

KONRAD M. KALARUS

Zespół Ekologii Ekosystemów  
Instytut Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego  
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków  
E-mail: klaus.vk5@gmail.com

## MIMIKRA I POLIMORFIZM U MOTYLA *PAPILIO DARDANUS*

### WSTĘP

Zagadnienie występowania polimorfizmu u motyli i powiązanego z nim zjawiska mimikry od dawna nurtuje wielu badaczy (BATES 1862; MÜLLER 1879; CLARKE i SHEPPARD 1960 a; WICKLER 1968; NIJHOUT 2003; OHSAKI 2005; KUNTE 2009 a, b). Wśród zwierząt ten rząd owadów stanowi jedną z grup, u których spotyka się największą różnorodność ubarwienia, a zarazem złożoność zależności i układów. Na przykład, paź *Papilio laglaizeli* z Papui naśladuje ćmę *Alcidis agarthysus* z rodziny Uraniidae. Ćma ta cechuje się jaskrawym, pomarańczowym ubarwieniem brzusznej strony odwłoka. Takie barwy nie występują u przedstawicieli rodzaju *Papilio*. Tym niemniej naśladowca rozwiązał ten problem wytwarzając pomarańczową plamę na fałdzie analnej skrzydeł (SMART 1993). Kolejny przykład stanowi rusałka, *Limienitis archippus*, u którego mimetyczne są obie płcie i upodabniają się do monarcha *Dannaus plexippus* (SMART 1993). Bardzo ciekawe są również motyle z rodzaju *Heliconius*, które tworzą,

złożone z wielu gatunków, tzw. kręgi mimikry (SMART 1993). Kunsztowność i precyzja wzorów ubarwienia motyli imitujących wyglądem inne gatunki, bardzo często niespokrewnionymi ze swoimi naśladowcami, a nawet należącymi do innych grup na wyższym poziomie taksonomicznym (WICKLER 1968), wywołuje pytania zarówno na temat ultimatej roli mimikry, jak i zagadnień związanych z jej ewolucją i podłożem genetycznym. Wiele odpowiedzi na temat ewolucji i znaczenia mimikry udało się uzyskać podczas badań biologii jednego z najbardziej spektakularnych przykładów mimikry i polimorfizmu – motyla *Papilio dardanus*, u którego występuje niemal niezliczona liczba form barwnych samic. Jednak wraz z postępem badań pojawiły się zarówno sprzeczności, jak i nowe problemy. Możliwe, że przyszłe odkrycia zmienią gruntownie nasz punkt widzenia dotyczący mimikry. Drapieżniki mogą odgrywać mniejszą rolę w ewolucji i utrzymaniu się mimikry niż dotychczas sądzono.

### FORMY BARWNE U MOTYLA *PAPILIO DARDANUS*

U motyla *P. dardanus* występuje mimikra – motyl ten upodabnia się do wielu innych gatunków (modeli), co przyczynia się do polimorfizmu ubarwienia. Polimorfizm ten jest ograniczony tylko do samic (RUXTON i współpracownicy 2004). Samice upodabniają się do gatunków motyli z innych rodzin. Są to np. *Amau-*

*ris niavius*, *A. echeria*, *Dannaus chrysipus* z rodziny Danaidae (SMART 1993). Dodatkowo polimorfizm samic jest poszerzony o formy andromorficzne, przypominające swoim ubarwieniem samce. Samce mają zawsze jednakowe, żółte ubarwienie i nie są mimetyczne (SMART 1993).

## ZASIĘG MOTYLA

*Papilio dardanus* występuje w Afrotropiku. Jego zasięg obejmuje Madagaskar oraz całą subsaharyjską Afrykę kontynentalną (CLARKE i SHEPPARD 1960a, MASŁOWSKI i FIOŁEK 2010). Jego larwy żerują na cytrusach z rodzajów *Citrus*, *Teclea* i *Zanthoxylum* (MASŁOWSKI i FIOŁEK 2010). Gatunek można podzielić na kilka podgatunków, w zależności od regionu geograficznego: zachodnie – *dardanus* i *meseres*, wschodnio-południowe – *cenea*, *tibulus* i *polytrophus*, północnowschodni – *antinori* i madagaskarski – *meriones* (Ryc. 1). U podgatunków *antinori* i *meriones* występują tylko samice andromorficzne. Między podgatunkami wschodnimi i zachodnimi istnieją natomiast niewielkie różnice w budowie genitaliów. Formy samicy mogą być zarówno charakterystyczne dla jednego podgatunku, jak i występować u kilku (CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b).



Ryc. 1 Rozmieszczenie geograficzne podgatunków motyla *Papilio dardanus*.

Szarymi kropkami oznaczono podgatunki, u których występują samice andromorficzne (wg CLARKE i SHEPPARD 1960a).

## GENETYCZNE PODŁOŻE ZMIENNOŚCI UBARWIENIA

Jednym z najważniejszych problemów dotyczących zmienności ubarwienia tego motyla było określenie jaki gen lub geny determinują powstawanie różnych form. Występowanie polimorfizmu związane jest z płcią, gdyż ujawnia się tylko u samic (CLARK i współaut. 2008; CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b; KUNTE 2009a; NIJHOUT 2003; SMART 1993). Tak zwany plejotropowy gen mimikry znajduje się na chromosomie autosomalnym w locus H (CLARK i współaut. 2008; CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b; NIJHOUT 2003) i ma co najmniej 11 różnych alleli (NIJHOUT 2003). Gen mimikry rzadko sąsiaduje z genami, które nie są odpowiedzialne za wzór i ubarwienie skrzydeł, toteż w innym stopniu podlega selekcji i mutacjom (NIJHOUT 2003). CLARK i współaut. (2008) w nowych badaniach nad genetyką *P. dardanus* stwierdzili, że w regionie H, nie dłuższym niż 13,9 cM, z genem mimikry kosegreguje gen czynnika transkrypcyjnego, który jest ściśle sprzężony z H<sup>c</sup>/h (cM, centymorgan jest jednostką miary używaną w genetyce, wyrażającą odległość pomiędzy loci ulokowanymi na tym samym chromosomie. Centymorgan nie odzwierciedla odległości bezwzględnej; 1 cM oznacza, że prawdopodobieństwo na rozdzielenie dwóch loci w trakcie crossing-over wynosi 0,01.)

W oparciu o powyższe dane zaproponowano dwie hipotezy: supergeny i genu regulatorowego (NIJHOUT 2003). Supergeny składają się z silnie sprzężonych genów, pełniących różne funkcje, i zachowują się jak pojedynczy locus (KRZANOWSKA i ŁOMNICKI 1995), natomiast geny regulatorowe nadzorują ekspresję innych genów (NIJHOUT 2003). Clarke i Sheppard (za NIJHOUT 2003) sądzą, że aby mogły ujawnić się tak silne efekty fenotypowe, geny warunkujące niezależne cechy musiały być ściśle ze sobą połączone. Utworzyły grupy występujące w jednym miejscu na chromosomie. W dalszej kolejności uległy rekombinacji i utworzyły supergen. Druga hipoteza mówi, że gen mimikry jest genem regulatorowym, kierującym ekspresją niesprzężonych ze sobą genów warunkujących elementy desena skrzydeł motyla (NIJHOUT 2003). NIJHOUT (2003) utrzymuje, że geny odpowiedzialne za rysunek powinny być monomorficzne i charakterystyczne dla podgatunków. Wyjaśniałoby to tłumienie mimikry w krzyżówkach międzypodgatunkowych. Za hipotezą tą przemawia fakt, że na przykład w formach *trophonius* i *lamborni*, które warunkuje ten sam allel H<sup>T</sup>, czarny rysunek tylnych skrzydeł jest nieco inny. Zjawisko to można tłumaczyć różnicami genetycznego tła, w jakim ten allel uległ ekspresji.

Forma *lamborni* występuje tylko w środkowej Kenii, natomiast forma *trophonius* ma szerszy zasięg. Większość alleli powoduje ten sam efekt fenotypowy na obszarze całego zasięgu geograficznego, natomiast trzy z nich wywołują odmienne efekty w różnych populacjach. Są to: wspomniany już allel  $H^T$ ,  $H^C$  odpowiedzialny za powstanie formy *cenea* i formy *ochracea* ( $H^{OC}$ ) i allel  $h$  warunkujący skrajnie recesywne formy *hippocoon* i *hippocoonides* (NIJHOUT 2003). Formy andromorficzne *meriones*  $H^{m}$  i *antinori*  $H^{a}$  nie są recesywne. Po skrzyżowaniu tych form z innymi, potomstwo bardziej przypomina formy andromorficzne. Posiada również „ogonki”, lecz różni się odcieniem żółtego koloru tła skrzydeł. „Ogonki” warunkuje oddzielny gen.

Formy ogonkowe mają fenotyp  $T^T T^T$ , a formy bezogonkowe  $T^N T^N$ . Formy heterozygotyczne mają „ogonki” pośredniej długości (CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b).

Warto zaznaczyć, że u form andromorficznych, podobnie jak u samców, występuje barwnik wykazujący w świetle ultrafioletowym cechy fluorescencji. U samic nieandromorficznych, nawet jeśli występuje żółta barwa, odpowiedzialny za nią jest inny barwnik. U podgatunku *polytrophus*, zasiedlającego góry Kenii, często występują formy niemimetyczne i nieandromorficzne (*slaami*, *niobe*, *leighi* i *natalica*), a modele dla *P. dardanus* są w tym rejonie rzadkie (CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b).

#### EWOLUCJA MIMIKRY U *P. DARDANUS* I HIPOTEZY POLIMORFIZMU

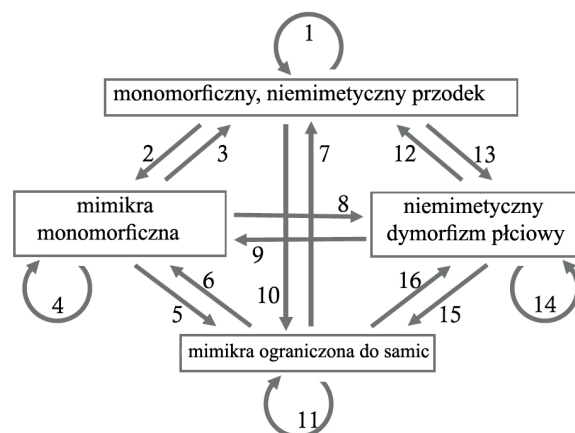
U pazi nieznane są w pełni ścieżki ewolucji typów mimikry (KUNTE 2009b), dlatego też droga ewolucji polimorfizmu i mimikry u *P. dardanus* nie została dokładnie zbadana (NIJHOUT 2003). Podstawowe pytania, na które poszukiwane są odpowiedzi to:

- w jaki sposób oraz ile razy doszło do powstania mimikry;
- dlaczego polimorfizm jest ograniczony tylko do samic;
- czy polimorfizm wyewoluował wcześniej niż podgatunki;
- co pozwala utrzymać się w populacji formom polimorficznym;
- dlaczego w ogóle istnieją niemimetyczne formy polimorficzne;
- dlaczego w populacjach występują samice andromorficzne?

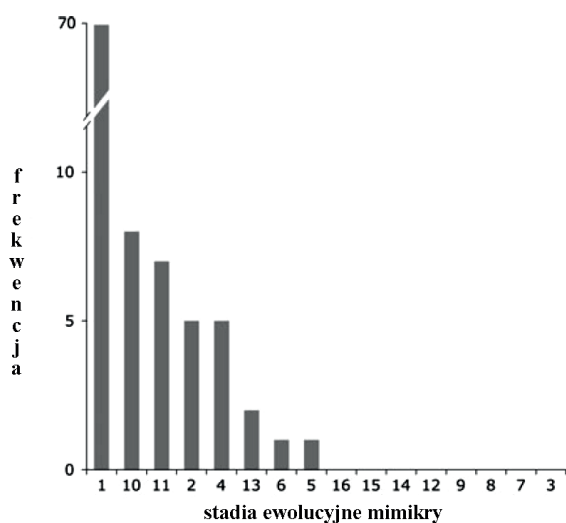
VANE-RIGHT (1971) zaproponował, że mimikra mogła powstać poprzez dwie linie ewolucyjne. Pierwsza mogłaby przebiegać następująco: (a) monomorficzny u obu płci, niemimetyczny przodek(owie); (b) stadium monomorficzne u obu płci z pojedynczymi formami mimetycznymi; (c) stadium monomorficzne u obu płci z wieloma formami mimetycznymi; (d) stadium z dymorfizmem płciowym, mimetyczne u obu płci, wykorzystujące wiele modeli. Druga linia przebiegała prawdopodobnie w następujący sposób: (a) monomorficzny u obu płci, niemimetyczny przodek(owie); (b) mimikra ograniczona do samic; (c) mimikra i polimorfizm u samic. KUNTE (2009 b) prezentuje odmienny pogląd i sugeruje, że drogi ewolucyjne mimikry monomorficznej i mimikry ograniczonej do sa-

mic mogły zostać połączone. Mimikra mogła wyewoluować etapowo poprzez kilkakrotne przejście przez poszczególne stadia ewolucyjne (Ryc. 2). Badania nad filogenezą pazi i powiązania w obrębie kladu wykazały, że postulowane przejścia zdarzają się rzadko, a ewolucja mimikry ograniczonej do samic i mimikry monomorficznej podąża osobnymi torami (Ryc. 3) (KUNTE 2009 b).

Ograniczenie polimorfizmu do jednej płci u *P. dardanus* można próbować wyjaśnić odwołując się do klasycznej teorii mimikry, która zakłada, że formy mimetyczne są mniej narażone na ataki drapieżców, gdyż upodabniają się do gatunków trujących: jadalne do trujących (mimikra Batesa) lub trujące do siebie nawzajem (będzie to mimikra Müllera) (WICKLER 1968). Ogranicze-



Ryc. 2 Teoretyczna sieć dróg ewolucji mimikry u pazi (wg KUNTE 2009b).



Ryc. 3 Rzeczywista frekwencja poszczególnych dróg ewolucji mimikry, które zaproponowano na Ryc. 1 (wg KUNTE 2009b).

nie mimikry do jednej płci (zawsze samice) u motyli dziennych z grupy mimikry Batesa jest zjawiskiem powszechnym, natomiast u motyli z grupy mimikry Müllera występuje rzadko (RUXTON i współaut. 2004). Uważa się, że samica jako płeć, której zadaniem jest złożenie jaj, jest bardziej narażona na ataki i dlatego mimikra ochrania ją przed drapieżnikami (NIJHOUT 2003, SMART 1993). Na przykład u ciem i chrząszczy znane są gatunki, u których występuje mimikra ograniczona do samców. Najpewniej zależy to od ich zachowania związanego z rozrodem, kiedy stają się bardziej widoczne dla drapieżników (RUXTON i współaut. 2004). Alternatywne wyjaśnienie występowania ograniczenia mimikry do samic opiera się na doborze płciowym. Mimikra mogłaby być niekorzystna dla samców podczas zalotów, kiedy samice wybierają partnera (RUXTON i współaut. 2004).

Wielu autorów sądzi, że mimikrę zapoczątkowała inicjalna mutacja, która spowodowała silny efekt fenotypowy. Następnie ta i kolejne mutacje sprzyjające mimikrze były faworyzowane przez dobór naturalny, a mimikra stawała się dzięki niemu doskonalsza. U *P. dardanus* sprawa jest bardzo skomplikowana, gdyż w grę wchodzi silny polimorfizm. W tym wypadku przydatna byłaby wiedza, czy formy wyewoluowały niezależnie lub czy któreś z nich mogły powstać z innych. Odwołując się do przykładów form *hippocoön* i *hippocoönides*, *cenea* i *ochracea* oraz *trophonius* i *lamborni* można sądzić, że najpierw

wyewoluował polimorfizm, a następnie powstały podgatunki. Można również przypuszczać, że trzy wymienione wyżej allele, powodujące różne efekty w różnych populacjach, powstały wcześniej niż inne (NIJHOUT 2003).

Istnieje co najmniej pięć hipotez próbujących wyjaśnić rolę mimikry i utrzymanie się polimorfizmu u samic *P. dardanus*, z czego trzy odwołują się do występowania preferencji w wyborze partnera. Kolejne skupiają się wokół kompromisu fizjologiczno-ekologicznego (ang. trade-off) oraz zagadnień korzyści z mimikry zależnych zarówno od frekwencji występowania modelu, jak i form polimorficznych naśladowcy. Pierwsza hipoteza mówi, że samice mimetyczne utrzymują się w populacjach motyli z polimorficznymi samicami dzięki działaniu doboru naturalnego, natomiast samice niemimetyczne utrzymują się dzięki silnemu oddziaływaniu doboru płciowego (KUNTE 2009a). Burns (za KUNTE 2009a) sprawdzał u samic mimetycznych i niemimetycznych *Papilio glaucus* liczbę spermatoforów. Liczba spermatoforów koreluje z liczbą odbytych kopulacji i w tych badaniach była miarą preferencji samców w wyborze partnera. Według założonej hipotezy niemimetyczne samice miały być wybierane częściej. W wyniku tych badań stwierdzono, że liczba spermatoforów u samic niemimetycznych jest większa niż mimetycznych (KUNTE 2009a).

Wydaje się, że dobór naturalny doprowadził do powstania form mimetycznych, które przeżywają lepiej niż samice niemimetyczne, mimo że dobór płciowy faworyzuje te drugie. Problematiczne w odniesieniu do powyższej hipotezy są fakty, że u samic starszych znajdowanych jest więcej spermatoforów oraz że podobne badania wykonane w populacjach mających duże liczebności nie wykazały różnicy w liczbie spermatoforów u form mimetycznych i niemimetycznych (KUNTE 2009a). Ponadto badania Burnsa skupiają się tylko na preferencjach samców i nie wyjaśniają jakie czynniki wpływają na utrzymanie się form mimetycznych. Brakuje także innych badań, które potwierdziłyby przedstawioną hipotezę.

Podobna do powyższej jest hipoteza doboru pseudopłciowego. Jednak zakłada ona bardziej skomplikowany mechanizm wyjaśniający preferencje w wyborze partnera. Opiera się głównie nie na założeniu, że samce mają wrodzone preferencje do wyboru samic o podobnym do nich ubarwieniu (KUNTE 2009a), ale na fakcie, że u motyli



dziennych wyszukiwanie partnera do rozrodu odbywa się głównie za pomocą wzroku (MAGNUS 1958, VANE-WRIGHT i BOPPRE 1993). Toteż samce mogą łatwiej i z dalszych odległości odnaleźć samicę, która ma podobne do nich ubarwienie. Można też wnioskować, że samiec łatwiej zidentyfikuje taką samicę jako przynależną do jego gatunku. Z drugiej strony, samiec może wziąć samicę andromorficzną za innego samca i próbować ją przepędzić. Jeśli znajdzie się blisko niej, zorientuje się, że ma do czynienia nie z samcem, a z samicą – rozpocznie zaloty. Według tej hipotezy samica andromorficzna zwiększa swoje dostosowanie poprzez wprowadzanie w błąd samców, co w konsekwencji skutkuje ich przywabieniem. Myślę, że taka strategia jest skuteczna w populacjach przegęszczonych, gdzie prawdopodobieństwo napotkania rywala przez samca jest większe i przez to często dochodzi między nimi do agresywnych zachowań. Możliwe, że formy andromorficzne są zapładniane wcześniej, przez co mają więcej czasu na składanie jaj niż formy mimetyczne, a ich oczekiwana długość życia wzrosła.

Wychodząc z tego punktu sądzę, że formy andromorficzne, które powinny mieć większą, oczekiwaną długość życia, będą lepiej przystosowane do migracji niż formy mimetyczne. Toteż formy andromorficzne powinny przeważać na skraju zasięgu. Za słuszością moich sądów wydaje się przemawiać fakt, że podgatunek *antinori* znajduje się na skraju zasięgu pazia (Ryc. 1). Motyle mogą również chętniej migrować. Takie przypuszczenia wydają się potwierdzać badania HUGHESA i współaut. (2003) nad *Pararge aegeria* w Anglii, które wykazały, że tułów samic ze skraju zasięgu jest szerszy i cięższy, a samice ze środka zasięgu składają więcej jaj. Sugeruje to, że samice ze skraju zasięgu inwestują w migrację. Być może również proporcje ciała samic andromorficznych predestynują je do odbywania dalszych lotów, a samice mimetyczne mogą posiadać krótsze skrzydła, które w stosunku do masy ciała nie zapewniają im optymalnych możliwości do wykonywania dalekich lotów. Samice dzwignają ładunek jaj, przez co są cięższe niż samce, dlatego ich lot może być utrudniony (WALLACE 1865). Andromorficzny kształt i możliwa większa długość skrzydeł pozwalają im na pokonywanie długich dystansów, przez co takie samice mają większe zdolności do dyspersji aniżeli formy mimetyczne, których konstrukcja skrzydeł podporządkowana jest

osiągnięciu jak najlepszego podobieństwa do modelu.

Hipoteza kompromisów (ang. trade-off) ekologicznych i fizjologicznych zakłada, że mimikra jest kompromisem między kosztami fizjologicznymi przystosowania do mimikry a zmniejszeniem ryzyka ze strony drapieżców (OHSAKI 2005). Wiąże się to ze skróceniem fizjologicznej długości życia, jednak z drugiej strony, samice mimetyczne mogą aktywniej żerować i rozmnażać się. Hipoteza nie jest jednak jednoznaczna. Nie wiadomo na pewno, czy synteza barwników potrzebnych do zaistnienia mimikry jest fizjologicznie aż tak bardzo kosztowna (KUNTE 2009a). Podobieństwo do modelu może być osiągnięte przez niewielkie zmiany (NIJHOUT 2003, KUNTE 2009a). U samic mimetycznych żółty barwnik jest inny niż u samców (CLARKE i SHEPARD 1959, 1960a, b). Można przypuszczać, że barwnik występujący u samców jest pierwotnym barwnikiem charakterystycznym dla *P. dardanus* i koszt jego wytworzenia jest najniższy. Dlaczego więc samice mimetyczne inwestują w wytworzenie innego, bardziej kosztownego barwnika? W takiej sytuacji synteza nowego barwnika nie może być dla motyli dużym fizjologicznym obciążeniem.

Samice są cięższe, ze względu na ładunek jaj, i zaatakowane przez owadożernego ptaka nie mogą szybko uciec. W rozważaniach teoretycznych przyjmuje się, że niemimetyczne samice unikają wykrycia, dlatego w przyrodzie spotyka się częściej samce, mimo że stosunek płci jest bliski 1:1. W konsekwencji samice niemimetyczne muszą spędzać mniej czasu na żerowaniu i składaniu jaj (KUNTE 2009a). Z drugiej strony, można zaproponować następującą koncepcję. Samice niemimetyczne mogą rozkładać ryzyko drapieżnictwa poprzez krótsze, ale liczniejsze okresy składania jaj oraz żerowania, natomiast samice mimetyczne mogą na pojedyncze aktywności poświęcać więcej czasu. W efekcie, czas wielu krótkich aktywności będzie taki sam, jak czas kilku długich aktywności, szczególnie jeśli w siedlisku występują obficie rośliny żywicielskie larw. Jeżeli przyjąć, że samice niemimetyczne mają dłuższy oczekiwany czas życia, to łączny czas poświęcony na żerowanie będzie taki sam lub dłuższy niż u samic mimetycznych. W konsekwencji motyle niemal nie zyskują na mimikrze, szczególnie w przypadku, gdy presja drapieżników jest niewielka. KUNTE (2009a) zauważa, że OHSAKY (2005) nie zbadał wzorca składania jaj ani płodności u różnych form i że kompromis

postulowany w tej hipotezie nie został potwierdzony.

GIBBS i VAN DYCK (2010) wykazali, że wzrost dyspersji osadnika *Pararge aegeria* w pofragmentowanym krajobrazie rolniczym skutkuje kompromisem fizjologicznym. Motyle eksperymentalnie zmuszane do lotu składały mniejsze jaja, natomiast samice pochodzące z populacji z krajobrazu rolniczego składały więcej mniejszych jaj niż samice z ciągłego krajobrazu leśnego. Eksperymenty te pokazały, że zmuszanie do lotu skraca fizjologiczną długość życia u samic z krajobrazu leśnego. Fakty te wydają się przemawiać za przedstawioną przeze mnie koncepcją roli samic andromorficznych. Można sądzić, że samice mimetyczne, migrujące, będą miały zbyt krótką, oczekiwaną długość życia, aby zdążyły złożyć jaja, których może być mniej i mogą być niewystarczająco zaopatrzone, ze względu na koszty wydatkowane na mimikrę, jak i na migrację. Dlatego samice andromorficzne, które nie będą ponosić kosztów mimikry będą mogły ulokować wystarczającą ilość zasobów w jaja, mimo że poniosą koszty migracji. Moją koncepcję potwierdzić mogłoby także stwierdzenie, że formy samic andromorficznych są formami konserwatywnymi, reprezentującymi pierwotny wzór ubarwienia. Można tak przypuszczać, przyjmując, że polimorfizm powstał wcześniej przed ewoluowaniem podgatunków. Również fakt, że po skrzyżowaniu form andromorficznych podgatunków *antinori* i *meriones* z innymi formami, powstały formy z ogromną przewagą cech andromorficznych (CLARKE i SHEPPARD 1959, 1960a, b).

Inną hipotezą odnoszącą się do samic andromorficznych i opierającą się o całkowicie odmienne założenia, jest hipoteza unikania przez samice andromorficzne napastowania przez samce (COOK i współaut. 1994), mająca korzenie w przykładach ze świata ważek *Ischnura*, u których występują kryptycznie ubarwione samice gynomorficzne oraz samice andromorficzne. Występowanie form gynomorficznych i andromorficznych ma stanowić kompromis pomiędzy możliwością uniknięcia napastowania przez samce a narażeniem na ataki drapieżników lub też ryzykiem braku zapłodnienia (ROBERTSON 1985, CORDERO 1992). Jednakże wielu autorów ma wątpliwości czy napastowanie samic w ogóle ma miejsce. Powszechnie przyjmuje się, że jeśli pojawi się napastowanie samic, to zależy ono najpewniej od liczebności (zagęszczenia) osobników w populacji, a nie od występowania

konkretnej formy (KUNTE 2009a). COOK i współaut. (1994) stwierdzili, że na wyspie Pemba w Tanzanii występują w populacji *P. dardanus*, oprócz monomorficznych samców, trzy formy samic: *hippocooides* (stanowi 80% samic) naśladująca *Amauris niavus*, andromorficzna forma *trimeni* (stanowi 16% samic) i niemimetyczna i nieandromorficzna forma *lamborni* (stanowi tylko 4% samic). Autorzy postanowili sprawdzić preferencje samców w wyborze partnerki. Wyeksponowali w siedlisku motyli martwe, przypięte okazy trzech form samic i sprawdzali, która forma zostanie odwiedzona pierwsza przez samce i jak długo samce będą podejmować próbę kopulacji z poszczególną formą samicy. Wyniki moim zdaniem nie potwierdzają hipotezy COOK'A i współaut (1994) ani nie zaprzeczają hipotezie doboru pseudopłciowego. Otóż preferencje samców dokładnie odzwierciedlały frekwencje poszczególnych form w populacji. Samce najczęściej przylatywały do formy *hippocooides*, potem do andromorficznej *trimeni*, a najrzadziej zaś do najmniej licznej *lamborni* (COOK i współaut 1994). Sugeruje to, że samce uczą się wzorów ubarwienia i wybierają te najczęściej występujące w populacji lub, w mniejszym stopniu, działa tu zjawisko imprintingu (KUNTE 2009a). Makielski (za Kunte 2009a) sugeruje, że dobór płciowy faworyzuje samice andromorficzne, kiedy w populacji pojawiają się nowe, rzadkie formy mimetyczne, nieznanne dotychczas samcom. Uważa, że preferencje samców mają niewielki wpływ na proporcję samic w populacji, która powinna być bliska połowy osobników. KUNTE (2009a) proponuje rozwiązanie problemu poprzez bezpośrednie określenie dostosowania każdej z form.

Hipoteza COOKA i współaut. (1994) nie wyjaśnia zależności preferencji samców od frekwencji poszczególnych form samic w populacji (KUNTE 2009a). Myślę, że w populacji mogą następować cykliczne fluktuacje w liczebności poszczególnych form samic w zależności od zmieniających się warunków zarówno w siedlisku, jak i wewnątrz populacji. Podobne zjawisko jest wśród zwierząt znane u jaszczurki *Uta stansburiana*, u której występują trzy różne formy samców (SINERVO i LIVELY 1996). U *P. dardanus* wpływ na liczebność formy *hippocooides* może mieć liczebność występowania modelu w danym okresie.

Najstarszą koncepcją jest hipoteza korzyści z mimikry zależnych od frekwencji.

Odwołuje się ona do założeń teorii mimikry Batesa. Naśladowca skutecznie podnosi swoje dostosowanie, jeżeli występuje o wiele mniej licznie niż trujący model. Drapieżniki trafiają częściej na niejadalny model aniżeli na naśladowcę i uczą się unikać motyli mających dany typ ubarwienia. Postuluje się, że w tym przypadku działa dobór negatywnie zależny od częstości. Genotypy najrzadsze w populacji osiągają najwyższe dostosowanie, dzięki czemu są utrwalane przez dobór (FUTUYMA 2008). KUNTE (2009a), w odniesieniu do hipotezy opierającej się na częstości występowania form motyli, zestawił warunki konieczne do wyewoluowania mimikry, a następnie powstania polimorfizmu: populacja naśladowcy musi być mała w stosunku do populacji modelu lub model musi być silnie trujący; jeżeli frekwencja form mimetycznych będzie bliska lub nawet przekroczy frekwencję występowania modelu, to wtedy dostosowanie samic mimetycznych i niemimetycznych zrówna się i w konsekwencji pojawi się polimorfizm; następnie frekwencja form mimetycznych może dalej wzrastać przy zachowaniu punktu równowagi. Równowaga ta będzie zależna od następujących, czasem nakładających się czynników: toksyczności modelu, liczby naśladowców, doskonałości mimikry, presji drapieżników, występowania innych ofiar niemimetycznych oraz zdolności uczenia się i zapamiętywania u drapieżców (KUNTE 2009a).

Za trafnością tej hipotezy może przemawiać fakt, że uwzględnia wiele ekologicznych powiązań. Samice mogą odnieść korzyść z polimorfizmu, który zapobiega przed zastąpieniem form mimetycznych przez niemimetyczne lub inne mimetyczne (KUNTE 2009a). KUNTE (2009a) uznaje hipotezę korzyści z mimikry zależnych od frekwencji za najbardziej trafną. Myślę, że nie docenia roli jaką pełni komunikacja wzrokowa u motyli dziennych (MAGNUS 1958, VANE-WRIGHT i BOPPRE 1993), której skuteczność zależna jest od ubarwienia. Wzór rysunku na skrzydłach konieczny jest, aby motyl mógł wypatrzeć partnera do rozrodu – ta kwestia nie powinna być w żadnym

razie pomijana w stawianej hipotezie. Wydaje się, że Kunte także nazbyt sceptycznie odnosi się do roli doboru płciowego.

Ostatnie badania (ROWLAND i współaut. 2010) pokazują, że ptaki atakują częściej niejadalne ofiary, kiedy tych ofiar jest więcej niż ofiar jadalnych. Dzieje się tak niezależnie od rodzaju dostępnych alternatywnych jadalnych źródeł pokarmu. Jeśli ptaki nie atakowałyby niejadalnych ofiar przy ich dużej liczebności, to dostosowanie takich ofiar byłoby wyższe. W przeciwnym razie ponoszą one znaczące straty w dostosowaniu, co sugeruje, że zyski z mimikry są inne aniżeli te postulowane w klasycznej teorii (ROWLAND i współaut. 2010). Koncepcja MÜLLERA (1879), który przedstawił, że drapieżca potrzebuje zaatakować pewną, ustaloną, minimalną liczbę ofiar niejadalnych, aby nauczyć się ich unikać nie jest potwierdzona przez wyniki cytowanych autorów (ROWLAND i współaut. 2010). Starty w dostosowaniu ponoszą także motyle mimetyczne, ponieważ duża liczebność modelu spowoduje wzrost ataków na jadalnych naśladowców. Możliwe, że na pojawienie się polimorfizmu może wpływać obecność innych modeli, które są mniej liczne od już wykorzystywanych przez motyle mimetyczne. Z powodu mniejszej liczebności powinny one być rzadziej atakowane. Również nowa forma polimorficzna, która będzie mniej liczna zarówno od innych form polimorficznych, jaki i poprzednich modeli motyla, uzyska wyższe dostosowanie.

Powyższe rozważania pokazują, że zagadnienie polimorfizmu i mimikry u motyli jest niezwykle złożonym problemem badawczym i nie zostało ostatecznie wyjaśnione. Niemniej, badania nad polimorfizmem ubarwienia i mimikrą samic motyli doprowadziły do postawienia wielu ciekawych hipotez a piękne ubarwienie tych motyli będzie zapewne inspiracją dla kolejnych fascynujących badań ewolucyjno-ekologicznych. Niezbędna będzie także współpraca wielu badaczy, gdyż jak napisał Edward O. Wilson (WILSON 1999) samotny umysł krąży w kółko i nie może się przebić ku nowym horyzontom.

## MIMIKRA I POLIMORFIZM U MOTYLA *PAPILIO DARDANUS*

### Streszczenie

Mimikra od wielu lat dostarcza złożonych problemów badawczych dotyczących zagadnień związa-

nych z doborem naturalnym, a szczególnie z dobo-rem płciowym i ewolucją mimikry. Teoria mimikry



zakłada, że zwierzęta upodabniają się do innych niejadalnych gatunków aby zminimalizować presję wywieraną przez drapieżniki, które uczą unikać się danego typu ubarwienia ofiary. U pewnych gatunków motyli występuje mimikra ograniczona do samic. Mimikra *Bataesa* ograniczona do samic i polimorfizm zostały stosunkowo dobrze opisane u afrykańskiego motyla *Papilio dardanus*. Samice tego motyla upodabniają się do różnych niejadalnych gatunków (modeli), np. z rodziny Danaidae. Polimorfizm kontrolowany jest przez nie mniej niż 11 alleli zlokalizowanych w jednym locus. U *P. dardanus* znane są także samice andromorficzne, których rola nie została jednak poznana. W pracy przedstawiam hipotezy dotyczące ewolucji mimikry oraz hipotezy związane z

polimorfizmem samic. Większość hipotez odnosi się do dobru płciowego, pozostałe dotyczą ekologiczno-fizjologicznego kompromisu (ang. trade-off) i korzyści z mimikry zależnych od frekwencji występowania modeli jak też form polimorficznych naśladowcy. Opisuję również możliwe drogi ewolucji mimikry. Ostatnie badania pokazują, że ptaki atakują częściej niejadalne ofiary, kiedy zagęszczenie ich populacji jest większe. Fakt ten jest niezgodny z hipotezą korzyści z mimikry zależnych od frekwencji, która jest uznawana za najbardziej trafną. Hipoteza unikania napastowania samic andromorficznych przez samce także nie wyjaśnia obecności tych form samic w populacji.

## MIMICRY AND POLYMORPHISM IN BUTTERFLY *PAPILIO DARDANUS*

### Summary

Mimicry theory provides a lot of problems involving natural selection, particularly sexual selection and evolutionary routes of mimicry types. In some butterflies there is a mimicry limited to females. The Batesian mimicry and resulting polymorphism limited to females is especially well known in *Papilio dardanus* butterfly. This polymorphism is controlled by 11 alleles at a single locus. Females mimic resemble to different inedible species of butterflies, for example those from family Danaidae. Moreover, in *P. dardanus* the andromorphic females are also known, the role of which has not been thoroughly explained. In this review, I summarize

hypotheses concerning the evolution of the mimicry-related polymorphism in this butterfly. Recent studies shows that avian predators attack inedible preys more frequently when their population density is higher. This fact does not prove the hypothesis of the frequency-dependent advantage of mimicry. I also describe possible evolutionary routes of the mimicry. Female limited mimicry and monomorphic mimicry have been evolved by independent routes. It also seems that the hypothesis of sexual harassment avoidance does not explain the appearance of andromorphic females in *Papilio dardanus*.

### LITERATURA

- BATES H. W., 1862. *Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae*. Trans. Entomol. Soc. Lond. 23, 495–566.
- CLARK R., BROWN S. M., COLLINS S. C., JIGGINS C. D., HECKEL D. G., VOGLER A. P., 2008. *Colour pattern specification in the Mocker swallowtail Papilio dardanus: the transcription factor invected is a candidate for the mimicry locus H*. Proc. R. Soc. B. 275, 1181–1188.
- CLARKE C. A., SHEPPARD P. M., 1959. *The genetics of Papilio dardanus, Brown. I. Race Ceneia from South Africa*. Genetics 44, 1347–1358.
- CLARKE C. A., SHEPPARD P. M., 1960a. *The genetics of Papilio dardanus, Brown. II. Races Dardanus, Polytrophus, Meseres and Tibullus*. Genetics 45, 439–457.
- CLARKE C. A., SHEPPARD P. M., 1960b. *The genetics of Papilio dardanus, Brown. III. Race Antinorii from Abyssinia and race Meriones from Madagascar*. Genetics 45, 683–698.
- COOK S. E., VERNON J. G., BATESON M., GUILFORD T., 1994. *Mate choice in the polymorphic African swallowtail butterfly, Papilio dardanus: male-like females may avoid sexual harassment*. Anim. Behav. 47, 389–397.
- CORDERO A., 1992. *Density-dependent mating success and colour polymorphism in females of the damselfly Ischnura graellsii (Odonata: Coenagrionidae)*. J. Anim. Ecol. 61, 769–780.
- FUTUYMA D. J., 2008. *Ewolucja*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- GIBBS M., VAN DYCK H., 2010. *Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure*. Behav. Ecol. 163, 341–350.
- HUGHES C. L., HILL J. K., DYTHAM C., 2003. *Evolutionary trade-offs between reproduction and dispersal in populations at expanding range boundaries*. Proc. R. Soc. B. 270 (Suppl.), 147–150.
- KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A. (red.), 1995. *Zarys mechanizmów ewolucji*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- KUNTE K., 2009a. *A Female-limited mimetic polymorphism: a review of theories and a critique of sexual selection as balancing selection*. Anim. Behav. 78, 1029–1036.
- KUNTE K., 2009b. *The diversity and evolution of batesian mimicry in Papilio Swallowtail Butterflies*. Evolution 63, 2707–2716.
- MAGNUS D. B. E., 1958. *Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels*. Z. Tierpsychol. 15, 397–426.
- MASŁOWSKI J., FIOLEK K., 2010. *Motyle dzienne Świata, Paziowate – Papilionidae*. Wydawnictwo Koliber, Nowy Sącz.
- MÜLLER F., 1879. *Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies*. Procl. Entomol. Soc. Lond. 1879, 20–29.
- NIJHOUT F. H., 2003. *Polymorphic mimicry in Papilio dardanus: mosaic dominance, big effects and origins*. Evol. Dev. 5, 579–592.
- OHSAKI N., 2005. *A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex*



- Batesian mimicry in butterflies*. J. Anim. Ecol. 74, 728–734.
- ROBERTSON H. M., 1985. *Female dimorphism and mating behaviour of a damselfly, Ischnura ramburi: females mimicking males*. Anim. Behav. 33, 805–809.
- ROWLAND H. M., WILEY E., RUXTON G. D., MAPPE J., SPEED M. P., 2010. *When more is less: the fitness consequences of predators attacking more unpalatable prey when more are presented*. Biol. Lett. 6, 732–735.
- RUXTON G. D., SHERRATT T. N., SPEED M. P., 2004. *Avoiding attack*. Oxford University Press, New York.
- SINERVO B., LIVELY C. M., 1996. *The Rock-Paper-Scissors Game and the evolution of alternative male strategies*. Nature 380, 240–243.
- SMART P., 1993. *Motyle dzienne świata*. Muza S. A., Warszawa.
- VANE-WRIGHT R. I., 1971. *The systematics of Drusilopsis Oberthur (Satyrinae) and the supposed Amathusiid Bigaena van Eecke (Lepidoptera: Nymphalidae), with some observations on Batesian mimicry*. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 123, 97–123.
- VANE-WRIGHT R. I., BOPPRE´ M., 1993. *Visual and chemical signalling in butterflies: functional and phylogenetic perspectives*. Trans. R. Soc. B. 340, 197–205.
- WALLACE A. R., 1865. *On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region*. Trans. Linn. Soc. Lond. 25, 1–71.
- WICKLER W., 1968. *Mimicry in plants and animals*. World University Library. London.
- WILSON E. O., 1999. *Różnorodność życia*. Państwowy Instytut Wydawniczy, Warszawa.

