дужина живота је добијена једино у популацијама из Румуније ([VODĀ и сар. 2010](#)) и може се објаснити мањом густином јединки унутар ових локалних популација. Дужина живота унутар осталих локалитета у околини Суботице је углавном била два до три дана ([Табела 13](#)), што наликује осталим истраженим популацијама ове врсте (нпр. [WYNHOFF 1998a](#); [BINZENHÖFER и SETTELE 2000](#); [NOWICKI и сар. 2005b](#); [GAO и сар. 2016](#)). Једна јединка на локалитету А је достигла старост од 18 дана, при чему је старост од 10 до 15 дана била уобичајена током ове студије. Литературни извори наводе сличне вредности ([NOWICKI и сар. 2005a](#); [VODĀ и сар. 2010](#); [GAO и сар. 2016](#)), уз највећу забележену дужину живота од 15

дана (NOWICKI и сар. 2005а).

5.4. Препоруке за мониторинг

Мониторинг популација дневних лептира се може вршити на неколико начина. Најједноставнији и најчешће коришћен метод подразумева примену стандардизованих трансеката (VAN SWAAY и сар. 2012). Њима се не добија податак о апсолутној бројности лептира на одређеном простору, већ релативна бројност дуж одређене линије или током одређеног временског интервала (као што је описано у поглављу 5.2.3). Овако израчуната вредност се може користити за утврђивање промена у бројности популација неке врсте лептира током година или за поређење разлика између истражених локалитета.

Уколико желимо детаљније да пратимо промене бројности јединки унутар популација неке врсте, неопходно је спровести студију маркирања и поновног улова. Ова метода има бројне предности над трансектима, али је много захтевнија када је прикупљање података у питању. Да би се превазишли недостаци методе трансекта и поједноставила метода маркирања и поновног улова, Новицки и сарадници су предложили једноставнији дизајн студије маркирања (NOWICKI и сар. 2005с). Довољно је спровести маркирање у време највеће активности лептира, одржавајући период између сесија (тј. динамику лова) у односу на просечну дужину живота врсте. Уколико је познато време појаве првих јединки неке врсте и крај њене генерације, може се применити регресиона анализа и израчунати вредности свих популационих параметара (које и иначе добијамо уколико студију радимо током читавог периода активности стадијума врсте који маркирамо, нпр. одраслих лептира).

Због значаја који има мочварни мравник и обавеза које проистичу из домаћих и међународних прописа (видети поглавља 3.1.9 и 5.5), потребно је пратити стање популација ове врсте лептира на подручју Србије. Наше препоруке за даљи мониторинг су следеће:

- Обилазити сва позната станишта мочварног мравника једном у току године у време активности адултних лептира и бележити присуство/одсуство лептира како би добили увид у промене на нивоу читаве популационе структуре. На ливадама где је лептир присутан треба вршити трансект у трајању од 5-10 минута (методологија је описана у поглављу 5.2.3), како би било могуће поређење стања популација између година, али и међусобно поређење популација у истој години.
- Понављати маркирања сваке године на лако доступним локалитетима поједностављеном методом коју су предложили Новицки и сарадници (NOWICKI и сар. 2005с). То се пре свега односи на локалитет Б, на коме су лептири маркирани од 2013. године и за који постоји добра логистичка подршка. То омогућава укључивање студената биологије и волонтера и добијање континуираног увида у промене популационих параметара током година.

- Понављати читаву студију маркирања и поновног улова након неколико година на свим локалитетима, применом овде описане методе или скраћене методе коју предлажу Новицки и сарадници (NOWICKI и сар. 2005c). То би омогућило сагледавање промена популационих параметара мочварног мравника на читавом истраженом подручју након одређеног временског периода.

5.5. Конзервациони статус на националном нивоу

Пошто је мочварни мравник тек недавно пронађен у Србији и, пошто је врста оцењена као угрожена на нивоу Европе, јавила се потреба за ефикасним прикупљањем података, који би били примењиви у конзервацији таксона. Тај циљ је донекле остварен кроз ову студију. Она је омогућила брзи увид у бројност јединки на истраженом подручју Србије, процену степена размене јединки између станишта и преглед осталих популационих параметара. Резултати студије се могу користити за предлагање адекватних мере заштите најважнијих станишта мочварног мравника. У поређењу ове студије са другима (NOWICKI и сар. 2005a, 2014; WYNHOFF и сар. 2011), евидентна је потреба за дугорочним мониторингом на истом истраживаном подручју, како би дошли до података о трендовима локалних популација и могли ефикасно да реагујемо на промене бројности лептира и деградацију његових станишта.

Мочварни мравник је након откривања у Србији оцењен као угрожен (EN) на националном нивоу (POROVIĆ и сар. 2014c). Међутим, ова процена је наведена као несигурна, пошто у то време нису постојали подаци о распрострањености врсте са друге стране српско-мађарске границе и потенцијалном ефекту спасавања популација (енг. „rescue effect“) емиграцијом јединки из Мађарске (IUCN 2012a). Пред тога, током претходне анализе је само грубо процењена површина станишта и величина подручја које мочварни мравник насељава. Употребом прецизне мапе станишта и ГИС алата, сада можемо тачно одредити површину на којој живи мочварни мравник на северу Србије и дати прецизнију процену његове угрожености.

За оцену угрожености лептира користили смо категорије, критеријуме и препоруке које прописује Међународна унија за заштиту природе (IUCN 2012a, 2012b; IUCN STANDARDS AND PETITIONS SUBCOMMITTEE 2016). Примена критеријума А и Е није могућа, пошто они захтевају познавање дугогодишњих популационих трендова (А) или примену софистицираније статистичке анализе за оцену вероватноће изумирања (Е). Са друге стране, сада знамо да је бројност популација мочварног мравника велика, па врсту не можемо сврстати међу угрожене таксоне употребом критеријума С или D1. Међутим, како је *P. teleius* у Србији познат само са једне локације⁷, можемо га сврстати у рањиве таксоне (VU)

⁷ Локација се, према упутствима које прописује IUCN, процењује на основу угрожавајућих фактора. Уколико један фактор може да изазове изумирање свих јединки у одређеној области, онда се сматра да популација живи на једној локацији. Јединствених фактора угрожавања којима је процењено постојање једне локације мочварног мравника у Србији има више: повлачење нивоа подземних вода, промена режима

употребом критеријума D2.

Као најпогоднији критеријум за оцену угрожености мочварног мравника показао се критеријум В, који процењује вероватноћу изумирања популација на основу површине дела ареала врсте у Србији. Користећи овај критеријум, мочварни мравник се може сврстати у критично угрожене таксоне на националном нивоу (CR) употребом критеријума B1ab(i,ii,iii,v)+2ab(i,ii,iii,v) услед (1) малог подручја које врста насељава и малог распрострањења у Србији (АОО = 1,14 km², ЕОО = 52 km²), (2) постојања само једне локације и (3) пројектованог непрекидног пада бројности популација услед губитка станишта и одводњавања. Пошто су нове популације откривене са друге стране српско-мађарске границе, можемо претпоставити постојање ефекта спасавања популација, па можемо сврстати таксон за једну категорију ниже на лествици угрожености. Тиме је, као и претходној студији, мочварни мравник коначно оцењен као угрожен⁸ (EN) у Србији (EN° B1ab(i,ii,iii,v)+2ab(i,ii,iii,v)). Разлог за исту процену угрожености је превелика процена површине дела ареала (АОО и ЕОО) приликом претходне анализе, иако тада ефекат спасавања није узет у разматрање.

Велика угроженост, мали број преосталих станишта и велика зависност од човекових активности на одржавању влажних ливада, сврстава мочварног мравника међу приоритетне врсте за заштиту. Ову врсту треба имати у виду приликом израде ревизија Правилника о проглашењу и заштити строго заштићених и заштићених дивљих врста биљака, животиња и гљива (Службени гласник РС, бр. 5/2010 и 47/2011). Додавањем на списак строго заштићених врста обезбедили би њену законску заштиту на подручју наше државе. Пошто се већина ливада које насељава мочварни мравник већ налази унутар заштићених подручја, потребне су само мале промене у начину на који се влажне ливаде одржавају да би се осигурало дугорочно очување мочварног мравника у Србији.

Мочварни мравник је наведен у Конвенцији о заштити европских дивљих врста и природних станишта (Бернска конвенција), којом се држава Србија обавезала да ће штитити овог лептира и ради његовог очувања прогласити заштићена подручја у оквиру еколошке мреже „Емералд“ (COUNCIL OF EUROPE 1979: допуна бр. T-PSV/PA (2011) 7; [POPOVIĆ и сар. 2014a](#)). Такође, врста је наведена у Директиви о стаништима, која важи на нивоу Европске Уније (EUROPEAN COMMISSION 1992; [POPOVIĆ и сар. 2014a](#)). По овој директиви, новооткривена станишта би требала да буду предложена као Поседна подручја за очување станишта и врста (SAC) након приступања Србије Европској Унији. То може допринети адекватном управљању стаништима мочварног мравника кроз подстицајне субвенције пољопривредницима и пројекте намењене очувању биодиверзитета.

управљања стаништима и мелиорација мочварних подручја.

8 Употребом конзервативног приступа (по IUCN-у) врсту можемо сврстати и у критично угрожене врсте. Разлог зашто је овакав приступ избегнут је постојање стабилних и бројних популација мочварног мравника на подручју северне Србије.

5.6. Конзервационе мере за очување мочварног мравника

Опстанак мочварног мравника је постао зависан од човекових активности (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; WYNHOFF 2001), па је зарад његовог очувања неопходно одржавати станишта неинвазивном испашом или кошењем ливада само једном у току године и то изван периода активности адулта (JONST и сар. 2006; GRILL и сар. 2008; KÖRÖSI и сар. 2014). Код планирања заштите мочварног мравника у Србији потребно је имати на уму да су сва позната станишта унутар заштићених природних добара где већ постоји одређени ниво управљања влажним ливадама. Кошење ливада се врши под надзором Јавног предузећа „Палић-Лудац“ и има за циљ да спречи сукцесију вегетације и омогући опстанак ретких врста биљака и птица. Где год је могуће, то подразумева кошење само једном у току године, у складу са препорукама управљача заштићеног подручја и мишљењем Покрајинског завода за заштиту природе. Ливаде се обично издају на коришћење мањим земљорадницима, за које се зна да су се придржавали, од стране управљача, задатих правила кошења у претходном периоду. На неким стаништима у Субитичкој пешчари се дуж ливада оставља неколико некошених трака ширине око једног метра. Ови непокошени делови станишта омогућавају биљкама да остваре потпуни циклус и формирају семе. Иако је за опстанак мочварног мравника неопходно да ширина трака буде нешто већа (KÖRÖSI, лична комуникација), траке од једног метра могу да подрже фитоценолошку разноврсност терена и већу бројност мрва домаћина, који су чешћи на зараслим деловима станишта (KÖRÖSI и сар. 2009), што као последицу има и одржавање одређеног дела популације мочварног мравника.

Због великог броја корисника, којима су ливаде издате на кошење, различити делови станишта су кошени у различито време, па неадекватно кошење малог броја ливада нема погубни карактер по читаву популациону структуру мочварног мравника. Показало се да мешавина ливада које су кошене у различитим периодима године на Селевењу и Лудашком језеру обезбеђује најмногбројније популације ових лептира (Слика 21, Табела 12). То је у сагласности са резултатима студија у суседној Мађарској (KÖRÖSI 2009; KÖRÖSI и сар. 2009, 2014), где је током три године праћен утицај различитог начина одржавања станишта на присуство мочварног мравника, његове биљке хранитељке и мрва домаћина. Резултати указују да често кошење или испаша погодује биљци и лептирима, док престанак кошења станишта поспешује развој мрва, због чега је потребно одржати мозаичност у временима кошења влажних ливада. У идеалним околностима потребно је оставити ливаде непокошеним једном на сваких пар година. Ротациони режим кошења влажних ливада наликује мозаичном управљању стаништем и такође је препоручен за очување мочварног мравника (NOWICKI и сар. 2009). Пожељно је да се велике парцеле косе у деловима тако да различити делови бивају без вегетације у различито време и да се напасање стоке врши екстензивно, након периода активности одраслих лептира и њихових гусеница.

Нема сумње да су мере заштите природе допринеле опстанку мочварног мравника у северној Србији током претходних деценија. Због тога најважнија препорука за даље

очување ове врсте подразумева **одржавање већ постојећих, повољних режима управљања стаништем**. То подразумева одржавање мозаика различитих станишта, издавање малих парцела, спречавање укрупњавања и интензификације пољопривреде, подстицање кошења у различитим периодима година, остављање међа између парцела, додавање и проширивање трака неокошеног станишта и остављање одређеног броја ливада или њихових делова без кошења.

Због умереног периода активности лептира за 15 дана касније у односу на остале европске популације, потребно је прилагодити и режиме кошења влажних ливада. У томе су сагласни како подаци из популационе студије (Слика 24), тако и подаци добијени претходном анализом квалитета станишта (Табела 6, 7). Пре свега, изгледа да је кошење почетком јула прихватљиво за ливаде у Србији. Током теренских истраживања примећено је да су на ливадама кошеним почетком јула биљке биле у цвету. Иако немамо детаљније податке о томе како раније кошење утиче на преживљавање мрава, претпостављамо да негативан утицај није велики уколико постоји делимично зарастао део станишта, какве су међе ливада (NOWICKI и сар. 2013; KÖRÖSI и сар. 2014). Услед разлика које постоје између истражених популација у Србији и у другим деловима Европе, период кошења треба померити 15 дана касније у односу на генералне препоруке за очување мочварног мравника у осталом делу Европе (JOHST и сар. 2006; GRILL и сар. 2008; WYNHOFF и сар. 2011; KÖRÖSI и сар. 2014). То значи да треба **избегавати кошење од почетка јула до средине септембра, а посебно од средине јула до почетка септембра**. Током истраживања је уочена разлика у времену активности одраслих јединки мочварног мравника на истраженим локалитетима, али и на појединачним ливадама унутар локалитета (поглавље 5.2.6), а објављене студије такође налазе асинхрону динамику локалних популација (NOWICKI и сар. 2007). Уколико разлике потичу услед различитих времена кошења станишта, одржавање постојећих разлика у периоду кошења може бити кључ за опстанак врсте, поготову на мањим и изолованим локалитетима.

Кошење је препознато као најважнији антропогени параметар који утиче на преживљавање мочварног мравника (KÖRÖSI 2009; THOMAS и сар. 2009; WYNHOFF и сар. 2011). Режиме кошења је лако уредити једноставним препорукама, чиме директно утичемо на микроклиматске параметре станишта и опстанак лептира и његових домаћина. Пошто је већи део влажних ливада у околини Суботице у власништву државе, управљачи заштићених подручја могу лако да дефинишу начине одржавања станишта, док су пољопривредни произвођачи у обавези да овакве препоруке поштују унутар граница заштићеног подручја. Пољопривредници тренутно добијају сено са ливада у замену за адекватно кошење ливада, док би у будућности за то **могли добијати и одређене субвенције** из фондова Србије или Европске уније.

Приликом тумачења добијених резултата треба имати на уму да је околина Суботице видно измењена утицајем човека (поглавље 5.1.1), а о изгледу овог подручја нам данас сведоче војне карте из 18. и 19. века (BISZAK и сар. 2014). Влажна и замочварена станишта су

током овог периода исушена, ископани су канали, а земљиште је понегде претворено у обрадиве парцеле. Захвати које је вршио човек имали су утицај и на читаво околно подручје. Евидентно је повлачење нивоа подземних вода услед мелиорације и коришћења за потребе наводњавања. Колики је ефекат повлачења воде најбоље се види кроз прерастање некадашњег језера Келебија (Суботичка пешчара) у рит. Наставак активности на исушивању шире околине Суботице могао би још више да смањи подручја под влажним стаништима, а тиме и број ливада које насељава мочварни мравник, што би могло да доведе до његовог изумирања на подручју северне Србије. За дугорочно очување овог лептира, али и добробит људи који живе на подручју Суботице, неопходно је **одржати или подићи ниво подземних вода** на некадашњи ниво. Ово није лако постићи и вероватно би захтевало бројне промене у пољопривредној производњи, као и грађевинске радове на регулацији постојеће мреже канала за одводњавање. Такође, оправданост инвестиције би вероватно била доведена у питање, пошто резултати таквог пројекта не би били видљиви краткорочно.

Већ смо споменули да режим кошења не треба да обезбеди само опстанак биљке хранитељке у одређеној фази цветања и очување јаја и гусеница унутар цвасти, већ и да подстакне развој главних врста мрава домаћина (WITEK и сар. 2010; WYNHOFF и сар. 2011). Врсте мрава које обезбеђују највећи проценат преживелих гусеница нису исте дуж европског дела ареала мочварног мравника (поглавље 3.1.6). Под главним домаћином се подразумева она врста која обезбеђује најбоље преживљавање гусеница, док састав заједница мрава може да варира у зависности од станишта (THOMAS и сар. 2005; TARTALLY и VARGA 2008; WITEK и сар. 2010). Поред тога, еколошки услови који обезбеђују опстанак биљке, мрава и лептира могу бити различити (KÖRÖSI 2009; WYNHOFF и сар. 2011). Да би обезбедили правилно „газдовање“ популацијама лептира, неопходно је добро познавање екологије мрава домаћина. Посредно, управљањем популацијама мрава, може се поспешити развој лептира, који се развијају у њиховим мравињацима. Због тога је потребно **утврдити састав заједнице мрава и видети која је врста мрава примарни домаћин** на познатим стаништима мочварног мравника у Србији, што наглашава већи број аутора (THOMAS и сар. 2005, 2009; WYNHOFF и сар. 2011). Од 15 врста мрава из рода *Myrmica* забележених на подручју Србије, 12 врста насељава Војводину (ПЕТРОВ 2006). Иако нам није познато да је рађен попис фауне мрава на подручју обухваћеном нашим истраживањима, врста *Myrmica scabrinodis* је забележена у Падеју, док је *Myrmica rubra* наведена за Остојићево, који су удаљени око 40 километра (PETROV 2002). Ове две врсте се наводе као примарни домаћини мочварног мравника у Мађарској, због чега би могле бити домаћини лептирима на северу Србије (TARTALLY и VARGA 2008).

Популациони процеси могу да утичу на мале популације, што је видљиво на локалитету В, где је однос полова поремећен у корист мужјака (поглавље 5.2.6). Поред тога, једина забележена изумирања локалних популација обухватила су неколико малих ливада у истраженом подручју (поглавље 5.2.1). Величина локалних популација има велики значај

за конзервацију таксона, пошто мале и изоловане популације дневних лептира имају већу могућност изумирања од великих (SACCHERI и сар. 1998; NOWICKI и сар. 2005а; BONELLI и сар. 2013). Због тога **конзервационе мере најпре треба усмерити на очување великих и здравих популација**, које касније могу служити и за реколонизацију изумрлих локалних популација (ELMES и THOMAS 1992; DIAS 1996; WYNHOFF 1998а). То је од посебне важности у популационим структурама које одступају од класичне метапопулационе организације, као што је случај са мочварним мравником на северу Србије (поглавље 5.2.1). Очувању великих и здравих локалних популација треба дати приоритет када су јединке распрострањене у виду фрагментисане панмиктичне популације или у популацијама континентално-острвског типа (FRONHOFER и сар. 2012). Тек када се осигура опстанак изворних популација, средства треба преусмерити на формирање коридора за **повезивање изолованих популација и побољшавање квалитета станишта** што би омогућило опстанак мањим локалним популацијама лептира.

Неадекватно кошење ливада може врло брзо да доведе до изумирања локалних популација мочварног мравника (MUNGUIRA и MARTÍN 1999; WYNHOFF и MUNGUIRA 2001). Поставља се питање да ли је мочварни мравник некада био присутан на ливадама у источном делу истражене области (Слика 19) и ако јесте, да ли је неадекватно кошење ових ливада могло да доведе до његовог нестанка? Са научног и конзервационог аспекта, од значаја је утврдити присуство мрва на овим ненасељеним ливадама, правилно регулисати време кошења ливада и **пратити да ли ће поново доћи до природне колонизације** тих ливада мочварним мравником. Једна од најважнијих превентивних мера заштите мочварног мравника подразумева мониторинг популација, о чему је било речи у претходном поглављу (5.4). **Праћење промена у стаништима и локалним популацијама лептира** може бити први индикатор негативних промена у квалитету станишта или популационим трендовима лептира и обезбедити адекватну реакцију од стране управљача заштићених подручја.

6. Закључци

У оквиру ове студије сажето су приказани прикупљени подаци о екологији мочварног мравника (*Phengaris teleius*) на подручју северне у Србије. Она прати пут којим се до тог знања дошло, почев од откривања врсте у околини Суботице 2012. године и првих студија распрострањености, па све до детаљнијих анализа квалитета њених станишта и популационе екологије. Тако сажети подаци треба да дају изванредан допринос заштити једне од најугроженијих врста дневних лептира у Европи. Имајући у виду постављене циљеве и добијене резултате ове докторске дисертације, могу се извести следећи закључци:

- Детаљним теренским истраживањима, на граници између Србије и Мађарске, допуњена је мапа распрострањености мочварног мравника у овом делу Европе и померена граница његовог распрострањења за око 40 километара на југ у односу на познате популације у Мађарској. Станишта мочварног мравника се налазе у заштићеним подручјима која окружују Суботицу и одржавана су редовним кошењем вегетације. Бројност и величина биљке хранитељке су били значајан индикатори повољних станишта.
- Анализа популационе структуре показала је да лептир нема метапопулациону организацију у класичном смислу. Због мале вероватноће изумирања великих локалних популација, популације више наликују фрагментарној, панмиктичној организацији или континентално-острвском типу просторне организације.
 - Процењена бројност одраслих јединки у свим локалним популацијама на северу Србије је, током 2014. године, била око 15.000 јединки. Највеће дневне величине популација биле су у првој половини августа месеца, при чему су мужјаци увек први почињали своје активности. Број јединки по хектару се кретао између 80 и 400, што се могло објаснити количином влаге и типом ливаде. Највлажније ливаде у истраженом подручју су имале најгушће популације мочварног мравника.
 - Просечна дужина живота мочварног мравника је износила око три дана. У односу на раније године, није показана јасна веза између дужине живота и неповољних временских услова током 2014. Међутим уочен је пад бројности јединки током продуженог кишног периода 2014. године, а као најпогоднији модели предлагани су они са временски зависним преживљавањем јединки, уколико је узорак био довољног обима. Однос полова је био близу уједначеном односу мужјака и женки (1:1).
 - Јединке мочварног мравника биле изразито седентарне и прелазиле су у просеку око 40 метара приликом свакодневних премештања унутар ливада. Женке су прелазиле већа растојања у потрази за местом за полагање јаја, док су мужјаци држали

мање територије. Удео јединки које су мигрирале између локалних популација (дисперзија) је мали, али омогућава повезаност локалних популација унутар свих истражених локалитета. Миграције на веће раздаљине су ретке, при чему током једне године само три женке могу да колонизују нова станишта на раздаљини од пет километра. Ипак, знајући биологију врсте у осталим деловима европског ареала, ови подаци указују да постоји добра повезаност између популација унутар читавог истраженог подручја.

- Утврђене су разлике између популација са истражених локалитета у погледу величине доступног станишта, временског распона активности лептира, бројности и густине јединки и дужине њиховог живота. Закључено је да је дужина живота јединки мочварног мравника обрнуто пропорционална густини њихових популација.
- Иако је у питању рубна популациона структура мочварног мравника, бројност јединки је била међу највећим познатим у Европи, при чему су веће популације познате једино на подручју Пољске. Стабилност ове рубне популације се може објаснити уском специјализацијом мочварног мравника, при чему биолошке интеракције између лептира, биљке и мрава имају улогу регулатора бројности популације у зависности од густине јединки. Лептири у Србији почињу да лете петнаестак дана касније у односу на остале познате популације мочварног мравника. Највећа просечна дужина живота (4,5 дана), као и највећа забележена дужина живота (18 дана), је уочена на подручју Суботичке пешчаре, што су уједно и највеће забележене вредности дужине живота мочварног мравника уопште.
- Мониторинг популација мочварног мравника би требало вршити сваке године евидентирањем присуства лептира на истраженим ливадама и понављањем студије маркирања и поновног улова на лако доступним стаништима. Маркирање се може поновити након неколико година на читавом подручју, како би утврдили размере популационих промена на свим истраженим локалитетима.
- Лептир је у Србији оцењен као угрожен (EN) (EN^o B1ab(i,ii,iii,v)+2ab(i,ii,iii,v)) и предложено је његово укључење у списак строго заштићених врста. Мочварни мравник ужива и законску заштиту која проистиче из међународних конвенција, па се намеће потреба за очувањем његових преосталих станишта.
- Мере заштите треба фокусирати на очување великих и здравих популација, одржање традиционалног начина управљања влажним ливадама (нпр. мозаичност станишта, различито време кошења, уситњавање парцела), бољу контролу кошења (која треба да избегне период активности одраслих лептира) и спречавање даљег одводњавања. Уз све ово, неопходна су додатна истраживања и дугорочно праћење стања популација мочварног мравника. Пошто је већина станишта унутар граница заштићених подручја, активне мере заштите се већ спроводе, чиме се олакшава увођење предложених мера.

7. Литература

- ЈАКШИЋ П (1997): Једна представа краљевског лептира на египатском папирусу. *Natura Naissi* 2: 22.
- ЈАКШИЋ П (2003): *Црвена књиџа дневних лејтира Србије Lepidoptera: Hesperioidea и Papilionoidea*. Завод за заштиту природе Србије, Београд, 198 стр.
- МИЉЕВИЋ М и ПОПОВИЋ М (2014): *Алцифрон – База њодатака о инсектима Србије Lepidoptera, Papilionoidea*. ХабиПрот, Београд. <http://alciphron.habiprot.org.rs>. Приступљено: 14.10.2016.
- ПЕТРОВ И (2006): *Мрави Србије и Црне Горе*. Српска академија наука и уметности, Београд, 136 стр.
- ПОПОВИЋ М и ЖИВАНОВИЋ Н (2016): *Лариса – њројрам за мониторинџ дневних лејтира Србије*. ХабиПрот, Београд. <http://monitoring.habiprot.org.rs>. Приступљено: 14.2.2017.
- ЦРНОБРЊА-ИСАИЛОВИЋ Ј (2010): *Еколоџија животиња. Скријта у рукојису*. Универзитет у Нишу, Природно-математички факултет, Ниш.
- АЌИЋ S, ШИЌ U, ЛАКУШИЋ D, ВУКОЈИЋИЋ S и STEVANOVIЋ ZD (2013): Typification and correction of syntaxa from the class *Molinio-Arrhenatheretea* tx. 1937 in Serbia. *Hacquetia* 12: 39–54. doi: 10.2478/hacq-2013-0013
- AKINO T, KNAPP JJ, THOMAS JA и ELMES GW (1999): Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266: 1419–1426.
- ALS TD, VILA R, KANDUL NP, NASH DR, YEN S-H, HSU Y-F, MIGNAULT AA, BOOMSMA JJ и PIERCE NE (2004): The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* 432: 386–390.
- ANDERSON DR и BURNHAM KP (2002): *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edition*. Springer, New York, 488 стр.
- ANDERSON DR (2008): *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence*. Springer, New York-London, 184 стр.
- ANDREWARTHA HG и BIRCH LC (1954): *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 782 стр.
- ANTON C, SETTELE J и DURKA W (2006): Nine polymorphic microsatellite loci for the parasitic wasp *Neotypus melanocephalus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Molecular Ecology Notes* 6:

399–401. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01247.x

- BAGUETTE M (2003): Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography* **26**: 153–160.
- BÁLINT Z, GUBÁNYI A и PITTER G (2006): *Magyarország védett pillangóalakú lepkéinek katalógusa a Magyar Természettudományi Múzeum Gyűjteménye alapján. A nappali lepkék elterjedése I.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 180 стр.
- BARBERO F, THOMAS JA, BONELLI S, BALLETO E и SCHÖNROGGE K (2009a): Queen ants make distinctive sounds that are mimicked by a butterfly social parasite. *Science* **323**: 782–785.
- BARBERO F, BONELLI S, THOMAS JA, BALLETO E и SCHÖNROGGE K (2009b): Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants. *Journal of Experimental Biology* **212**: 4084–4090. doi: 10.1242/jeb.032912
- BARBERO F, PATRICELLI D, WITEK M, BALLETO E, CASACCI LP, SALA M и BONELLI S (2012): *Myrmica* Ants and Their Butterfly Parasites with Special Focus on the Acoustic Communication. *Psyche: A Journal of Entomology* **2012**: 1–11. doi: 10.1155/2012/725237
- BATÁRY P, ÖRVÖSSY N, KÖRÖSI Á, VÁLYI NAGY M и PEREGOVITS L (2007): Microhabitat preferences of *Maculinea teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) in a mosaic landscape. *European Journal of Entomology* **104**: 731–736.
- BATÁRY P, KÖRÖSI Á, ÖRVÖSSY N, KÖVÉR S и PEREGOVITS L (2009): Species-specific distribution of two sympatric *Maculinea* butterflies across different meadow edges. *Journal of Insect Conservation* **13**: 223–230. doi: 10.1007/s10841-008-9158-1
- BEGON M, TOWNSEND CR и HARPER JL (2006): *Ecology: from individuals to ecosystems, 4th edition.* Blackwell Publishing, Malden, 738 стр.
- BINZENHÖFER B и SETTELE J (2000): Vergleichende autökologische Untersuchungen an *Maculinea nausithous* Bergstr. und *Maculinea teleius* Bergstr. (Lepidoptera, Lycaenidae) im nördlichen Steigerwald. V: SETTELE J и KLEINWIEFELD S (Yp.) *Populationsökologische Studien an Tagfaltern 2*, UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Leipzig. стр. 1–98.
- BISZAK E, KULOVITS H, BISZAK S, TIMÁR G, MOLNÁR G, SZÉKELY B, JANKÓ A и KENYERES I (2014): Cartographic heritage of the Habsburg Empire on the web: the MAPIRE initiative. *9th International Workshop on Digital Approaches to Cartographic Heritage*, Budapest, Hungary.
- BONELLI S, VRABEC V, WITEK M, BARBERO F, PATRICELLI D и NOWICKI P (2013): Selection on dispersal in isolated butterfly metapopulations. *Population Ecology* **55**: 469–478. doi: 10.1007/s10144-013-0377-2
- BOURN NAD и THOMAS JA (2002): The challenge of conserving grassland insects at the margins of their range in Europe. *Biological Conservation* **104**: 285–292. doi: 10.1016/S0006-3207(01)00193-8
- BRAKEFIELD PM (1982): Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. II. Population dynamics: the present position. *The Journal of Animal Ecology* **51**: 727–738.

- BROWER AVZ (2008): *Phengaris Doherty 1891. Maculinea van Eecke 1915 currently viewed as a subjective junior synonym*. Version 06 January 2008. У: The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Phengaris/112250/2008.01.06>. Приступљено: 31.1.2016.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR, WHITE GC, BROWNIE С и POLLOCK KH (1987): *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 437 стр.
- CARSON R (1962): *Silent spring*. Houghton Mifflin Co., Boston, 368 стр.
- COUNCIL OF EUROPE (1979): Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats.
- DEMPSTER J, KING M и LAKHANI K (1976): The status of the swallowtail butterfly in Britain. *Ecological Entomology* **1**: 71–84.
- DIAS PC (1996): Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 326–330. doi: 10.1016/0169-5347(96)10037-9
- DIERKS A и FISCHER K (2009): Habitat requirements and niche selection of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) within a large sympatric metapopulation. *Biodiversity and Conservation* **18**: 3663–3676. doi: 10.1007/s10531-009-9670-y
- DUFFEY E (1968): Ecological Studies on the Large Copper Butterfly *Lycaena dispar* Haw. *batavus* Obth. at Woodwalton Fen National Nature Reserve, Huntingdonshire. *The Journal of Applied Ecology* **5**: 69–96. doi: 10.2307/2401275
- ELMES G, THOMAS J, WARDLAW J, HOCHBERG M, CLARKE R и SIMCOX D (1998): The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* **2**: 67–78.
- ELMES G (2001): Larvae of lycaenid butterflies that parasitize ant colonies provide exceptions to normal insect growth rules. *Biological Journal of the Linnean Society* **73**: 259–278. doi: 10.1006/bjil.2001.0534
- ELMES GW и THOMAS JA (1992): Complexity of species conservation in managed habitats: interaction between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiversity and Conservation* **1**: 155–169.
- ELMES GW, CLARKE RT, THOMAS JA и HOCHBERG ME (1996): Empirical tests of specific predictions made from a spatial model of the population dynamics of *Maculinea rebeli*, a parasitic butterfly of red ant colonies. *Acta Oecologica* **17**: 61–80.
- ELMES GW, AKINO T, THOMAS JA, CLARKE RT и KNAPP JJ (2002): Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia* **130**: 525–535. doi: 10.1007/s00442-001-0857-5
- EUNIS (2013): *Phengaris teleius* (Bergstrasser, 1779) — Synonym of *Maculinea teleius*. European Environment Agency. <http://eunis.eea.europa.eu/species/316696>. Приступљено:

15.08.2013.

- EUROPEAN COMMISSION (1992): Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.
- EYCOTT AE, STEWART GB, BUYUNG-ALI LM, BOWLER DE, WATTS K и PULLIN AS (2012): A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology* **27**: 1263–1278. doi: 10.1007/s10980-012-9781-9
- FAGERSTRÖM T и WIKLUND C (1982): Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia* **52**: 164–166.
- FOOTITT R и ADLER PH (Ур.) (2009): *Insect biodiversity: science and society*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK ; Hoboken, NJ, 632 стр.
- FRANKLIN J (2010): *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, New York, 340 стр.
- FRIC Z, WAHLBERG N, PECH P и ZRZAVÝ J (2007): Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* **32**: 558–567. doi: 10.1111/j.1365-3113.2007.00387.x
- FRIC Z и KONVICKA M (2007): Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology* **8**: 377–386. doi: 10.1016/j.baae.2006.06.005
- FRIC Z, KUDRNA O, PECH P, WIEMERS M и ZRZAVY J (2010): Comment on the proposed precedence of *Maculinea* van Eecke, 1915 over *Phengaris* Doherty, 1891 (Lepidoptera, Lycaenidae). *Bulletin of Zoological Nomenclature* **67**: 315–318.
- FRONHOFER EA, KUBISCH A, HILKER FM, HOVESTADT T и POETHKE HJ (2012): Why are metapopulations so rare? *Ecology* **93**: 1967–1978.
- FUTUYMA DJ (2013): *Evolution. Third edition*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 656 стр.
- GAJIĆ M (1986): *Flora i vegetacija Subotičko-horgoške pešcare*. Šumarski fakultet Beograd, Šumsko gazdinstvo Subotica, Subotica, 495 стр.
- GAO K, LI X, CHEN F, GUO Z и SETTELE J (2016): Distribution and habitats of *Phengaris (Maculinea)* butterflies and population ecology of *Phengaris teleius* in China. *Journal of Insect Conservation* **20**: 1–10. doi: 10.1007/s10841-015-9834-x
- GOLUBOVIĆ A, POPOVIĆ M и GRABOVAC D (in press): Actual and potential distribution of the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in Serbia and conservation implications. *Acta Zoologica Bulgarica*.
- GOOGLE INC. (2005): *Google Земља*.
- GRILL A, CLEARY DFR, STETTNER C, BRÄU M и SETTELE J (2008): A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* **12**: 617–627. doi: 10.1007/s10841-007-9098-1

- HANSKI I (1999): *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, 313 стр.
- HANSKI I, ALHO J и MOILANEN A (2000): Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* **81**: 239–251.
- HARCOURT AH и EHRENFELD D (1992): Conservation Biology: Its Origins and Definition. *Science* **255**: 1625–1626.
- HARDIE DC и HUTCHINGS JA (2010): Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews* **18**: 1–20. doi: 10.1139/A09-014
- HILL JK, THOMAS CD и LEWIS OT (1996): Effects of Habitat Patch Size and Isolation on Dispersal by *Hesperia comma* Butterflies: Implications for Metapopulation Structure. *The Journal of Animal Ecology* **65**: 725. doi: 10.2307/5671
- HOCHBERG M, CLARKE R, ELMES G и THOMAS J (1994): Population dynamic consequences of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant hosts. *Journal of Animal Ecology* **63**: 375–391.
- HOCHBERG ME, THOMAS JA и ELMES GW (1992): A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *Journal of Animal Ecology* 397–409.
- HOVESTADT T и NOWICKI P (2008): Investigating Movement within Irregularly Shaped Patches: Analysis of Mark-Release-Recapture Data Using Randomization Procedures. *Israel Journal of Ecology & Evolution* **54**: 137–154. doi: 10.1560/IJEE.54.1.137
- HOVESTADT T, BINZENHÖFER B, NOWICKI P и SETTELE J (2011): Do all inter-patch movements represent dispersal? A mixed kernel study of butterfly mobility in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* **80**: 1070–1077. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01848.x
- IUCN (2012a): *Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0*. IUCN, Gland, 44 стр.
- IUCN (2012b): *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, Second edition*. IUCN, Gland, 36 стр.
- IUCN STANDARDS AND PETITIONS SUBCOMMITTEE (2016): *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria: Version 12*. Standards and Petitions Subcommittee, 101 стр.
- JAKŠIĆ P (Ур.) (2008): *Odabrana područja za dnevne leptire u Srbiji*. HabiProt, Beograd, 223 стр.
- JAKŠIĆ P и ĐURIĆ M (2008): Srpski nazivi dnevnih leptira (Lepidoptera: Hesperioidea i Papilionoidea). *9th Symposium on Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions*, Niš, стр. 231–237.
- JAKŠIĆ P, NAHIRNIĆ A и PETROVIĆ S (2013): Compendium of Serbian butterflies with vernacular names. *Bulletin of the Natural History Museum* **6**: 75–88. doi: 10.5937/bnhmb1306075J
- JANSEN SHDR, HOLMGREN M, VAN LANGEVELDE F и WYNHOFF I (2012): Resource use of specialist

- butterflies in agricultural landscapes: conservation lessons from the butterfly *Phengaris (Maculinea) nausithous*. *Journal of Insect Conservation* **16**: 921–930. doi: 10.1007/s10841-012-9479-y
- JOHST K, DRECHSLER M, THOMAS J и SETTELE J (2006): Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology* **43**: 333–342. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01125.x
- KAJZER-BONK J, NOWICKI P, BONK M, SKÓRKA P, WITEK M и WOYCIECHOWSKI M (2013): Local populations of endangered *Maculinea (Phengaris)* butterflies are flood resistant. *Journal of Insect Conservation* **17**: 1105–1112. doi: 10.1007/s10841-013-9591-7
- KARSHOLT O и VAN NIEUKERKEN EJ (2013): *Fauna Europaea: Lepidoptera. Fauna Europaea version 2.6.2*. <http://www.faunaeur.org>. Приступљено: 1.3.2016.
- KŐRÖSI Á (2009): Population spatial structure and habitat use of large blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). University of Debrecen.
- KŐRÖSI Á, SZENTIRMAI I, ÖRVÖSSY N, KÖVÉR S, BATÁRY P и PEREGOVITS L (2009): A kaszálás hatásának vizsgálata a vérfu hangyaboglárka (*Maculinea teleius*) populációira–egy kezelési kísérlet első tapasztalatai. *Természetvédelmi Közlemények* **15**: 257–268.
- KŐRÖSI Á, ÖRVÖSSY N, BATÁRY P, HARNOS A и PEREGOVITS L (2012): Different habitat selection by two sympatric *Maculinea* butterflies at small spatial scale. *Insect Conservation and Diversity* **5**: 118–126. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00138.x
- KŐRÖSI Á, SZENTIRMAI I, BATÁRY P, KÖVÉR S, ÖRVÖSSY N и PEREGOVITS L (2014): Effects of timing and frequency of mowing on the threatened scarce large blue butterfly – a fine-scale experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **196**: 24–33.
- KREBS CJ (1985): *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Third Edition*. Harper Collins Publishers, Inc., New York.
- KURTTO A, LAMPINEN R и JUNIKKA L (Ур.) (2004): *Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. 13. Rosaceae (Spiraea to Fragaria, excl. Rubus)*. The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki, 320 стр.
- LAFRANCHIS T (2004): *Butterflies of Europe: new field guide and key*. Diatheo, Paris, 351 стр.
- LAKUŠIĆ D, BLAŽENČIĆ J, RANĐELOVIĆ V, BUTORAC B, VUKOJIČIĆ S, ZLATKOVIĆ B, JOVANOVIĆ S, ŠINŽAR-SEKULIĆ J, ŽUKOVEC D, ČALIĆ I и PAVIĆEVIĆ D (2005): *Staništa Srbije: Priručnik sa opisima i osnovnim podacima*. Institut za botaniku i botanička bašta „Jevremovac“, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Ministarstvo za nauku i zaštitu životne sredine Republike Srbije, Beograd, 684 стр.
- LAZIĆ L, PAVIĆ D, STOJANOVIĆ V, TOMIĆ P, ROMELIĆ J, PIVAC T, KOŠIĆ K, BISERMEŃI S, KOCOŠEV S, ĐARMATI Z, PUZOVIĆ S, ĐUREKOVIĆ-TEŠIĆ O, PANJKOVIĆ B, HABIJAN-MIKEŠ V, SABADOŠ K, DELIĆ J, KOVAČEVIĆ B, STOJŠIĆ V и KORAĆ J (2008): *Zaštićena prirodna dobra i ekoturizam Vojvodine*. Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za geografiju, turizam i hotelijerstvo, Novi Sad, 271 стр.

- LEBRETON J-D, BURNHAM KP, CLOBERT J и ANDERSON DR (1992): Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**: 67–118. doi: 10.2307/2937171
- LEVINS R (1970): Extinction. У: GERSTENHABER M (Ур.) *Some mathematical problems in biology*. American Mathematical Society, Rhode islands, стр. 77–107.
- MACARTHUR RH и WILSON E O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, 215 стр.
- MALTHUS T (1798): *An Essay on the Principle of Population*. St. Paul's Church-Yard, London, 126 стр.
- MCCREA RS и MORGAN BJ (2014): *Analysis of capture-recapture data*. CRC Press, Canterbury, 277 стр.
- MUNGUIRA ML и MARTÍN J (1999): *Action plan for Maculinea butterflies in Europe*. Council of Europe, Strasbourg, 64 стр.
- MUSCHE M, ANTON C, WORGAN A и SETTELE J (2006): No Experimental Evidence for Host Ant Related Oviposition in a Parasitic Butterfly. *Journal of Insect Behavior* **19**: 631–643. doi: 10.1007/s10905-006-9053-0
- NASH DR, ALS TD, MAILE R, JONES GR и BOOMSMA JJ (2008): A Mosaic of Chemical Coevolution in a Large Blue Butterfly. *Science* **319**: 88–90. doi: 10.1126/science.1149180
- NEW TR (2014): *Lepidoptera and conservation*. John Wiley & Sons, Inc, Chichester, West Sussex. 265 стр.
- NOWICKI P, WITEK M, SKÓRKA P, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2005a): Population ecology of the endangered butterflies *Maculinea teleius* and *M. nausithous* and the implications for conservation. *Population Ecology* **47**: 193–202. doi: 10.1007/s10144-005-0222-3
- NOWICKI P, SETTELE J, THOMAS JA и WOYCIECHOWSKI M (2005b): A review of population structure of *Maculinea* butterflies. У: SETTELE J, KÜHN E, и THOMAS J (Ур.) *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 144–149.
- NOWICKI P, RICHTER A, GLINKA U, HOLZSCHUH A, TOELKE U, HENLE K, WOYCIECHOWSKI M и SETTELE J (2005c): Less input same output: simplified approach for population size assessment in Lepidoptera. *Population Ecology* **47**: 203–212. doi: 10.1007/s10144-005-0223-2
- NOWICKI P, BONELLI S, BARBERO F и BALLETO E (2005d): Population dynamics in the genus *Maculinea* revisited: comparative study of sympatric *M. alcon* and *M. teleius*. У: *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 136–139.
- NOWICKI P, PEPKOWSKA A, KUDŁEK J, SKÓRKA P, WITEK M и WOYCIECHOWSKI M (2005e): Landscape scale research in butterfly population ecology *Maculinea* case study. У: *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: species ecology along a European*

- gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 140–143.
- NOWICKI P, PEPKOWSKA A, KUDLEK J, SKÓRKA P, WITEK M, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2007): From metapopulation theory to conservation recommendations: Lessons from spatial occurrence and abundance patterns of *Maculinea* butterflies. *Biological Conservation* **140**: 119–129. doi: 10.1016/j.biocon.2007.08.001
- NOWICKI P, BONELLI S, BARBERO F и BALLETO E (2009): Relative importance of density-dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia* **161**: 227–239. doi: 10.1007/s00442-009-1373-2
- NOWICKI P и VRABEC V (2011): Evidence for positive density-dependent emigration in butterfly metapopulations. *Oecologia* **167**: 657–665. doi: 10.1007/s00442-011-2025-x
- NOWICKI P, HALECKI W и KALARUS K (2013): All natural habitat edges matter equally for endangered *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* **17**: 139–146. doi: 10.1007/s10841-012-9492-1
- NOWICKI P, VRABEC V, BINZENHÖFER B, FEIL J, ZAKŠEK B, HOVESTADT T и SETTELE J (2014): Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* **29**: 401–412. doi: 10.1007/s10980-013-9971-0
- NOWICKI P, MARCZYK J и KAJZER-BONK J (2015): Metapopulations of endangered *Maculinea* butterflies are resilient to large-scale fire. *Ecohydrology* **8**: 398–405. doi: 10.1002/eco.1484
- OSVÁTH-FERENCZ M, BONELLI S, NOWICKI P, PEREGOVITS L, RÁKOSY L, SIELEZNIEW M, KOSTRO-AMBROZIAK A, DZIEKAŃSKA I и KÖRÖSI Á (2016): Population demography of the endangered large blue butterfly *Maculinea arion* in Europe. *Journal of Insect Conservation*. doi: 10.1007/s10841-016-9944-0
- PATRICELLI D, BARBERO F, LA MORGIA V, CASACCI LP, WITEK M, BALLETO E и BONELLI S (2011): To lay or not to lay: oviposition of *Maculinea arion* in relation to *Myrmica* ant presence and host plant phenology. *Animal Behaviour* **82**: 791–799.
- PAUNOVIĆ P (2007): O malariji u Krajinskom srezu 1948. godine. *Glasilo Podružnice Srpskog lekarskog društva Zaječar* **32**: 146–149.
- PEARSON RG, RAXWORTHY CJ, NAKAMURA M и PETERSON AT (2007): Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34**: 102–117. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- PECH P, FRIC Z и KONVICKA M (2007): Species-Specificity of the *Phengaris (Maculinea)–Myrmica* Host System: Fact or Myth?(Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **50**: 983–1004.
- PEŠIĆ SB (2011): *Osnovi ekologije*. Univerzitet u Kragujevcu, Prirodno-matematički fakultet, Kragujevac, 303 стр.
- PEŠIĆ V, CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ J и TOMOVIĆ L (2009): *Principi ekologije*. Univerzitet Crne Gore, Podgorica, 191 стр.

- PETROV IZ (2002): Contribution to the Myrmecofauna (Formicidae, Hymenoptera) of the Banat Province (Serbia). *Archives of Biological Sciences* **54**: 57–64.
- PHILLIPS SJ и DUDÍK M (2008): Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**: 161–175.
- POLLARD E (1977): A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological conservation* **12**: 115–134.
- POPOVIĆ M и ĐURIĆ M (2011): *Dnevni leptiri Srbije – priručnik*. HabiProt, Beograd, 191 стр.
- POPOVIĆ M, RADIŠIĆ D, RAJKOV S, RUŽIĆ M, SAVIĆ D, ŠĆIBAN M, SIMOVIĆ A и MESAROŠ G (2014a): *Vrste biljaka i životinja značajne za zaštitu prirode u Evropskoj uniji*. Protego, Subotica, 104 стр.
- POPOVIĆ M, RADEVSKI Đ, MILJEVIĆ M и ĐURIĆ M (2014b): First record of *Pyrgus cinarae* (Lepidoptera: Hesperiiidae) in Serbia. *Acta entomologica serbica* **19**: 45–51.
- POPOVIĆ M, RADAKOVIĆ M, ĐURĐEVIĆ A, FRANETA F и VEROVNIK R (2014c): Distribution and threats of *Phengaris teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Northern Serbia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **60**: 173–183.
- POPOVIĆ M, ŠAŠIĆ M, MEDENICA I, ŠEAT J, ĐURĐEVIĆ A и CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ J (2016): Living on the edge: population ecology of *Phengaris teleius* in Serbia. *Journal of Insect Conservation*. doi: 10.1007/s10841-016-9922-6
- POPOVIĆ M и ŠAŠIĆ M (2016): New findings of the butterfly *Phengaris teleius* at the border between Hungary and Serbia (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biodiversity Data Journal* **4**: e8078. doi: 10.3897/BDJ.4.e8078
- PULLIN AS (2002): *Conservation Biology*. Cambridge University Press, New York, 358 стр.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM (2009): *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation.
- R CORE TEAM (2016): *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RÁKOSY L и VODĀ R (2008): Distribution of *Maculinea* genus in Romania. *Entomologica Romanica* **13**: 9–17.
- RITTER S, MICHALSKI SG, SETTELE J, WIEMERS M, FRIC ZF, SIELEZNIEW M, ŠAŠIĆ M, ROZIER Y и DURKA W (2013): *Wolbachia* Infections Mimic Cryptic Speciation in Two Parasitic Butterfly Species, *Phengaris teleius* and *P. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae). *PLoS ONE* **8**: e78107. doi: 10.1371/journal.pone.0078107
- ROMO H, SILVESTRE M и MUNGUIRA ML (2015): Potential distribution models and the effect of climatic change on the distribution of *Phengaris nausithous* considering its food plant and host ants. *Journal of Insect Conservation* **19**: 1101–1118. doi: 10.1007/s10841-015-9825-y

- RUTOWSKI RL (1991): The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**: 1121–1139.
- SACCHERI I, KUUSSAARI M, KANKARE M, VIKMAN P, FORTELIUS W и HANSKI I (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**: 491–494.
- ŠAŠIĆ M и МИНОЦИ I (2011): Annotated checklist of Croatian butterflies with Vernacular names. *Natura Croatica* **20**: 425–436.
- SCHOWALTER TD (2011): *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*, 3rd ed. Academic Press, London-Burlington-San Diego, 656 стр.
- SCHWARZ CJ и SEBER GA (1999): Estimating Animal Abundance: Review III. *Statistical Science* **14**: 427–456.
- SETTELE J, THOMAS J и KÜHN E (Ур.) (2005): *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, 289 стр.
- SETTELE J, KUDRNA O, HARPKE A, KÜHN I, VAN SWAAY C, VEROVNIK R, WARREN M, WIEMERS M, HANSPACH J, HICKLER T, KÜHN E, VAN HALDER I, VELING K, Vliegenthart A, WYNHOFF I и SCHWEIGER O (2008): Climatic Risk Atlas of European Butterflies. *BioRisk* **1**: 1–712. doi: 10.3897/biorisk.1
- SIMBERLOFF D (1988): The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual review of ecology and systematics* **19**: 473–511.
- SKÓRKA P, NOWICKI P, LENDA M, WITEK M, ŚLIWIŃSKA EB, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2013a): Different flight behaviour of the endangered scarce large blue butterfly *Phengaris teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) within and outside its habitat patches. *Landscape Ecology* **28**: 533–546. doi: 10.1007/s10980-013-9855-3
- SKÓRKA P, NOWICKI P, KUDŁEK J, PEPKOWSKA A, ŚLIWIŃSKA E, WITEK M, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2013b): Movements and flight morphology in the endangered Large Blue butterflies. *Central European Journal of Biology* **8**: 662–669. doi: 10.2478/s11535-013-0190-5
- ŚLIWIŃSKA EB, NOWICKI P, NASH DR, WITEK M, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2006): Morphology of caterpillars and pupae of European *Maculinea* species (Lepidoptera: Lycaenidae) with an identification table. *Entomologica Fennica* **17**: 351–358.
- SODHI NS и EHRLICH PR (Ур.) (2010): *Conservation biology for all*. Oxford University Press, Oxford; New York, 344 стр.
- STANKIEWICZ A и SIELEZNIEW M (2002): Host specificity of *Maculinea teleius* Bgstr. and *M. nausithous* Bgstr. (Lepidoptera: Lycaenidae) the new insight. *Annales Zoologici* **52**: 403–408.
- SUTCLIFFE LME, BATÁRY P, KORMANN U, BÁLDI A, DICKS LV, HERZON I, KLEIJN D, TRYJANOWSKI P, APOSTOLOVA I, ARLETTAZ R, AUNINS A, AVIRON S, BALEŽENTIENĖ L, FISCHER C, HALADA L, HARTEL T, HELM A, HRISTOV I, JELASKA SD, KALIGARIĆ M, KAMP J, KLIMEK S, KOORBERG P,

- KOSTIUKOVÁ J, KOVÁCS-HOSTYÁNSZKI A, KUEMMERLE T, LEUSCHNER C, LINDBORG R, LOOS J, MACCHERINI S, MARJA R, MÁTHÉ O, PAULINI I, PROENÇA V, REY-BENAYAS J, SANS FX, SEIFERT C, STALENGA J, TIMAEUS J, TÖRÖK P, VAN SWAAY C, VÍK E и TSCHARNTKE T (2015): Harnessing the biodiversity value of Central and Eastern European farmland. *Diversity and Distributions* **22**: 722–730. doi: 10.1111/ddi.12288
- TABASHNIK BE (1980): Population structure of Pierid butterflies. III. Pest Populations of *Colias philodice eriphyle*. *Oecologia* **47**: 175–183.
- TARTALLY A (2005): *Neotypus melanocephalus* (Hymenoptera: Ichneumonidae): the first record of a parasitoid wasp attacking *Maculinea teleius* (Lycaenidae). *Nota Lepidopterologica* **28**: 65–57.
- TARTALLY A и VARGA Z (2008): Host ant use of *Maculinea teleius* in the Carpathian Basin (Lepidoptera: Lycaenidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **54**: 257–268.
- THOMAS J (1983): The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Britain. *Journal of Applied Ecology* 59–83.
- THOMAS J (1984): The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. *Biological Conservation* **28**: 325–347.
- THOMAS J, ELMES G, WARDLAW J и WOYCIECHOWSKI M (1989): Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* **79**: 452–457.
- THOMAS J (1995): The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of large blue butterfly. У: PULLIN AS (Ур.) *Ecology and conservation of butterflies*. Chapman & Hall, London, стр. 180–197.
- THOMAS JA (1974): Factors influencing the numbers and distribution of the Brown hairstreak, *Thecla betulae* L., (Lepidoptera, Lycaenidae) and the black hairstreak, *Strymonidia pruni*, (Lepidoptera, Lycaenidae). University of Leicester.
- THOMAS JA и WARDLAW JC (1992): The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia* **91**: 101–109.
- THOMAS JA, ELMES GW, CLARKE RT, KIM KG, MUNGUIRA ML и HOCHBERG ME (1997): Field evidence and model predictions of butterfly-mediated apparent competition between gentian plants and red ants. *Acta Oecologica* **18**: 671–684. doi: 10.1016/S1146-609X(97)80050-1
- THOMAS JA, CLARKE RT, ELMES GW и HOCHBERG ME (1998): Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae). У: DEMPSTER JP и MCLEAN IFG (Ур.) *Insect populations in theory and in practice*. Springer Netherlands, Dordrecht, стр. 261–290.
- THOMAS JA и ELMES GW (1998): Higher productivity at the cost of increased host-specificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. *Ecological Entomology* **23**: 457–464.
- THOMAS JA и ELMES GW (2001): Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests

- explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**: 471–477. doi: 10.1098/rspb.2000.1398
- THOMAS JA, TELFER MG, ROY DB, PRESTON CD, GREENWOOD JJD, ASHER J, FOX R, CLARKE RT и LAWTON JH (2004): Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science* **303**: 1879–1881. doi: 10.1126/science.1095046
- THOMAS JA и SETTELE J (2004): Butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283–284.
- THOMAS JA, ELMES GW, SCHÖNROGGE K, SIMCOX DJ и SETTELE J (2005): Primary hosts, secondary hosts and ‘non-hosts’: common confusions in the interpretation of host specificity in *Maculinea* butterflies and other social parasites of ants. У: SETTELE J, THOMAS J, и KÜHN E (Ур.) *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 99–104.
- THOMAS JA, SIMCOX DJ и CLARKE RT (2009): Successful Conservation of a Threatened *Maculinea* Butterfly. *Science* **325**: 80–83. doi: 10.1126/science.1175726
- TOLMAN T и LEWINGTON R (2008): *Collins butterfly guide: the most complete field guide to the butterflies of Britain and Europe*. HaprerCollins Publishers, London, 384 стр.
- TSHIKOLOVETS VV (2011): *Butterflies of Europe & the Mediterranean area*. Tshikolovets Publications, Pardubice, 544 стр.
- VAN LANGEVELDE F и WYNHOFF I (2009): What limits the spread of two congeneric butterfly species after their reintroduction: quality or spatial arrangement of habitat? *Animal Conservation* **12**: 540–548. doi: 10.1111/j.1469-1795.2009.00281.x
- VAN SWAAY C и WARREN M (1999): *Red data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe, Strasbourg, 260 стр.
- VAN SWAAY C и WARREN M (2003): *Prime butterfly areas in Europe: priority sites for conservation*. National Reference Centre for Agriculture, Nature and Fisheries. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Wageningen, 700 стр.
- VAN SWAAY C, CUTTELOD A, COLLINS S, MAES D, MUNGUIRA ML, ŠAŠIĆ M, SETTELE J, VEROVNIK R, VERSTRAEL T, WARREN M, WIEMERS M и WYNHOFF I (2010a): *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 47 стр.
- VAN SWAAY C, COLLINS S, DUSEJ G, MAES D, MUNGUIRA ML, RAKOSY L, RYRHOLM N, ŠAŠIĆ M, SETTELE J, THOMAS J, VEROVNIK R, VERSTRAEL T, WARREN M, WIEMERS M и WYNHOFF I (2010b): *Do’s and don’ts for butterflies of the Habitat Directive*. Butterfly Conservation Europe & De Vlinderstichting, Wageningen, Wageningen, 49 стр.
- VAN SWAAY C, WYNHOFF I, VEROVNIK R, WIEMERS M, MUNGUIRA ML, MAES D, ŠAŠIĆ M, VERSTRAEL T, WARREN M и SETTELE J (2010c): *Phengaris teleius*. The IUCN Red List of Threatened Species. У: The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/12664/1>. Приступљено: 21.10.2015.

- VAN SWAAY CAM и WARREN MS (2006): Prime Butterfly Areas of Europe: An Initial Selection of Priority Sites for Conservation. *Journal of Insect Conservation* **10**: 5–11. doi: 10.1007/s10841-005-7548-1
- VAN SWAAY CAM, BRERETON M, KIRKLAND P и WARREN MS (2012): *Manual for Butterfly Monitoring*. De Vlinderstichting/Dutch Butterfly Conservation, Butterfly Conservation UK & Butterfly Conservation Europe, Wageningen, 12 стр.
- VARGA-SIPOS J и VARGA Z (2005): *Maculinea* habitats: diversity of vegetation, composition and cenological relegation. У: SETTELE J, KÜHN E, и THOMAS J (Ур.) *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 144–149.
- VEROVNIK R, REBEUŠEK F, JEŽ M, BRINOVEC M и JANŽEKOVIČ F (2012): *Atlas dnevnih metuljev (Lepidoptera: Rhopalocera) Slovenije*. Center za kartografijo favne in flore, Miklavž na Dravskem polju, 456 стр.
- VODĂ R, TIMUȘ N, PAULINI I, POPA R, MIHALI C, CRIȘAN A и RÁKOSY L (2010): Demographic parameters of two sympatric *Maculinea* species in a Romanian site (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologica romanica* **15**: 25–32.
- WALLISDEVRIES MF и VAN SWAAY CAM (2006): Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global Change Biology* **12**: 1620–1626. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01202.x
- WARREN M (2016): From Silent Spring to Silent Summer: What have we learnt about conserving butterflies? De Vlinderstichting, *Future 4 butterflies in Europe*, Wageningen, стр. 90.
- WELLS JV и RICHMOND ME (1995): Populations, metapopulations, and species populations: what are they and who should care? *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **23**: 458–462.
- WHITE GC и BURNHAM KP (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* **46**: S120–S139.
- WITEK M, SŁIWIŃSKA EB, SKÓRKA P, NOWICKI P, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2006): Polymorphic growth in larvae of *Maculinea* butterflies, as an example of biennialism in myrmecophilous insects. *Oecologia* **148**: 729–733. doi: 10.1007/s00442-006-0404-5
- WITEK M, NOWICKI P, ŚLIWIŃSKA EB, SKÓRKA P, SETTELE J, SCHÖNROGGE K и WOYCIECHOWSKI M (2010): Local host ant specificity of *Phengaris (Maculinea) teleius* butterfly, an obligatory social parasite of *Myrmica* ants. *Ecological Entomology* **35**: 557–564. doi: 10.1111/j.1365-2311.2010.01213.x
- WITEK M, SKÓRKA P, ŚLIWIŃSKA EB, NOWICKI P, MOROŃ D, SETTELE J и WOYCIECHOWSKI M (2011): Development of parasitic *Maculinea teleius* (Lepidoptera, Lycaenidae) larvae in laboratory nests of four *Myrmica* ant host species. *Insectes Sociaux* **58**: 403–411. doi: 10.1007/s00040-011-0156-z
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE (1996): *Phengaris teleius*. У: *The IUCN Red List of Threatened Species*. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T12664A3372399.en>.

- WRIGHT S (1940): Breeding structure of populations in relation to speciation. *The American Naturalist* **74**: 232–248.
- WWF (2016): *Living Planet Report 2016. Risk and resilience in a new era*. WWF International, Gland, Switzerland, 145 стр.
- WYNHOFF I (1998a): Lessons from the reintroduction of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in the Netherlands. *Journal of Insect Conservation* **2**: 47–57.
- WYNHOFF I (1998b): REVIEW: The recent distribution of the European *Maculinea* species. *Journal of Insect Conservation* **2**: 15–27.
- WYNHOFF I (2001): At home on foreign meadows: the reintroduction of two *Maculinea* butterfly species. Wageningen University.
- WYNHOFF I и MUNGUIRA ML (2001): Action Plan for *Maculinea* Butterflies in Europe. У: *Proceedings of the Workshop „Protection of Endangered Large Blue Butterflies on Zovje wet Meadows“*. Ministry of Environmental Protection and Physical Planning, Protection of Endangered Large Blue Butterflies on Zovje wet Meadows, Zagreb.
- WYNHOFF I, VAN GESTEL R, VAN SWAAY C и VAN LANGEVELDE F (2011): Not only the butterflies: managing ants on road verges to benefit *Phengaris (Maculinea)* butterflies. *Journal of Insect Conservation* **15**: 189–206. doi: 10.1007/s10841-010-9337-8
- WYNHOFF I, KOLVOORT AM, BASSIGNANA CF, BERG MP и VAN LANGEVELDE F (2016): Fen meadows on the move for the conservation of *Maculinea (Phengaris) teleius* butterflies. *Journal of Insect Conservation*. doi: 10.1007/s10841-016-9941-3
- ZAKŠEK V, MALAČIČ K, REBEUŠEK F и VEROVNIK R (2005): Distribution and autecology of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Northeast Slovenia. У: SETTELE J, THOMAS J, и KÜHN E (Ур.) *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe Vol. 2: Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. Pensoft, Sofia-Moscow, стр. 253–256.

БИБЛИОТЕЧКА ДОКУМЕНТАЦИЈА



УНИВЕРЗИТЕТ У КРАГУЈЕВЦУ ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ



Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија

КЉУЧНА ДОКУМЕНТАЦИЈА

Редни број	
Тип записа	Текстуални штампани материјал
Врста рада	Докторска дисертација
Аутор	Милош Поповић
Ментор	Проф. др Јелка Црнобрња-Исаиловић
Наслов рада	Популациона екологија мочварног мравника [<i>Phengaris teleius</i> (Bergsträsser, 1779)] у Србији
Језик публикације	Српски (ћирилица)
Језик извода	Српски
Земља публикавања	Србија
Година публикације	2017.
Издавач	Ауторски репринт
Место и адреса	Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија
Научна област	Биологија
Научна дисциплина	Екологија, биогеографија и заштита животне средине
Предметна одредница/кључне речи	Мочварни мравник, <i>Phengaris</i> (<i>Maculinea</i>) <i>teleius</i> , Србија, распрострањеност, квалитет станишта, бројност популација, дисперзија, маркирање и поновни улов
Чува се	У библиотеци Природно-математичког факултета у Крагујевцу, Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија
Важна напомена	
Извод	
Екологија је прешла дугачак развојни пут, од примене у различитим гранама привреде, до проучавања свеукупних односа у живом свету. Коришћење еколошких, биогеографских,	

Централа: 034 336 223 Деканат: 034 335 039 • Секретар: 034 300 245
Студентска служба: 034 300 260 • Факс: 034 335 040

www.pmf.kg.ac.rs • e-mail: pmfkrag@kg.ac.rs



УНИВЕРЗИТЕТ У КРАГУЈЕВЦУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ
ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ



Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија

генетичких, таксономских и еволуционо-биолошких знања у решавању проблема изумирања савремених врста довело је, пре педесетак година, до формирања засебне биолошке дисциплине назване конзервациона биологија. Уз развој конзервационе биологије развијало се и схватање о потреби за заштитом инсеката, а прва запажања и студије засновани су управо на проучавању дневних лептира. Уместо изловљавања, убрзо је као главни фактор њиховог угрожавања истакнут лош квалитет станишта. Доказано је да и мале промене у квалитету станишта или микроклими могу имати погубан ефекат на преживљавање популација лептира. Друго значајно запажање било је да одржавање станишта од стране људи може да користи овим инсектима. Данас се бројне активности спроводе у циљу заштите дневних лептира, од укључивања стотине хиљада волонтера у програме мониторинга, преко редовних процена угрожености таксона, доношења законских регулатива, до израде конкретних планова за правилно одржавање станишта.

Важност лептира мравника (род *Phengaris*) се посебно истиче када се упореде са осталим заштићеним и угроженим врстама у Европи. До пре 20 година необјашњива изумирања, комплексан животни циклус (који укључује и развој гусеница унутар мравињака), статус угрожености и атрактиван изглед лептира подстакли су бројна истраживања. Остварени резултати се сада користе за правилно газдовање стаништима и заштиту мравника широм Европе. Познати ареал мочварног мравника (врста *Phengaris teleius*) обухвата умерени део Европе и Азије (од западне Немачке до Јапана) и укључује неколико држава које се граниче са Србијом: Румунију, Мађарску и Хрватску. У Србији је овај лептир забележен тек 2012. године на крајњем северу државе, након чега се јавила потреба за детаљном студијом, којом би се добио увид у стање популација и статус угрожености лептира. Стога ова дисертација има циљ да 1) утврди распрострањеност мочварног мравника и квалитет његових станишта у Србији и да 2) сагледа популациону динамику врсте уз упоредни приказ добијених резултата на локалитетима у Србији и на осталим локалитетима у Европи. То би помогло да се прецизно одреди конзервациони статус, постави основа за мониторинг и предложи адекватне мере за дугорочно очување мочварног мравника у Србији, али и у Европи.

Како би остварили наведене циљеве, станишта мочварног мравника у широј околини Суботице су картирана и представљена у виду мапе употребом ГИС алата. Укупно анализирана површина од 2,27 km² обухватила је следећа заштићена природна подручја: Парк изузетних одлика „Суботичка пешчара“, Специјални резерват природе „Лудашко језеро“ и Специјални резерват природе „Селевењске пустаре“. Утицај различитих параметара станишта на присуство лептира је сагледан помоћу униваријантне статистичке анализе и

Централа: 034 336 223 Деканат: 034 335 039 • Секретар: 034 300 245

Студентска служба: 034 300 260 • Факс: 034 335 040

www.pmf.kg.ac.rs • e-mail: pmfkrag@kg.ac.rs



УНИВЕРЗИТЕТ У КРАГУЈЕВЦУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ
ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ



Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија

генерализованих линеарних модела. Увид у популациону екологију врсте је добијен употребом података из студија маркирања и поновног улова (од 2012. до 2014. године), који су анализирани у програму MARK. Геореференцирани подаци о маркираним лептирима су коришћени у за анализу покретљивости јединки (премештање и дисперзија) у програму R.

Током овог истраживања, мочварни мравник је забележен унутар шест нових MGRS квадрата величине 10×10 km, на подручју северне Србије и јужне Мађарске. Од анализираних 97 ливада са биљком хранитељком (*Sanguisorba officinalis*), лептир је пронађен на 62 и то скоро увек у заштићеним подручјима. Сва пронађена станишта се редовно косе, а величина и бројност биљке хранитељке имају највећи утицај на присуство и бројност лептира. Током студије маркирања и поновног улова лептири су прелазили мала растојања између два узастопна хватања унутар својих ливада (око 40 метара), при чему су женке биле мобилније. Забележене су и знатно дуже миграције између ливада (до 1,9 километара), а процењено је да током једне године шест јединки може да пређе растојање од пет километра. Укупна величина свих популација мочварног мравника у Србији је процењена на 15.000 јединки. Густина локалних популација лептира се кретала од 82 до 419 јединки по хектару, при чему су најгушће локалне популације забележене у Селевењу и у околини Лудашког језера, док је најмање јединки по хектару станишта било у Суботичкој пешчари. Дужина живота се кретала од 2,3 до 4,5 дана и била је краћа на стаништима која су густо насељена лептирима. Однос полова је био близу уравнотеженом односу мужјака и женки (1:1).

Популације мочварног мравника које су пронађене овим истраживањем у Србији и Мађарској прошириле су познато распрострањење врсте за око 40 километара. За опстанак биљке хранитељке, мрава домаћина, а последично и мочварног мравника, биле су заслужне мере очувања преосталих фрагмената полуприродних станишта унутар заштићених природних добара. Из прикупљених података о разменама јединки, претпоставили смо постојање једне велике популационе структуре у истраженој области. Број јединки унутар ове популације би био међу највећим познатим у Европи. Велика бројност јединки и релативна стабилност израчунатих параметара није очекивана за популације на рубу ареала и вероватно се може објаснити биолошким интеракцијама. Корелација између дужине живота и густине јединки унутар популације представља потврду познатог еколошког закона регулације бројности популације у зависности од густине. Занимљиво је истаћи животни век мочварног мравника у Суботичкој пешчари од близу 4,5 дана у просеку (највише 18 дана), који је до сада најдужи забележени на свету. Поред тога, период активности ових лептира у Србији је различит у односу на све познате популације и померен је за око 15 дана касније у току сезоне



УНИВЕРЗИТЕТ У КРАГУЈЕВЦУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ
ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ



Радоја Домановића 12, 34000 Крагујевац, Србија

(од друге половине јула до септембра).

Подаци добијени овом студијом уврстили су мочварног мравника међу угрожене таксоне на националном нивоу (EN). Због тога постоји потреба да се обезбеди његова законска заштита, осигура дугорочан мониторинг преосталих популација и осмисле конзервационе мере за његово очување. Ове мере треба заснивати на доброј пракси, која се већ спроводи на подручју заштићених добара. То обухвата активности као што су: мозаично и неистовремено кошење блиских парцела, остављање некошених делова ливада, издавање делова парцела које су у државном власништву већем броју земљорадника, спречавање укрупњавања парцела и интензификације пољопривреде. Основно је да кошење треба вршити ван периода активности одраслих лептира и њихових младих гусеница, што обухвата време пре почетка јула и након половине септембра. Поред тога, значајно би било прикупити још података о микроклиматским параметрима, вегетацији, мравима домаћинима, обезбедити очување великих и здравих популација мочварног мравника, радити на повезивању изолованих станишта мочварног мравника и пратити реколонизације његових потенцијалних станишта која још увек нису насељена.

Надам се да ће подаци изнети у оквиру ове дисертације подстаћи детаљне еколошке студије на дневним лептирима у Србији и помоћи заштити мочварног мравника и других врста.

Датум прихватања теме од стране ННВ	23.3.2016.
Датум одбране	
Чланови комисије	Проф. др Анте Вујић, председник комисије Проф. др Александар Остојић Доц. др Снежана Пешић



UNIVERSITY OF KRAGUJEVAC
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT FOR BIOLOGY AND ECOLOGY



Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia

KEY WORDS DOKUMENTATION

Accession number	
Type of record	Textual material, printed
Contents code	PhD thesis
Author	Miloš Popović
Mentor	Prof. Dr Jelka Crnobrnja-Isailović
Title	Population ecology of the Scarce Large Blue [<i>Phengaris teleius</i> (Bergsträsser, 1779)] in Serbia
Language of text	Serbian (Roman) (scr)
Language of abstract	Serbian (Roman) / English
Country of publication	Serbia
Publication year	2017
Publisher	Copyright reprint
Publisher place	Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia
Scientific field	Biology
Scientific discipline	Ecology, biogeography, environmental protection
Key words	The Scarce Large Blue, <i>Phengaris</i> (<i>Maculinea</i>) <i>teleius</i> , Serbia, distribution, habitat quality, population size, dispersal, mark-release-recapture
Holding data	In library of Faculty of Science, Kragujevac, Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia
Note	

Abstract

Ecological research has come a long way from the first applications in different branches of economy to the comprehensive studies on wildlife interactions. Using the knowledge from ecology, biogeography, genetics, taxonomy and evolutionary biology to solve problems of extinction of contemporary species resulted, about fifty years ago, in the rise of a new biological discipline named



UNIVERSITY OF KRAGUJEVAC
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT FOR BIOLOGY AND ECOLOGY



Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia

conservation biology. The need to conserve insects was increasing together with the development of conservation biology, and the first conservation oriented studies were those on butterflies. Soon, the low quality of habitats instead of butterfly over-collecting was recognised as the main threat factor. It has been proven that even the small changes in microclimate or the habitat quality could have fatal effects on the survival of butterfly populations. Another observation suggested that habitats sustained by humans could also bring benefits to these insects. Today, numerous activities are implemented in order to conserve butterflies and moths and some measures include involving hundreds of thousands volunteers in monitoring programs, regular assessing of species threat status, voting for new legislation and developing specific plans for sustaining the appropriate habitat conditions.

The Large Blue butterflies (genus *Phengaris*) are of special value when compared to other protected and endangered species in Europe. Until 20 years ago unexplained extinctions, complex life cycle (which includes development of caterpillars inside the ant nests), high threatening status and attractive appearance encouraged numerous studies on these butterflies. Achieved results are now being used for correct management of habitats and protection of the Large Blues across Europe. Known areal of the Scarce Large Blue (species *Phengaris teleius*) includes temperate parts of Europe and Asia (from western Germany to Japan) and is recorded in several countries bordering Serbia: Romania, Hungary and Croatia. This species was recorded only in the far North of Serbia in 2012, when the urgent need for detailed studies aiming to collect data on the condition and the threat status of its populations was recognised. Therefore, this thesis aims to 1) acquire the Scarce Large Blue distribution data and habitat quality parameters from Serbia and to 2) give an overview on its population dynamics with a comparison of obtained results from different localities in Serbia and among other localities in Europe. It could help to precisely define species conservation status, set the basis for regular monitoring and suggest proper measures for long term conservation of the Scarce Large Blue in Serbia, but also in Europe.

In order to achieve the mentioned aims, habitats of the Scarce Large Blue in the wider area of Subotica were mapped in the field and shown on a map using GIS tools. Total analysed area of 2,27 km² included the following protected areas: Landscapes of exceptional features "Subotička peščara", Special nature reserve "Ludaš lake" and Special nature reserve "Selevenjske pustare". The effect of habitat characteristics on butterfly presence was evaluated using univariate statistical methods and generalised linear models. The insight into population ecology of the species was enabled using the data from the mark-release-recapture studies (in the period 2012-2014), that were analysed in MARK software. Georeferenced data about marked individuals were used for the analysis of their movements



UNIVERSITY OF KRAGUJEVAC
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT FOR BIOLOGY AND ECOLOGY



Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia

(displacement and dispersal) in R software.

During this research, the Scarce Large Blue was recorded inside of six new MGRS squares of 10×10 km, in the area of northern Serbia and southern Hungary. From 97 analysed meadows containing butterfly host plant (*Sanguisorba officinalis*), the butterfly was found on 62, almost always inside the protected areas. All the habitats have been regularly mown and the size and number of the host plants seemed to have a crucial effect on the presence and the number of butterflies. During the mark-release-recapture study the butterflies travelled short displacement distances between subsequent captures (about 40 meters), with females being more mobile sex. Dispersal distances between habitat patches were longer (up to 1.9 kilometres) and it was estimated that six individuals per year could travel up to the distance of five kilometres. The size of all Scarce Large Blue populations in Serbia was estimated to 15,000 individuals. Density of butterfly populations ranged from 82 to 419 individuals per hectare, with the most densely populations being located in Selevenj and the vicinity of Ludaš Lake, and the least densely populations in Subotica Sands. The life span was between 2.3 and 4.5 days and was shorter in habitats that were densely populated by butterflies. The sex ratio was close to a balanced ratio of males and females (1:1).

New populations of the Scarce Large Blue in Serbia and Hungary expanded the known range of the species about 40 kilometres. Measures for conserving the remaining semi-natural habitat fragments inside protected areas were crucial for preserving the host plant, the host ants and consequentially the Scarce Large Blue. From the collected data on the exchange of individuals, we assumed an existence of one large population structure in the studied area. The number of individuals inside of this population is among the highest known for Europe. Large number of individuals and a relative stability of the estimated parameters were not expected for populations at the edge of the species range, and could be explained by biological interactions. The negative correlation between the life span and the density of individuals represents a confirmation of the well known ecological rule about density dependant regulation of populations. It is interesting to note that the life span of the Scarce Large Blue reaching 4.5 days on average (maximum 18 days) in Subotica Sands is the longest recorded so far. Besides this, the period of activity for these butterflies in Serbia differs from all other known populations in Europe and is shifted some 15 days later in the season (from second half of July to September).

The data gathered in this study placed the Scarce Large Blue among endangered taxa on the national level (EN). For this reason, there is a need to acquire its legal protection, ensure long term monitoring of the remaining populations and develop conservation measures for its preservation.



**UNIVERSITY OF KRAGUJEVAC
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT FOR BIOLOGY AND ECOLOGY**



Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia

Measures should be based on the good practice that was already conducted in the protected areas. This includes activities such as: mosaic and time-independent mowing of the neighbouring plots, leaving unmown parts of the meadows, laying out state owned land to as many farmers possible, preventing land plots to be enlarged and agriculture to be intensified. Crucially, mowing should not be conducted during the activity of adult butterflies and young caterpillars, which includes the period from beginning of July to the middle of September. Also, it would be important to gather more data about the microclimatic parameters, the vegetation and the host ants, ensure the preservation of large and healthy populations of the Scarce Large Blue, work on the connection of its isolated habitats and track the recolonisation of potentially suitable habitat patches that were not inhabited by the butterflies.

I hope that the data presented in this thesis will initiate more detailed studies on population ecology of the butterflies in Serbia and help to protect the Scarce Large Blue and other species.

Accepted by Scientific Board on	23.3.2016.
Defended on	
Commission	Professor, Dr. Ante Vujić, President of the Commission Associate Professor, Dr. Aleksandar Ostojić Assistant Professor, Dr. Snežana Pešić

ИЗЈАВА АУТОРА О ОРИГИНАЛНОСТИ ДОКТОРСКЕ ДИСЕРТАЦИЈЕ

Ја, Милош Поповић, изјављујем да докторска дисертација под насловом:

Популациона екологија мочварног мравника [*Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)]

у Србији

која је одбрањена на Природно-математичком факултету Универзитета у Крагујевцу представља *оригинално ауторско дело* настало као резултат *сопственог истраживачког рада*.

Овом Изјавом такође потврђујем:

- да сам *једини аутор* наведене докторске дисертације,
- да у наведеној докторској дисертацији *нисам извршио/ла повреду* ауторског нити другог права интелектуалне својине других лица,
- да умножени примерак докторске дисертације у штампаној и електронској форми у чијем се прилогу налази ова Изјава садржи докторску дисертацију истоветну одбрањеној докторској дисертацији.

У Крагујевцу, 25.3.2017. године,



потпис аутора

ИЗЈАВА АУТОРА О ИСКОРИШЋАВАЊУ ДОКТОРСКЕ ДИСЕРТАЦИЈЕ

Ја, Милош Поповић _____,

дозвољавам

не дозвољавам

Универзитетској библиотеци у Крагујевцу да начини два трајна умножена примерка у електронској форми докторске дисертације под насловом:

Популациона екологија мочварног мравника [*Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)]

у Србији

која је одбрањена на Природно-математичком факултету

Универзитета у Крагујевцу, и то у целини, као и да по један примерак тако умножене докторске дисертације учини трајно доступним јавности путем дигиталног репозиторијума Универзитета у Крагујевцу и централног репозиторијума надлежног министарства, тако да припадници јавности могу начинити трајне умножене примерке у електронској форми наведене докторске дисертације путем *преузимања*.

Овом Изјавом такође

дозвољавам

не дозвољавам¹

¹ Уколико аутор изабере да не дозволи припадницима јавности да тако доступну докторску дисертацију користе под условима утврђеним једном од *Creative Commons* лиценци, то не искључује право припадника јавности да наведену докторску дисертацију користе у складу са одредбама Закона о ауторском и сродним правима.

припадницима јавности да тако доступну докторску дисертацију користе под условима утврђеним једном од следећих *Creative Commons* лиценци:

- 1) Ауторство
- 2) Ауторство - делити под истим условима
- 3) Ауторство - без прерада
- 4) Ауторство - некомерцијално
- ⑤ Ауторство - некомерцијално - делити под истим условима
- 6) Ауторство - некомерцијално - без прерада²

У Крагујевцу, 25.3.2017. године,



потпис аутора

² Молимо ауторе који су изабрали да дозволе припадницима јавности да тако доступну докторску дисертацију користе под условима утврђеним једном од *Creative Commons* лиценци да заокруже једну од понуђених лиценци. Детаљан садржај наведених лиценци доступан је на: <http://creativecommons.org.rs/>

DISTRIBUTION AND THREATS
OF *PHENGARIS TELEIUS* (LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE)
IN NORTHERN SERBIA

POPOVIĆ, MILOŠ^{1,2,*}, RADAKOVIĆ, MILOŠ², ĐURĐEVIĆ, ACA¹,
FRANETA, FILIP¹ and VEROVNIK, RUDI³

¹HabiProt, Bulevar Oslobođenja 106/34, 11040 Belgrade, Serbia
E-mail: milos@habiprot.org.rs

²University of Kragujevac, Faculty of Science, Department of Biology and Ecology
Radoja Domanovica 12, 34000 Kragujevac, Serbia

³University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
Večna pot 111, 1000 Ljubljana, Slovenia

The paper provides an overview on the distribution of recently discovered Scarce Large Blue (*Phengaris (Maculinea) teleius*) in northern Serbia (Selevenj Sands, Ludaš Lake and Subotica Sands). Mapping of the butterfly and its habitat has shown that most of the suitable habitats are limited to protected areas where at least some of the wet meadows with *Sanguisorba officinalis* host plant are suitably managed and regularly mown. Given the known maximum dispersal distances of *P. teleius*, the suitable habitat patches possibly support two separate meta-populations. Fragmentation and isolation of remaining colonies represent the main threats to long term survival of the species in Serbia. Based on IUCN criteria for regional red lists, the species qualifies as Endangered (EN) in Serbia and requires immediate conservation actions. Our results suggest that mowing is of high importance for maintaining suitable habitat. Until more is known about local ecological requirements of the species, general mowing recommendations should be followed with avoidance of mowing between mid June and mid September and providing a mosaic of different mowing regimes.

Key words: new species record, biogeography, habitat management, dispersal, conservation.

INTRODUCTION

The Scarce Large Blue (*Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779)) is a widespread Palaearctic species with its range extending from France to Japan (TOLMAN & LEWINGTON 2008). In most of its western range in Europe, the populations and range are in strong decline over the last decades (WYNHOFF 1998a, VAN SWAAY & WARREN 1999). The species is confined to occasionally mown wet meadows with the larval host plant *Sanguisorba officinalis* L. (THOMAS 1984). A direct threat for *P. teleius* is the loss and fragmentation of suitable habitats mainly due to cessation of traditional agriculture, water drainage and infrastructure (VAN SWAAY & WARREN 1999). Being obligate myrmecophiles, Large Blues (*Phengaris* spp.) are characterized by complex relationships between butterflies, ants and their habitat. Abundance of *P. teleius* is mainly affected by density-dependant factors (NOWICKI *et al.* 2009). It is related to habitat net-



Taxonomic Paper

New findings of the butterfly *Phengaris teleius* at the border between Hungary and Serbia (Lepidoptera: Lycaenidae)

Miloš Popović^{‡,§}, Martina Šašić[‡]

[‡] HabiProt, Bulevar oslobođenja 106/34, 11040 Belgrade, Serbia

[§] University of Kragujevac, Faculty of Science, Department of Biology and Ecology, Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia

| Croatian Natural History Museum, Demetrova 1, 10000 Zagreb, Croatia

Corresponding author: Miloš Popović (milos@habiprot.org.rs)

Academic editor: Rodolphe Rougerie

Received: 09 Feb 2016 | Accepted: 01 Mar 2016 | Published: 09 Mar 2016

Citation: Popović M, Šašić M (2016) New findings of the butterfly *Phengaris teleius* at the border between Hungary and Serbia (Lepidoptera: Lycaenidae). Biodiversity Data Journal 4: e8078. doi: [10.3897/BDJ.4.e8078](https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e8078)

Abstract


Background

Due to its interesting life cycle, vulnerability and conservation importance, the butterfly *Phengaris teleius* is one of the most studied insects in Europe. It was discovered in Serbia only in 2012 and there were no data on its distribution from the south of Hungary.

New information

Phengaris teleius was recorded for the first time in four localities in Hungary and in additional locality in Serbia. This suggests that the local populations are more interconnected than previously thought and that conservation efforts should be done in collaboration between the two countries. All localities are inside protected areas and management measures for preserving several target species already exist. This represents a solid base for the conservation of newly discovered populations of *P. teleius*.

Living on the edge: population ecology of *Phengaris teleius* in Serbia

Miloš Popović^{1,2,3}  · Martina Šašić⁴ · Ivan Medenica¹ · Jelena Šeat¹ · Aca Đurđević^{1,3} · Jelka Crnobrnja-Isailović^{3,5}

Received: 17 April 2016 / Accepted: 27 September 2016
© Springer International Publishing Switzerland 2016

Abstract Due to their complex and interesting life cycle and alarming conservation status the Large Blue butterflies have become one of the most studied group of insects in Europe. In Serbia, however, *Phengaris teleius* has recently been discovered (in the far north of the country) and, since this initial finding, significant efforts have been made to map the local distribution of this species and to implement conservation measures. A mark-release-recapture study was initiated to obtain a more detailed report about population size and structure in Serbia. Results have shown that localities and patches within these localities are well connected by migration of butterflies and gave some evidence for metapopulation organisation. The total number of individuals was estimated at 15,000, which makes it one of the largest known metapopulations in

Europe. Unusual for populations at the edge of the distribution range, these are characterized with large population estimates and relative stability. Compared to other areas in Europe, butterflies in Serbia start to fly 2 weeks later in the summer, probably a consequence of a late mowing regime initiated during July. Some evidence of a negative relationship between the survival of *P. teleius* adults and local population density was also found. With favourable management, these populations could remain stable for the foreseeable future. The preservation of large, healthy populations of *P. teleius* supported by a favourable management and monitoring programme along with the sustainability of individual dispersal translocation between patches should be a prime aim.

Keywords *Maculinea teleius* · Mark-release-recapture · Butterfly conservation · Density dependence · Dispersal

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10841-016-9922-6) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Miloš Popović
milos@habiprot.org.rs

- ¹ HabiProt, Bulevar oslobođenja 106/34, 11040 Belgrade, Serbia
- ² Department of Biology and Ecology, Faculty of Science, University of Kragujevac, Radoja Domanovića 12, 34000 Kragujevac, Serbia
- ³ Department of Biology and Ecology, Faculty of Sciences and Mathematics, University of Niš, Višegradska 33, 18000 Niš, Serbia
- ⁴ Zoological Department, Croatian Natural History Museum, Demetrova 1, 10000 Zagreb, Croatia
- ⁵ Department of Evolutionary Biology, Institute for Biological Research “Siniša Stanković”, University of Belgrade, Despota Stefana 142, 11000 Belgrade, Serbia

Introduction

Large Blue butterflies (genus *Phengaris* Doherty, 1891) are regarded as specialist species highly sensitive to habitat changes. Their complex life cycles, combined with their alarming conservation status in Europe, have been studied in great detail during the last few decades (Thomas 1984; Als et al. 2004; Settele et al. 2005; Barbero et al. 2009) and these species have received special priority in conservation biology (Munguira and Martín 1999; Wynhoff 2001; Thomas et al. 2009). This has significantly improved the level of knowledge and increased efficiency measures to preserve the butterflies' habitats. Management plans are in the process of being implemented to sustain the host ant populations, the main biotic factor limiting butterfly persistence (Thomas et al. 2009). Agricultural changes and