

SYLWIA PIETRZAK, KRZYSZTOF PABIS

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: sylwiap8719@gmail.com
cataclysta@wp.pl*

EWOLUCJA I ZRÓŻNICOWANIE PREFERENCJI POKARMOWYCH POSTACI DOROSŁYCH MOTYLI

WSTĘP

Motyle opanowały wszystkie znane siedliska lądowe, występują na wszystkich kontynentach, z wyjątkiem Antarktydy, i są jednym z najliczniejszych rzędów owadów. Liczba znanych gatunków sięga około 160.000 (KRISTENSEN i współaut. 2007). Łuskoskrzydłe w zdecydowanej większości są konsumentami pierwszego rzędu. Postacie dorosłe odżywiają się głównie nektarem i należą do zapylaczy roślin kwiatowych. Ich roślinożerne larwy mają niekiedy istotny wpływ na naszą ekonomię, przede wszystkim jako szkodniki zagrażające uprawom, a także szkodniki domowe i magazynowe (COX i PINNIGER 2007). Pierwsze skamieniałości motyli znane są z wczesnej kredy, choć ostatnie badania molekularne wskazują, że łuskoskrzydłe mogą być o kilkadziesiąt milionów lat starsze (WAHLBERG i współaut. 2013, MISOF i współaut. 2014). Ewolucja tej grupy owadów jest w dużej mierze równoległa z ewolucją roślin okrytozalążkowych, z którymi motyle związane są zarówno w stadium larwalnym, jak i stadium imago (GRIMALDI i ENGEL 2005). Jako stawonogi o holometabolicznej metamorfozie, motyle w trakcie poszczególnych faz rozwojowych mogą pobierać bardzo różnorodny pokarm lub też nie pobierać go wcale. Cykl życiowy łuskoskrzydłych składa się z czterech stadiów: jaja, gąsienicy, poczwarki i imago. Stadia rozwojowe, które możemy analizować pod kątem preferencji pokarmowych, to larwy i owady dorosłe. Dieta w ciągu życia konkretnego gatunku może być oparta o tę samą roślinę (lub ich grupę), ale ima-

go i larwa nigdy nie będą korzystać z niej w ten sam sposób, czego głównym powodem jest wyeliminowanie konkurencji wewnątrzgatunkowej o zasoby pokarmowe (SCOBLE 1995, PABIS 2008). Odmienność w diecie larw i form dorosłych objawia się różną budową aparatów gębowych oraz innym trybem życia, co związane jest z inną funkcją biologiczną tych etapów cyklu życiowego owada. Zgodnie z tymi różnicami, sam pokarm będzie zróżnicowany pod względem konsystencji, którą determinuje aparat gębowy oraz jakości energetycznej lub/i składu pokarmu, będącego manifestacją głównych potrzeb na poszczególnych etapach życia. Wobec tego zróżnicowania troficznego na przestrzeni życia osobnika właściwym podejściem do zagadnienia odżywiania motyli jest osobna analiza diety gąsienic i owadów dorosłych. Nie należy jednak zakładać, że jeśli dieta larwy i dorosłego owada niekiedy nawet bardzo się różni, to są one od siebie niezależne. Wręcz przeciwnie. Swoista współpraca stadiów larwalnego i dorosłego jest niezbędna, aby zapewnić owadowi komplet koniecznych składników odżywczych (BAUERFEIND i współaut. 2007). Gąsienica ma za zadanie zapewnić postaci dorosłej jak najlepszy start i w dużej mierze od tego, jak wykona to zadanie, będzie zależeć życie imago. Dowodem może być większa liczba gatunków roślin pokarmowych, wykorzystywanych przez gąsienice motyli zupełnie nieodżywiających się w dorosłym stadium, choć z drugiej strony, znane są liczne gatunki mające polifagiczne larwy i przyjmujące pokarm w stadium imago. Polifagia larw, niezależnie od sposobu odżywiania imago, może bowiem

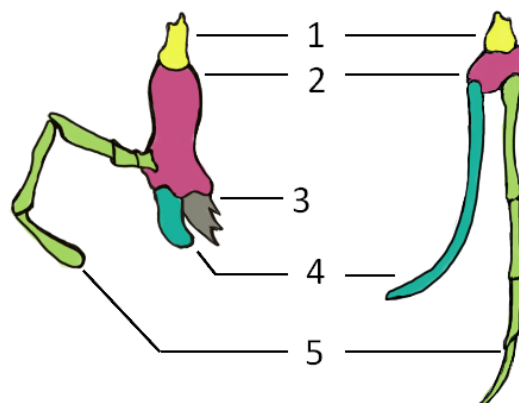
zmniejszać możliwość wystąpienia niedożywienia, wpływającego później na rozród (AL-TERMATT i PEARSE 2011). Musimy całościowo spojrzeć na oba te etapy cyklu życiowego i określić ich główne funkcje, aby zrozumieć wybór pokarmu w danym stadium. Gąsienica jest larwą, a zatem jej głównym celem jest akumulacja energii potrzebnej do przeobrażenia i rozpoczęcia życia owada dorosłego. Nie jest zatem niczym zaskakującym, że spędza ona większość czasu na żerowaniu, nie podejmując znaczących wędrówek i skupiając się na gromadzeniu zapasów. Główną rolą imago jest znalezienie partnera i rozród. Zadanie to wymaga nakładu energii niezależnie od płci: u samców może być to energia wykorzystana na lot w poszukiwaniu partnerki czy też podarunku dla niej, a u samic jest to głównie energia zmagazynowana w jajach, a tych, zależnie od diety samicy, może być w efekcie więcej lub mniej (STEVENS i współaut. 2002).

Długość życia dorosłych motyli to okres trwający od kilku dni do kilku miesięcy, co jest istotnym elementem historii życiowej gatunków, których preferencje troficzne chcemy analizować. Istnieją grupy motyli, u których dojrzewanie narządów rozrodczych jest uwarunkowane uprzednim żerowaniem (szczególnie u motyli zimujących w postaci imago); są to np. niektóre sówki, bielinki czy rusalki (MOLLEMAN i współaut. 2007, BUSZKO 2012). Oczywiście jest, że takie motyle będą żyły zauważalnie dłużej, od gatunków posiadających zredukowane narządy gębowe, gotowych do rozrodu zaraz po przepoczwarczeniu. Im dłużej żyje postać dorosła, tym więcej energii będzie zużywać na aktywność niezwiązaną bezpośrednio z rozmnażaniem, co musi wiązać się z zapotrzebowaniem na pokarm. O szczegółowych kryteriach wyboru, w tym także wartości odżywczej pożywienia, będzie decydował tryb życia, morfologia rozważanego gatunku i dostępność preferowanego pokarmu. Przykładowo, wpisujące się w tryb życia niektórych łuskoskrzydłych migracje, wiążą się z dużymi kosztami energetycznymi. Wielkość jest również ważnym czynnikiem ze względów ekonomicznych – im większe ciało motyla, tym więcej energii potrzebuje, ale także ze względów praktycznych – np. morfologia aparatu gębowego predestynuje do korzystania z określonych zasobów pokarmowych (KRENN i współaut. 2005, KRENN 2010, ZASPEL i współaut. 2011).

EWOLUCJA I FILOGENEZA MOTYLI W KONTEKŚCIE ODŻYWIANIA IMAGINES

Aby kompleksowo przedstawić odżywianie tak licznej i zróżnicowanej grupy jak

motyle, warto przybliżyć podstawowy zarys ich filogenezy oraz historii ewolucyjnej, która doprowadziła do obecnego zróżnicowania preferencji pokarmowych. Najważniejszymi zmianami, z punktu widzenia odżywiania dorosłych motyli, są oczywiście ewolucyjne modyfikacje aparatu gębowego. Rząd Lepidoptera podzielony jest na cztery podrzędy, z których trzy grupują po jednej rodzinie (Zeugloptera – Micropterigidae, Aglossata – Agathiphagidae, Heterobathmiina – Heterobathmiidae) i jako najpierwotniejsze mają aparat gębowy typu ortopteroidalnego (GRIMALDI i ENGEL 2005, KRENN 2010). Czwarty podrząd, Glossata, do którego należą wszyscy pozostali przedstawiciele rzędu, obejmuje motyle posiadające w mniejszym lub większym stopniu wykształconą ssawkę, a więc cechę, która stała się jednym z głównych atrybutów łuskoskrzydłych (GRIMALDI i ENGEL 2005). Analiza sposobu odżywiania pierwotnych grup motyli o gryząco-żującym aparacie gębowym pokazuje jak wyglądało pozyskiwanie pokarmu u pierwszych motyli żyjących jeszcze w erze mezozoicznej. Rodzina Micropterigidae jest najstarszym, siostrzanym dla wszystkich pozostałych grup w obrębie rzędu motyli kladem. Dorosłe Micropterigidae odżywiają się pyłkiem i zarodnikami paproci (SCOBLE 1995, KRENN 2010). Aparat gębowy tych motyli jest przystosowany do miażdżenia stałego pokarmu. Jest to cecha o charakterze symplezjomorficznym w stosunku do rodzin Agathiphagidae i Heterobathmiidae (GRIMALDI i ENGEL 2005, KRENN 2010). Aparaty gębowe u dorosłych motyli z wymienionych powyżej trzech rodzin (Ryc. 1) charakteryzuje obecność w pełni wykształconych struktur, takich jak: warga górna i dolna, żuwaczki oraz para szczęk z niewiel-



Ryc. 1. Szczeka (maxilla): po lewej u Aglossata, po prawej u Glossata; 1 – kotwiczka (cardo), 2 – pieńek (stipes), 3 – żuwka wewnętrzna (lacinia), 4 – żuwka zewnętrzna (galea), 5 – głaszczek szczękowy (palpus maxillaris).

kimi żuwkami wewnętrznymi i zewnętrznymi, a także wydatnym pięciocłonowym głaszczkiem szczękowym (KRENN 2010). Heterobathmiidae również odżywiają się pyłkiem. Pokarm postaci dorosłych Agathiphagidae pozostaje nieznany. Wiadomo jednak, że ich gryzące aparaty gębowe służą do przegryzienia oprzędu w trakcie opuszczania kokonu (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007, KRENN 2010).

Wszystkie motyle posiadające ssawkę (podrząd Glossata) są obecnie uznane za grupę monofiletyczną, u której przekształcenie aparatu gębowego w ssawkę jest wiodącą apomorfią (KRISTENSEN i współaut. 2007, KRENN 2010, WAHLBERG i współaut. 2013). Ssawka motyli powstała przez szereg zmian w wyjściowym aparacie ortopteroidalnym. Kluczowymi elementami aparatu gębowego ulegającymi przekształceniu w ssawkę są szczęki, których pieniek i kotwiczka tworzą pierścień wokół wydłużonych wklęsłych żuwek zewnętrznych formujących rurkę dzięki dwóm połączeniom (grzbietowemu i brzusz-nemu), podczas gdy żuwki wewnętrzne zostają całkowicie zredukowane (KRENN 2010). Najprymitywniejszą ssawkę obserwujemy w rodzinie Eriocraniidae. Na początku ewolucji luskoskrzydłych takie pierwotne Glossata nie wykorzystywały jej jednak jeszcze do spijania nektaru, tylko do uzupełniania wody. Nieznacznie wydłużone, wklęsłe żuwki zewnętrzne przedstawiciele tej grupy są połączone dzięki działającym na zasadzie zamka błyskawicznego rzędom komplementarnych względem siebie wyrostków zlokalizowanych na krawędziach (SCOBLE 1995, GRIMALDI i ENGEL 2005). U starszych ewolucyjnie rodzin Glossata powierzchnia zewnętrzna uformowanej w ten sposób ssawki jest pokryta sensillami o funkcjach zmysłowych, ale umięśnienie tej pierwotnej struktury ogranicza się wyłącznie do mięśni zewnętrznych (KRENN 2010). Stopniowe doskonalenie ssawki szło w parze z coraz większym różnicowaniem pobieranego pokarmu. Wraz z ewolucją roślin kwiatowych, ssawki motyli zaczęły stawać się coraz doskonalszym narzędziem służącym do pobierania nektaru z różnych typów kwiatów. Struktura ta dała także możliwość wykorzystywania zupełnie innych rodzajów pożywienia, takich jak sok wyciekający z drzew, sok z owoców lub krew ssaków. Od momentu oddzielenia się linii ewolucyjnej Ditrysia obserwuje się dalsze doskonalenie budowy ssawki i jej specjalizację lub wręcz przeciwnie, pojawiają się rewersje, czego przykładem mogą być przedstawiciele nadrodziny Tineoidea, u których żuwki tworzące ssawkę są krótkie i prezentują relatywnie prymitywne połączenie lub jego brak (GRIMALDI i ENGEL 2005). Nie sposób więc mówić o preferencjach pokar-

mowych na wysokich szczeblach klasyfikacji, gdy znacząca zmienność może pojawiać się nawet pomiędzy gatunkami należącymi do tej samej rodziny lub podrodziny, a nawet rodzaju.

ADAPTACJA SSAWEK DO RÓŻNYCH TECHNIK ŻEROWANIA

Adaptacje zmierzające do większego wyspecjalizowania ssawki mogą polegać na różnicowaniu jej długości, struktury, umięśnienia czy zaopatrzenia zmysłowego. Ssawkę możemy podzielić na cztery różnicowane morfologicznie części: odcinek bliższy, rejon zgięcia (w jednej trzeciej długości ssawki), odcinek wierzchołkowy i końcówkę (KRENN i MÜHLBERGER 2002, KRENN i współaut. 2005, ZASPEL i współaut. 2011). Długość ssawki motyla waha się przeciętnie od 40 do 90% długości całego ciała osobnika. Potwierdzona jest także wprostproporcjonalność długości ssawki do długości ciała (KUNTE 2007). Najdłuższe ssawki, w stosunku do długości ciała, są notowane u motyli odżywiających się nektarem kwiatowym, a ich ewolucja tłumaczona jest dostosowaniem do kształtu i głębokości kielichów kwiatowych, dzięki czemu motyle uzyskują dostęp do zasobów pokarmowych, niedostępnych dla niedostosowanych konkurentów (KRENN i współaut. 2005, BAUDER i współaut. 2011). Najdłuższą odnotowaną ssawkę, mierzącą 280 milimetrów, posiada ćma *Amphimoea walkeri*, należąca do rodziny Sphingidae (KUNTE 2007). Najczęściej badano ssawki przedstawicieli Macrolepidoptera, zwłaszcza motyli dziennych (Rhopalocera: Hesperidae i Papilionoidea) (GRIMALDI i ENGEL 2005, KRENN i współaut. 2005). Wśród Rhopalocera, najdłuższą ssawkę, mierzącą 44,8 milimetra, opisano dla *Eurybia lycisca*; jest ona dwa razy dłuższa niż ciało osobnika i w stanie spoczynku zwija się siedmiokrotnie (KUNTE 2007, BAUDER i współaut. 2011). Według KRENN i współaut. (2005) oraz KRENN (2010) wśród europejskich gatunków motyli dziennych, długość ssawek zawiera się w przedziale od ok. 5 do 17 milimetrów. Zależnie od długości, zwijają się one od trzech i pół do siedmiu razy. Wraz z wydłużeniem ssawki, niezbędne było także udoskonalenie połączenia żuwek. Przyjmuje się, że brzuszne łączenie, oparte na dwóch rzędach komplementarnych wyrostków, jest stanem plejomorficznym; bardziej zaawansowana wersja tego połączenia składa się z haczykowatych wyrostków w dalszej części, zapewniających większą stabilność (KRENN 2010). Odpowiednie uszczelnienie jest związane z nawilżeniem połączeń ssawki, za które odpowiedzialne są jednokomórkowe gruczoły

umiejscowione w pobliżu połączenia grzbietowego (KRENN 2010). Za transport pokarmu w ssawce odpowiada silnie umięśniona pompa ssąca, choć płyn podnosi się w cienkiej rurce także dzięki zjawiskom kapilarnym (MONAENKOVA i współaut. 2012)

Wzdłuż ssawki zlokalizowane są struktury pełniące funkcje receptorowe lub/i mechaniczne. Wyróżnia się ich trzy główne typy: włoski mechanoreceptorowe (łac. *sensilla trichoidea*), stożki cienkościenne (łac. *sensilla brasiconica*) i *sensilla styloconica* (KRENN 1998). Wyrostki tego samego typu różnią się długością i rozmieszczeniem, w zależności od rejonu ssawki, na którym występują, oraz od pokarmu, do którego pobierania dostosowana jest ssawka (KRENN 1998, KRENN i MÜHLBERGER 2002, BAUDER i współaut. 2011, ZASPEL i współaut. 2011). Za najbardziej podstawową można uznać ssawkę motyli nektarozęrných, posiadającą zestaw podstawowych sensilli i wymieniany wcześniej, standardowy stosunek długości poszczególnych rejonów ssawki do całej jej długości (KRENN 2010). Na podstawie badań nektarozęrných rusalki *Vanessa cardui*, KRENN (1998) wskazał wzorce rozmieszczenia poszczególnych typów receptorów. Włoski mechanoreceptorowe, odpowiadające za odbiór wrażeń dotykowych, uczestniczą w lokalizacji pokarmu i są najczęściej upakowane w okolicach zgięcia ssawki i na jej końcówce (KRENN 1998, ZASPEL i współaut. 2011). Włoski mechanoreceptorowe ulegają skróceniu wraz ze zbliżaniem się do końcówki (KRENN 1998, KRENN i współaut. 2005). Stożki cienkościenne, to chemoreceptory rozmieszczone w rzędach wzdłuż ssawki, które największą koncentrację osiągają w rejonie końcówki (KRENN 1998). *Sensilla styloconica* łączą w sobie funkcje chemo- i mechanoreceptorowe. Występują w dwóch podtypach, różniących się kształtem (piórkoskształtne i prostokątno-kształtne) i są strukturami, z których ewoluowały dwa typy kolców u grup motyli nakłuwających owoce lub skórę kręgowców (ZASPEL i współaut. 2011).

Zróznicowanie wyposażenia zmysłowego i mechanicznego ssawki jest dobrze widoczne u należących do nadrodziny Noctuoidea ciem z podrodziny Calpinae, wśród których ZASPEL i współaut. (2011) wyróżniają sześć grup troficznych, które najprawdopodobniej wyewoluowały od przodka odżywiającego się sokiem owoców. Zależnie od sprawności w pozyskiwaniu soku z konkretnych typów owoców, wydzielono grupy spijające sok bez nakłuwania owocu, z nakłuwaniem miękkiej skórki, z nakłuwaniem grubej skórki i nakłuwaniem twardej skórki. Reprezentują one najprawdopodobniej kolejne ewolucyjne etapy specjalizacji. Zasadniczo można roz-

dzielić gatunki spijające soki owoców na nakłuwające i nienakłuwające skórki. Z kolei nakłuwacze obejmują tzw. nakłuwaczy pierwotnych i wtórnych (BANZIGER 1982, ZASPEL i współaut. 2011). Pierwotni są zdolni przedostać się przez skórke owocu samodzielnie, podczas gdy nakłuwacze wtórni wykorzystują wcześniej naruszone miejsca do wbicia w nie ssawki. Wśród przedstawicieli Calpinae znajdują się także lakrymofagi i hematofagi (BANZIGER 1980, BÜTTIKER i współaut. 1996). Poszczególne grupy troficzne wykazują odpowiadające swoim preferencjom pokarmowym zróżnicowanie w wyposażeniu zmysłowo-mechanicznym ssawek, przy czym najbardziej zmiennym rejonem jest dystalny fragment ssawki, razem z końcówką (BÜTTIKER i współaut. 1996, ZASPEL i współaut. 2011, KRENN 2010).

Motyle odżywiające się krwią są hematofagami fakultatywnymi, dla których głównym źródłem pokarmu pozostają owoce, co jest jednym z argumentów przemawiającym za pochodzeniem krwiopijnych gatunków od przodków zdolnych nakłuwac aktywnie owoce o twardej skórcie (KRENN 2010, ZASPEL i współaut. 2011). Ssawki gatunków odżywiających się krwią są morfologicznie bardzo podobne do ssawek gatunków zdolnych aktywnie przekłuwać skórke twardych owoców. Występują na nich te same, uszkadzające tkanki struktury pokrywające końcówkę ssawki: hakoskształtne i chropowate wyrostki z kutikuli, ząbkowane krawędzie oraz zestaw standardowych sensilli i ich przekształconych w zadry form (BANZIGER 1980, ZASPEL i współaut. 2011). Struktury zdolne do usztywniania się są uznawane za homologiczne do *sensilla styloconica*, a struktury o stałym kształcie za homologiczne do *sensilla brasiconica* (KRENN 2010). Hematofagia jest bardzo rzadkim zjawiskiem u motyli. Odnotowano ją do tej pory jedynie u kilku gatunków z rodzaju *Calyptra* (BANZIGER 2007). U przedstawicieli Noctuidae, Erebidae (w tym podrodziny Calpinae), Geometridae, Pyralidae, Thyatiridae, Notodontidae i Sphingidae odnotowano gatunki odżywiające się łzami kręgowców oraz niekiedy dość gęstymi płynami odzwierzęcymi, np. ropą (BÜTTIKER i współaut. 1996, KRENN 2010, DE LA ROSA 2014). Ssawki motyli spijających łzy w większości są wyposażone w delikatną końcówkę, z której wystają mocno wydłużone wyrostki, będące elementami spojenia grzbietowego ssawki (BÜTTIKER i współaut. 1996). W tym typie ssawki, rolą wyrostków jest podrażnianie tkanek oka, aby zapewnić zwiększony napływ łez (BÜTTIKER i współaut. 1996, KRENN 2010). Dodatkową cechą ułatwiającą pobieranie bardziej lepkich płynów są szerokie przetoki występujące przy końcówce

ssawki, prowadzące wprost do światła kanału pobierającego pokarm (BÜTTIKER i współaut. 1996). Podobieństwa w budowie ssawek lżopijnych motyli z niespokrewnionych ze sobą rodzin wskazują na konwergentną ewolucję tych struktur w różnych grupach (KRENN 2010). Charakterystyka większości ssawek służących spijaniu łez wskazuje, że nie pochodzą one od struktur obecnych u przodków odżywiających się przez nakłuwanie owoców, gdyż przeciwnie do nakłuwaczy, najliczniejsze wyrostki na ssawkach pochodzą ze struktur łączących żuwki i nie są przekształconymi sensillami ani wytworami kutikuli (BÜTTIKER i współaut. 1996, BANZIGER 2007, KRENN 2010). Wyjątkiem jest endemiczna ćma *Hemiceratoides hieroglyphica* z Madagaskaru, która, jako jedyny znany do tej pory gatunek, odżywia się łzami śpiących ptaków (HILGARTNER i współaut. 2007). Ssawka tej ćmy pod względem uzbrojenia bardziej przypomina ssawki gatunków krwiopijnych i nakłuwających owoce. Podejrzewa się, że gatunek ten może być blisko spokrewniony z krwiopijnymi przedstawicielami rodzaju *Calyptra*. Brak jest jednak badań genetycznych potwierdzających tę hipotezę, a sama morfologia nie jest wystarczająco pewną podstawą, aby zakwalifikować ten gatunek do Calpini (ZASPEL i współaut. 2011).

MOLLEMAN i współaut. (2005b), badając rusalki lasów tropikalnych Ugandy, skupili się na podziale motyli niezainteresowanych nektarem kwiatowym, wyróżniając wśród nich grupy nakłuwające i grupy omiatające powierzchnię owoców lub innych źródeł pokarmu. Jako szandarowa grupa „nakłuwaczy owoców” wśród rusalek została wskazana podrodzina Charaxinae, przy czym warto zaznaczyć, że w stosunku do zastosowanej przy Calpinae klasyfikacji inwazyjności nakłuwania, są one nakłuwaczami miękkich owoców i mechanizmy ich postępowania różnią się od tych prezentowanych przez Calpinae. Ssawki nakłuwających Charaxinae charakteryzują: szerszy kanał pokarmowy, krótkie sensille i silny wierzchołek pozbawiony wyrostków. Ssawki rusalek omiatających powierzchnię pokarmu wyróżniają długie w stosunku do całej ich długości rejonu końcówki, na których rozmieszczenie i właściwości sensilli są różnicowane zależnie od przynależności do niższych taksonów. Ich zasadniczym zadaniem jest stworzenie na końcu ssawki struktury szczotki zbierającej materiał odżywczy.

Różnicowanie zachowań pokarmowych dorosłych motyli miało związek z wydłużeniem się życia imago, jednak nie wszystkie grupy motyli podjęły ten kierunek w ewolucji (MOLLEMAN i współaut. 2009). Niektórzy przedstawiciele rodzin takich jak Lasiocam-

pidae, Psychidae, Saturniidae i Erebiidae, po przepoczwazzeniu żyją krótko i nie odżywiają się, bazując całkowicie na zapasach z okresu larwalnego (SCOBLE 1995, BUSZKO 2012). Brak odżywania, przykładowo u różnych gatunków Lasiocampidae, jest połączony z redukcją ssawki (SCOBLE 1995, POMETTO 2014).

Podsumowując najważniejsze informacje o adaptacji ssawek należy zaznaczyć, że większość motyli odżywia się nektarem. W obrębie samych ssawek nektarozernih gatunków najbardziej widocznym przystosowaniem jest ich znacząca długość, związana z uzyskaniem dostępu do ukrytych we wnętrzach kwiatów nektarników. W grupach, które upodobały sobie pokarm inny od nektaru kwiatowego, następowały adaptacje związane ze zmianami długości poszczególnych rejonów ssawki, przekształceniami w rozmieszczeniu i morfologii sensili, wykształcaniem odpowiednich struktur mechanicznych czy też modyfikacją wyrostków uczestniczących w łączeniu żuwek (KRENN 2010).

SKŁADNIKI ODŻYWCZE ORAZ ICH ŹRÓDŁA

Zdobywanie pokarmu jest niezwykle istotnym elementem życia każdego zwierzęcia, co najlepiej obrazują inwestowane w jego poszukiwania czas i energia. Dorosły motyl, jako stadium życiowe, jest odpowiedzialny za rozród i dyspersję. Cele te osiąga wykorzystując różne strategie, a jedną z nich jest niewątpliwie behavior pokarmowy, charakterystyczny dla poszczególnych rodzin lub gatunków i determinujący poszukiwanie pokarmu o optymalnym składzie. Motyle lokalizują i oceniają źródła pokarmu przy pomocy zmysłów zapachu, smaku i wzroku (YURTSEVER i współaut. 2010), jednak o rozpoznięciu ruchów zasysających decydują wrażenia smakowe (INOUE i współaut. 2009). Warto zaznaczyć, że za odbiór bodźców chemicznych u motyli odpowiedzialne są nie tylko receptory usytuowane wewnątrz ssawki oraz w jej pobliżu, ale także na innych częściach ciała owada, przykładowo na stopach, jak ma to miejsce u rusalki admirała (*Vanessa atalanta*), rusalki żalobnika (*Nymphalis antiopa*) czy bielinka rzepnika (*Pieris rapae*) (SCOBLE 1995, INOUE i współaut. 2009).

Głównymi składnikami odżywczymi są trzy grupy związków organicznych: węglowodany, tłuszcze i związki zawierające azot, czyli białka i aminokwasy. Poza tymi głównymi związkami, w diecie motyli pojawiają się wtórne metabolity roślinne, takie jak alkaloidy pirolizydynowe i glikozydy kardenolidowe oraz woda i różne pierwiastki, z któ-

rych najlepiej udokumentowanym w badaniach jest sól. Warto zaznaczyć, że choć nie stwierdzono ich funkcji odżywczej, w diecie motyli pojawiają się też alkohole (ADLER 1982, SMEDLEY i EISNER 1996, BOGGS i DAU 2004, MOLLEMAN i współaut. 2005a, ZASPEL i współaut. 2014). Dla zdecydowanej większości motyli najpowszechniejszym składnikiem pożywienia są węglowodany, wykorzystywane dla zaspokojenia energetycznych potrzeb organizmu, oraz związki azotowe, przyjmowane najczęściej w postaci aminokwasów lub białek (MURPHY i współaut. 1983, DIERKS i FISHER 2008). Sensille związane z ruchami ssawki i rozpoczęciem ssania są u wielu gatunków wrażliwe na roztwory cukrowe, co zostało stwierdzone dla *Papilio xuthus* przez badania impulsów nerwowych w trakcie stymulacji roztworem sacharozy (INOUE i współaut. 2009). Nie wszystkie cukry mają jednakowo aktywizujący wpływ na mechanizmy odpowiedzialne za rozwijanie ssawki i zasysanie pokarmu. Atrakcyjnym pożywieniem są cukry proste, glukoza i fruktoza, oraz dwucukier, sacharoza, podczas gdy cukier złożony, jakim jest skrobia, wykazuje działanie inhibicyjne w stosunku do receptorów pobudzających pobieranie pokarmu (INOUE i współaut. 2009). DIERKS i FISHER (2008) opisali kolejność preferowania poszczególnych węglowodanów przez tropikalną rusałkę *Bicyclus anynana*. Najbardziej pożądanym cukrem jest dla niej sacharoza, następnie w kolejności są glukoza, fruktoza i maltoza. Tą samą hierarchią w wyborze cukrów od sacharozy przez fruktozę, a następnie glukozę, charakteryzuje się aktywny w dzień zawisak fruczak gołąbek (*Macroglossum stellatarum*), a także przedstawiciel Papilionidae *Battus philenor* (ERHARDT 1991, NICOLSON 2007). Preferencje w wyborze źródła węglowodanów są związane ze stężeniem cukru, wpływającym na ekonomię odżywiania (możliwością pobrania roztworu, czasem spędzonym na żerowaniu i ryzykiem ataku ze strony drapieżnika), którą zestawia się z zyskiem energetycznym (INOUE i współaut. 2009, KRENN 2010). Zbyt rozcieńczone źródła cukru są energetycznie nieopłacalne w eksploatacji, a nadmiernie stężone mogą być zbyt lepkie i sprawiać problemy przy pobieraniu (KRENN 2010). Model pobierania płynów przez ssawkę, uwzględniający parametry jej kanału pokarmowego, lepkość pobieranego płynu i czas pobierania wskazuje, że optymalnym stężeniem cukrów dla motyli jest 30-40% roztwór sacharozy (KRENN 2010). Żeby zaangażować owada w zapylanie, rośliny w toku ewolucji wykształciły zdolność posługiwania się odpowiednio dobranymi do swoich zapylaczy stężeniami cukrów, zapewniający-

mi odpowiedni bodziec do korzystania z ich nektaru (INOUE i współaut. 2009).

Aminokwasami wyodrębnionymi z preferowanych przez motyle kwiatów są: prolina, seryna, alanina, arginina i lizyna (MURPHY i współaut. 1983). Badania ERHARDT i RUSTERHOLZ (1998) na *Inachis io* pokazały, że motyl ten potrafi rozróżnić w nektarze zawartość argininy i proliny. MURPHY i współaut. (1983), na podstawie analizy diety *Euphydryas editha* wskazali, że stężenia wolnych aminokwasów nie powinny być zbyt wysokie. W przeciwnym razie nie pełnią swojej funkcji, ponieważ ich metabolizowanie jest na tyle energochłonne, że niweluje pozytywny efekt ich pozyskania. Enzymy trawienne pozwalają motylom na trawienie białek, np. niektóre lakrymofagiczne śmy posiadają zestaw enzymów pozwalających na trawienie białek charakterystycznych dla łez (KRENN 2010). EBERHARD i współaut. (2007) udowodnili także obecność proteaz w ślinie motyli z rodzaju *Heliconius*.

Tłuszcze i wielonienasycone kwasy tłuszczowe są ważnymi komponentami jaj, jednak lipidy nie są istotnymi składnikami w diecie dorosłych motyli. Źródłem lipidów dla dorosłego motyla jest ciało tłuszczowe znajdujące się w odwłoku i będące zapasem gromadzonym jeszcze w stadium larwalnym (BAUERFEIND i współaut. 2007). Tłuszcze mogą być jednak optymalnym źródłem energii dla gatunków migrujących, takich jak *Danaus plexippus* (BROWER i współaut. 2006).

Etanol jest składnikiem towarzyszącym diecie opartej o fermentujące owoce. Nie służy jako składnik odżywczy, jednak odgrywa rolę w poszukiwaniu i identyfikacji pokarmu, a także jako bodziec inicjujący rozpoczęcie odżywiania (BAUERFEIND i współaut. 2007, DIERKS i FISHER 2008). Motyle odżywiające się fermentującymi owocami posiadają sensilla styloconica reagujące na obecność etanolu (KRENN 2010). Wiadomym jest, że stężenia etanolu powyżej 5-7% mogą być dla motyli zabójcze. Alkohole, w tym etanol, mogą być także wykorzystywane jako źródło energii u niektórych owadów, jednak nie potwierdzono tego u motyli (BAUERFEIND i współaut. 2007).

Wybór źródła pokarmu wiąże się z historią życiową motyla. Ważne są także jego potrzeby związane ze stężeniami poszczególnych składników, jak i przystosowania morfologiczne służące do wykorzystania konkretnych rodzajów pokarmu. Węglowodany, aminokwasy i białka są w większości zawarte w tych samych zasobach, a więc: nektarze kwiatowym i owocach, a także: pyłku, spadzi, sokach roślinnych, miodzie, krwi, łzach (KRENN 2010, POMETTO 2014).

Nektary kwiatowe są najczęściej prostą kompozycją kilku cukrów i niekiedy wolnych aminokwasów z wodą (MURPHY i współaut. 1983). Są one najczęstszym źródłem pokarmu motyli i ciem, które w większości nie są przywiązane do jednego gatunku rośliny nektarodajnej (POMETTO 2014). Nektar pozyskiwany jest z nektarników, które są umieszczone najczęściej wewnątrz kwiatów, rzadziej bezpośrednio w innym, niezwiązanym z zapylaniem miejscu na pędzie (PACINI i współaut. 2003, VILA i EASTWOOD 2006). Odżywianie nektarem jest istotnym elementem związku pomiędzy roślinami okrytonasiennymi a motylami. Oddziaływania międzygatunkowe na linii owad-roślina mogą być klasyfikowane jako symbioza lub pasożytnictwo nektarowe, zależnie od tego, czy korzystający z nektaru owad jest zaangażowany w zapylanie rośliny czy też nie (PACINI i współaut. 2003). *Eurybia lycisca*, wspomniany wcześniej jako motyl dzienny o najdłuższej ssawce, jest uważany za „złodzieja” nektaru, korzystającego z kwiatów *Calathea crotalifera*, gdyż nic nie wskazuje na to, aby gatunek ten potrafił uruchomić specyficzny dla kwiatów tej rośliny mechanizm umożliwiający uczestniczenie w przenoszeniu pyłku (BAUDER i współaut. 2011). Odżywianie się nektarem pochodzącym z nektarników pozakwiatowych zostało stwierdzone przez VILA i EASTWOOD (2006) u modraszka *Strymon jacqueline*, związanego z gatunkiem kaktusa *Neoraimondia arequipensis*. Ścisła zależność pokarmowa tych dwóch organizmów może być kluczowa w trudnych, silnie kserotermicznych warunkach, dla których została opisana.

Pyłek kwiatowy jest wykorzystywany nie tylko przez najbardziej pierwotne motyle z rodzin Micropterigidae czy Heterobathmiidae, mające gryzące aparaty gębowe, ale także jako dodatek do diety nektarozernih rusałek z rodzajów *Heliconius* i *Laparus* (KRENN 2010). Pyłek jest obfitym źródłem związków azotowych, jednak dla motyli wyposażonych w ssawkę umożliwiającą pobieranie płynnego pokarmu, niezbędna jest jego odpowiednia obróbka, aby mógł zostać wykorzystany. Przedstawiciele wspomnianych powyżej rodzajów gromadzą pyłek na ssawce i przez nawilżenie śliną i szybkie ruchy ssawki powodują miażdżenie ziaren i uwolnienie płynu bogatego w aminokwasy (EBERHARD i współaut. 2007).

Owoce są pod względem popularności kolejnymi, po nektarach kwiatowych, źródłami składników odżywczych. Gatunki odżywające się owocami najczęściej nie zjadają nektaru i odwrotnie (MOLLEMAN i współaut. 2005b, KRENN 2010). Sok z owoców charakteryzuje się złożoną kompozycją substancji

odżywczych, ze szczególnym wskazaniem na węglowodany, związki azotowe i witaminy (DIERKS i FISHER 2008). Pokarm składający się głównie z rozkładających się i/lub przezrzedanych owoców preferują niektóre gatunki z rodzin Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae i Noctuidae (KRENN 2010). Odżywianie się sokami roślinnymi często towarzyszy diecie owocowej, ale może też występować samodzielnie, jak u imago *Tuta absoluta*, należącego do Gelechiidae, odżywającego się sokami z liści pomidorów, które jest zdolny samodzielnie uszkadzać (BAETAN i współaut. 2015).

Spadź to bardzo bogata w cukry lepka wydalina mszyc i czerwców. Korzystają z niej ćmy z rodzin Noctuidae i Erebidae oraz motyle dzienne z rodziny Lycaenidae (SANSUM 2013, POMETTO 2014). Istnieją doniesienia o modraszka, które celowo głąskały mszyce przy pomocy ssawki, aby sprowokować je do wydzielenia kropli spadzi (KRENN 2010, POMETTO 2014).

Bardzo kalorycznym pokarmem jest miód, którego bezpośrednim konsumentem wśród Lepidoptera są przedstawiciele okazałych zawisaków z rodzaju *Acherontia*, posiadający szereg przystosowań (np. twarda i krótka ssawka, imitowanie pszczelich feromonów) umożliwiających zakradanie się do pszczelich uli i wykradanie tego cennego surowca (KITCHING 2003, POMETTO 2014).

Krew, łzy i płyny odzwierzęce są wartościowym pokarmem bogatym w białka, węglowodany i tłuszcze. Mogą być one wykorzystywane przez wyspecjalizowane gatunki z rodzin: Noctuidae, Erebidae, Pyralidae, Thyatiridae, Notodontidae, Sphingidae, które cechują się wspomnianymi wcześniej przekształceniami ssawek, umożliwiającymi przebicie skóry lub dostanie się pod powiekę (ZASPEL i współaut. 2011, HILGARTNER i współaut. 2007). Znane są gatunki odżywające się wyłącznie łzami. Hematofagia u motyli została do tej pory stwierdzona tylko jako dodatkowe źródło pokarmu, uzupełniające dietę owocową (BANZIGER 2007, KRENN 2010).

Role diety w cyklu życiowym motyli można podzielić na dwie kategorie: efekty związane bezpośrednio z osobnikami i te, które wpływają na ich sukces rozrodczy. Parametrem związanym bezpośrednio z osobnikiem jest długość życia, natomiast o sukcesie rozrodczym można wnioskować na podstawie liczby i jakości składanych jaj (masa, liczba wyklutych gąsienic) oraz przeżywalności potomstwa. Zarówno odpowiednie odżywienie węglowodanami, jak i związkami azotowymi, ma wpływ na płodność i długość życia motyli (MURPHY i współaut. 1983, STEVENS i współaut. 2002, BAUERFEIND i współaut.

2007, GEISTER i współaut. 2008, MOLLEMAN i współaut. 2009, JORDÃO i współaut. 2010). U niektórych luskoskrzydłych, jak np. *Bicyclus anynana* czy pewnych gatunków sówek, rozpoczęcie rozmnażania jest uzależnione od nutrientów pozyskanych przez dorosłego motyla, dzięki którym możliwy jest kompletny rozwój układu rozrodczego (DIERKS i FISHER 2008, BUSZKO 2012). STEVENS i współaut. (2002), na podstawie porównania grup osobników *Ctenopseustis obliquana* karmionych roztworem miodu i osobników głodzonych, wykazali nawet pięciokrotnie wydłużony czas życia tych pierwszych. JORDÃO i współaut. (2010) badali wpływ pobierania węglowodanów na rozrodczość *Phthorimaea operculella*, karmiąc grupę badanych samic roztworem miodu, a grupę kontrolną czystą wodą. Samice otrzymujące wodę okazały się gorzej przystosowane od swoich odżywianych miodem odpowiedniczek, składały mniej jaj i szybciej redukowały ich liczbę wraz z upływem kolejnych dni, podczas gdy u grupy karmionej miodem spadek liczby składanych jaj postępował znacznie wolniej (JORDÃO i współaut. 2010). Badania prowadzone na *Euphydryas editha* brały pod uwagę wpływ na rozrodczość i długość życia zarówno spożywania węglowodanów, jak i aminokwasów (MURPHY i współaut. 1983). W eksperymencie użyto sześciu różnych wariantów diet dla poszczególnych grup badanego motyla: grupa nie karmiona, dostająca wodę, karmiona 20% roztworem mieszanki cukrów, karmiona wodą z mieszanką aminokwasów, karmiona 20% roztworem mieszanki cukrów z dodatkiem mieszanki aminokwasów, nazwanym sztucznym nektarem, oraz grupa karmiona sztucznym nektarem o pięciokrotnie wyższym stężeniu aminokwasów. Wydłużenie życia obserwowano u wszystkich osobników badanego gatunku odżywianych roztworem cukrowym, przy czym nie wykazano znaczącego wpływu aminokwasów na ten parametr. Podobnie jak u *Phthorimaea operculella*, motyle hodowane na diecie bogatej w cukry składały więcej jaj. Rola aminokwasów uwidoczniła się dopiero przy składaniu czwartego złoża jaj, które u grup korzystających z diety bogatej w aminokwasy cechowało się wyższą masą niż u grup pozbawionych aminokwasów w diecie. Na podstawie wyników tych eksperymentów można wnioskować o zasadniczym wpływie przyjmowania cukrów na rozrodczość i długość życia motyli. Dieta bogata w cukier okazała się nie tylko wydłużać życie osobników, ale także pomagała utrzymać wysokie tempo składania jaj, skutkujące ostatecznie ich większą liczbą niż w przypadku osobników nieodżywianych cukrem (MURPHY i współaut. 1983, JORDÃO i współaut. 2010).

Wpływ związków azotowych na rozrodczość i długość życia nie jest tak oczywisty, jak w przypadku węglowodanów, jednak wśród wielu motyli widoczne jest zainteresowanie tymi składnikami, a zatem mają one swój wkład w podniesienie dostosowania. Jednoznaczne wyniki dotyczące dodatniego wpływu aminokwasów na jakość i ilość produkowanego potomstwa uzyskano dla *Araschnia levana* i *Bicyclus anynana* (CAHENZLI i ERHARDT 2012). Ciekawych wniosków dostarczyły wykonane przez tych badaczy testy uwzględniające dietę larw *Coenonympha pamphilus*, których imago badano pod kątem wpływu aminokwasów na rozrodczość. Wykazano zależność wykorzystania pozyskanych przez dorosłego osobnika aminokwasów od ich obfitości w diecie larwalnej. Samice, które jako gąsienice miały do dyspozycji pokarm bogaty w aminokwasy, inwestowały w jakość potomstwa. Osiągało ono większe rozmiary. Natomiast samice, które jako gąsienice nie przyjmowały aminokwasów, pozyskane zasoby przekładały na podniesienie liczby składanych jaj (CAHENZLI i ERHARDT 2012).

Wprowadzenie tłuszczów lub/i wielonienasyconych kwasów tłuszczowych do diety dorosłych przedstawicieli *Bicyclus anynana*, wg badań BAUERFEIND i współaut. (2007), nie wpłynęło na jakość składanych jaj ani długość życia badanych owadów. Brak widocznego wpływu niektórych składników na badane parametry nie oznacza jednak, że ich obecność jest bez znaczenia. Badacze podkreślają, że najlepszymi wynikami charakteryzowały się samice karmione zgniecionymi bananami, mającymi unikalną kompozycję składników, nie tylko tych wybranych do oceny (BAUERFEIND i współaut. 2007, MOLLEMAN i współaut. 2009). Pokazuje to konieczność dalszych, znacznie dokładniejszych badań, uwzględniających szersze spektrum analizowanych parametrów.

Omówione powyżej składniki odżywcze są u większości motyli w równym stopniu obiektem zainteresowania osobników obu płci. Jeśli jednak chodzi o suplementację sodem i wtórnymi metabolitami roślinnymi, widoczna jest rozbieżność zachowań u samców i samic. Morfologiczny i behawioralny dymorfizm płciowy jest, zaraz za nierównym wysiłkiem rozrodczym, intuicyjnym wyjaśnieniem różnicowania diety dorosłych motyli w zależności od płci. Motyle bardzo często wykazują dymorfizm płciowy, który nie ogranicza się wyłącznie do najbardziej oczywistych różnic kolorystycznych czy wielkościowych pomiędzy osobnikami przeciwnych płci (HALL i WILLMOTT 2000, MOLLEMAN i współaut. 2005a). Międzypłciowe różnice behawioralne mogą być wynikiem alokacji zasobów, wobec której najlepszą strategią jest rozdzielenie

funkcji, dzięki czemu samiec i samica zajmują się szukaniem innych elementów niezbędnych do przeżycia i wydania potomstwa. Jest to szczególnie istotne jeśli istnieje możliwość przekazania zebranych dóbr w trakcie kopulacji (TIGREROS i współaut. 2013).

Angielskie określenie „puddling”, któremu brak polskiego odpowiednika, odnosi się do powszechnego wśród motyli zachowania polegającego na spijaniu płynów z kałuż, wilgotnej ziemi, plam moczu, morskiej wody oraz żerowaniu na padlinie i odchodach (ADLER 1982, MOLLEMAN i współaut. 2005a, POLA i GARCÍA-PARÍS 2005). Niewykluczone jest także powiązanie ewolucyjne tego typu zachowań ze spijaniem łez kręgowców, takich jak żółwie, krokodyle, a nawet ptaki (HILGARTNER i współaut. 2007, DE LA ROSA 2014). Wśród wielu gatunków motyli, korzystanie ze wspomnianych zasobów jest zdecydowanie bardziej powszechne u samców, a u samic zdarza się pod koniec życia (gdy kończą się pozyskane zapasy, zwłaszcza u samic kopulujących raz w życiu), lub u gatunków niedokonujących wymiany składników odżywczych przy kopulacji (ADLER 1982, SMEDLEY i EISNER 1996, HALL i WILLMOTT 2000, MOLLEMAN i współaut. 2005a). Pierwszą z prawdopodobnych przyczyn jest możliwość transferu substancji odżywczych pomiędzy płciami przez deponowanie ich w spermatoforze. Oznacza to, że w trakcie kopulacji samce mogą obdarzyć samice tzw. podarunkiem godowym. Samice, używające sodu otrzymanego od samców, wzbogacają nim składane jaja i zaspokajają własne potrzeby. Dzięki temu, nie muszą poświęcać czasu na samodzielne poszukiwania jego źródeł (SMEDLEY i EISNER 1996). Zależnie od zwyczajów godowych charakterystycznych dla konkretnych gatunków, samice mogą kopulować raz lub kilka razy w życiu. Druga grupa samic zdecydowanie rzadziej podejmuje się szukania mokrej gleby czy podobnych zasobów, co sugeruje, że zaspakaja swoje potrzeby dzięki samcom. Może to w konsekwencji powodować bardziej zaciętą konkurencję nasienia i różnice w obfitości składanego przez samce podarunku godowego (BOGGS i DAU 2004, MOLLEMAN i współaut. 2005a). W konkurencji o partnerkę samce umieszczają w spermatoforze optymalne ilości sodu, aby zapas ten powstrzymał dostatecznie długo samice przed kolejną kopulacją, tym samym zapewniając im większy sukces rozrodczy (MOLLEMAN i współaut. 2005a). Sód jest istotnym makroelementem, biorącym udział w generowaniu skurczu mięśni i przewodnictwie impulsów nerwowych. U innych zwierząt jest także ważnym jonem w procesie wydalania, jednak motyle, których dieta w niego nie obfituje, zastąpiły go jonem potasu

(INOUE i współaut. 2015). Zapotrzebowanie na sód może być u dorosłych motyli większe, gdyż, jak pokazuje przykład *Gluphisia septentrionis* czy badania nad wydalaniem u japońskich paziowatych, dieta gasienic jest w niego uboga (SMEDLEY i EISNER 1996, INOUE i współaut. 2015). U kilku gatunków korzystających z wilgotnej gleby, kałuż czy odchodów wykazano, że w skład podarunku wchodzi znaczące ilości sodu, który stanowi główny czynnik skłaniający motyle do podjęcia takich zachowań (MOLLEMAN i współaut. 2005a). SMEDLEY i EISNER (1996) zbadali transfer sodu u ćmy *Gluphisia septentrionis*, śledząc jego drogę poprzez badanie jego zawartości u różnych osobników, na różnych etapach życia. Po pobraniu ze środowiska, sód podlegał akumulacji w układzie rozrodczym samców, następnie po kopulacji następował wyraźny spadek jego koncentracji. U dziewiczych samic zawartość sodu w układzie rozrodczym była wyraźnie niższa niż po kopulacji, a końcowym efektem takiej były jaja wzbogacone o ten pierwiastek.

Źródła sodu, z których korzystają motyle, są bardzo zróżnicowane pod względem stężenia jonów, lokalizacji i dostępności w środowisku. W oparciu o badania BOGGS i DAU (2004) można wyróżnić następującą hierarchię stężenia jonów sodu w użytych przynętach. Najbardziej zasobnym źródłem sodu były odchody drapieżnika (wilk), następnie odchody roślinożercy (świstak), a najmniej zasobnym błoto. Poza naturalnymi źródłami sodu wykorzystano także próby z pojemnikami wypełnionymi piaskiem nasączonym wodą ze znanym stężeniem sodu. Obserwacje wskazały, że istnieją gatunkowe preferencje konkretne źródła pozyskiwania sodu, np. u *Pieris napi* (Ryc. 2) preferowane jest błoto, w którym stężenie jonów sodowych jest niższe niż w przypadku pozostałych przynęt. Gatunek ten częściej był



Ryc. 2. Bielinki bytomkowce (*Pieris napi*) pozyskujące sole mineralne z wilgotnej gleby (fot. Sylwia Pietrzak).

notowany także na pojemnikach o stężeniu sodu zbliżonym do stężenia obecnego w błocie (ok. 55 $\mu\text{g Na/g}$ suchej masy pisaku). INOUE (2015), na podstawie badań nad wydalaniem u paziowatych sugeruje, że przewód pokarmowy motyli może być wrażliwy już na niewielkie ilości jonów sodowych i możliwe, że ich zbyt wysokie stężenie może być dla pewnych gatunków szkodliwe. Korzystanie z zasobu o mniejszym stężeniu pożądanego składnika wiąże się z wydłużeniem żerowania, oraz między innymi ze zwiększonym ryzykiem ataku drapieżnika (MOLLEMAN i współaut. 2005a).

Charakterystyczne dla zachowań związanych z pozyskiwaniem sodu są zmiany w intensywności przejawiania tych zachowań nie tylko w zależności od płci, ale także od wieku osobnika. Według SCULLEY i BOGGS (1996) najbardziej aktywną grupą pod tym względem są młode samce. Wśród starszych samców istnieje niezbyt wyraźny trend wskazujący, że są bardziej zaangażowane w ten typ zachowań, jeśli ich behavior rozrodzcy przewiduje poliandrię. Jest to spodziewana zależność, jeśli weźmiemy pod uwagę potrzebę uzupełnienia zapasów po każdej kopulacji, która w warunkach konkurencji wymaga większych nakładów energii dla zebrania odpowiednio zasobnego podarunku dla samicy. ADLER (1982) w swoich wynikach z obserwacji ciem wskazuje, że, poza jednym gatunkiem *Zale undularis*, wszystkie obserwowane na źródłach sodu samice były stare, co wnioskował na podstawie zużycia skrzydeł. SCULLEY i BOGGS (1996) wysunęli hipotezę, mówiącą o odwrotnej zależności pomiędzy możliwą liczbą kopulacji w życiu samicy, a jej potrzebą eksploatowania zasobów bogatych w sód. Większa liczba kopulacji dostarcza większej liczby podarków godowych, co oznacza mniejszą potrzebę żerowania skierowanego na sód, podczas gdy zapasy dostarczane przez samce są wystarczające (SCULLEY i BOGGS 1996). Wyjątkiem od przedstawionych tu najbardziej prawdopodobnych schematów okazuje się być gatunek rusałki z podrodziny oczennicowatych *Coenonympha tullia ochracea*, którego samice wykazują intensywniejszy od samców behavior poszukiwania źródeł sodu. SCULLEY i BOGGS (1996) tłumaczą to inną rolą spermatoforu u tego gatunku. Blokują one kolejną kopulację i nie pełni odżywczej.

W kontekście pozyskiwania substancji mineralnych i pokarmowego dymorfizmu płciowego warto wspomnieć o krwi, która została już przedstawiona jako dodatkowe źródło pokarmu dla niektórych owocożernych przedstawicieli rodzaju *Calyptra* (BANZIGER 1980, 2007). Krew jest płynem ustrojowym bogatym w sód, a obserwacje związane

z piciem krwi kręgowców dotyczą wyłącznie samców tych luskoskrzydłych. W świecie owadów picie krwi jest przeważnie domeną samic lub/i larw, jak ma to miejsce chociażby u wielu muchówek. Motyle stanowią więc wyjątek. Celem pobierania krwi przez samce *Calyptra* nie są więc typowe substancje dostarczające energii, ale właśnie sód (BANZIGER 2007).

Pierwiastek ten jest najpopularniejszym celem siadania na wilgotnych powierzchniach, odchodach czy padlinie, choć w podobny sposób może być także pobierany azot, obecny w formie aminokwasów, kwasu moczowego lub jonów amonowych (ADLER 1982, BOGGS i DAU 2004). Stwierdzono, że związki azotowe zostają wbudowane w tkanki, jednak w większości poddanych badaniom gatunków, same związki azotowe nie są wystarczającym bodźcem, aby wywołać zachowanie polegające na siadaniu na wilgotnych powierzchniach (ADLER 1982).

Ostatnim rodzajem związków chemicznych pobieranych przez dorosłe motyle są różnego rodzaju wtórne metabolity roślinne. Aktywne poszukiwanie i pozyskiwanie takich substancji określane jest jako farmakofagia. Przedstawiciele motyli farmakofagicznych akumulują wtórne metabolity roślin żywicielskich na różnych etapach życia. Najczęściej dzieje się to już w stadium larwalnym, ale istnieją także gatunki przejawiające takie zachowania jako owady dorosłe. W farmakofagii dorosłych motyli, podobnie jak w zachowaniach związanych z sodem, częściej specjalizują się samce (BOPPRÉ 1983, ZASPEL i współaut. 2014). Obiektem zainteresowania motyli z podrodziny Danainae i Arctiinae są wtórne metabolity roślin, takie jak: alkaloidy pirolizydynowe i glikozydy kardenolidowe (BOPPRÉ 1983). Są one wykorzystywane do zachowaniach godowych, jako prekursorzy do zachtezy feromonów oraz w celach obronnych, poprzez uczynienie owada niesmacznym dla drapieżnika (NISHIDA 2002). Przykładem gatunku, u którego występuje pozyskiwanie alkaloidów pirolizydynowych w stadium imago jest *Cosmosoma myrodora*. Samce tego gatunku w trakcie kopulacji przekazują samicom tzw. „ślubny welon” składający się z alkaloidów pirolizydynowych, którymi impregnowane są wyrostki na brzusznej stronie odwłoka samca. Substancje te zapewniają samicę i jajom ochronę przed drapieżnikami (ZASPEL i współaut. 2014). HRISTOV i CONNER (2005), badając wpływ spożywania alkaloidów pirolizydynowych i glikozydów kardenolidowych na atrakcyjność pokarmową *Cosmosoma myrodora* i *Utetheisa ornatrix* dla owadożernych nietoperzy zauważyli, że motyle, których gąsienice były hodowane na diecie pozbawionej tych składników, nie były

odrzucające przez drapieżniki, a sytuacja ta zmieniła się diametralnie po udostępnieniu dorosłym osobnikom źródła alkaloidów.

Pozyskiwanie wtórnych metabolitów z roślin przez dorosłe motyle jest utrudnione ze względu na ssący aparat gębowy, który w swojej podstawowej formie nie pozwala na bezpośrednie wyssanie interesujących zwierzę substancji w płynnej postaci. Niezbędnym okazało się być odnalezienie odpowiednich źródeł i technik pobierania tego typu związków. Motyle z podrodziny Danainae odżywiają się wyszukując sok wyciekający ze zranionych tkanek lub rozpuszczając kryształki alkaloidów z powierzchni uschniętych roślin. Wykazano ponadto, że monarcha (*Danaus plexippus*) potrafi także samodzielnie uszkodzić liść, aby spowodować wyciek soków (BOPPRÉ 1983). Motyle korzystające z wtórnych metabolitów, ale niemające zdolności aktywnego uszkadzania roślin chętnie korzystają z tych zranionych przez monarchy liści. Przykładem są niedźwiedziówki z rodzaju *Rhodogastris* (BOPPRÉ 1983).

Różnicowanie strategii pokarmowych luskoskrzydłych jest stosunkowo duże, pomimo faktu, że znaczna grupa gatunków odżywia się głównie nektarem kwiatowym. Nasza wiedza o ewolucji upodobań pokarmowych motyli jest jednak nadal w dużym stopniu niepełna. Szczegóły biologii poznano dla stosunkowo niedużej grupy gatunków. Niewiele jest opracowań dotyczących diety Microlepidoptera. Ograniczona jest także wiedza o fizjologicznych mechanizmach stojących za pozyskiwaniem, przyswajaniem i wykorzystywaniem poszczególnych substancji pobieranych przez motyle w czasie żerowania. Pierwsze generalizacje i wskazanie ogólnych prawidłowości jest oczywiście możliwe, jednak z pewnością na odkrycie czeka jeszcze wiele różnych przykładów wykorzystywania różnorodnych zasobów przez motyle. Nawet wśród pospolitych motyli dziennych lub w obrębie wąskich grup troficznych, takich jak krwiopijne ćmy, pomimo intensywnych badań istnieje nadal wiele niewiadomych wymagających kolejnych analiz. Dlatego zaprezentowany powyżej przegląd informacji stanowi przede wszystkim próbę podsumowania dotychczasowych postępów badawczych oraz wskazania obszarów wymagających dalszych szczegółowych opracowań.

Streszczenie

Praca omawia ewolucję i różnorodność preferencji pokarmowych dorosłych motyli. Omówiono adaptacje wpływające na odżywianie się dorosłych osobników, w tym przede wszystkim przekształcenia aparatu gębowego oraz jego budowę i funkcję u różnych grup motyli. Przedyskutowano także problematykę związaną ze różnicowaniem, funkcją i przyswajaniem składników odżywczych. Szczegółowo omówiono pozyskiwane z nektaru

kwiatowego oraz owoców najważniejsze składniki pokarmowe, takie jak cukry i związki azotowe. Zwrócono także uwagę na wyspecjalizowane grupy motyli takie jak hematofagi i lakrymofagi. Przeanalizowano wykorzystanie przez motyle soli mineralnych, które pozyskiwane są z wilgotnej gleby, odchodów, padliny czy morskiej wody.

LITERATURA

- ADLER P. H., 1982. *Soil- and puddle-visiting habits of moths*. J. Lepidopterists' Soc. 36, 161-173.
- ALTERMATT F., PEARSE I., 2011. *Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths*. Am. Natural. 178, 372-382.
- BAETAN R., OLTEAN I., ADDANTE R., PORCELLI F., 2015. *Tuta absoluta (Meyrick, 1917), (Lepidoptera: Gelechiidae) adult feeding on tomato leaves. Notes on the behaviour and the morphology of the parts related*. Bull. USAMV ser. Agricult. 72, 6-8.
- BANZIGER H., 1980. *Skin-piercing blood-sucking moths III: Feeding act and piercing mechanism of Calyptra eustrigata (Hmps.) (Lep., Noctuidae)*. Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 53, 127-142.
- BANZIGER H., 1982. *Fruit-piercing moths (Lep., Noctuidae) in Thailand: a general survey and some new perspectives*. Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 55, 213-240.
- BANZIGER H., 2007. *Skin-piercing blood-sucking moths VI: Fruit-piercing habits in Calyptra (Noctuidae) and notes on the feeding strategies of zoophilous and frugivorous adult Lepidoptera*. Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 80, 271-288.
- BAUDER J. A. S., LIESKONIG N. R., KRENN H. W., 2011. *The extremely long-tongued Neotropical butterfly Eurybia lycisca (Riodinidae): Proboscis morphology and flower handling*. Arthropod Struct. Develop. 40, 122-127.
- BAUERFEIND S. S., FISCHER K., HARTSTEIN S., JANOWITZ S., MARTIN-CREUZBURG D., 2007. *Effects of adult nutrition on female reproduction in a fruit-feeding butterfly: The role of fruit decay and dietary lipids*. J. Insect Physiol. 53, 964-973.
- BOGGS C.L., DAU B. 2004. *Resource specialization in puddling Lepidoptera*. Environ. Entomol. 33, 1020-1024.
- BOPPRÉ M., 1983. *Leaf-scratching – a specialized behaviour of danaine butterflies (Lepidoptera) for gathering secondary plant substances*. Oecologia 59, 414-416.
- BROWER L. P., FINK L. S., WALFORD P., 2006. *Fueling the fall migration of the monarch butterfly*. Integr. Comp. Biol. 46, 1123-1142.
- BUSZKO J., 2012. *Motyle nocne Polski. Macrolepidoptera. Część I. Koliber Nowy Sącz*.
- BÜTTIKER W., KRENN H. W., PUTTERILL J. F., 1996. *The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta)*. Zoomorphology 116, 77-83.
- Cahenzli F., ERHARDT A., 2012. *Enhancing offspring quality or quantity? Different ways for using nectar amino acids in female butterflies*. Oecologia 169, 1005-1014.
- COX P. D., PINNIGER D. B., 2007. *Biology, behaviour and environmentally sustainable control of Tineola bisselliella (Hummel) (Lepidoptera: Tineidae)*. J. Stored Prod. Res. 43, 2-32.

- DE LA ROSA C. L., 2014. Additional observation of *lachryphagus* butterflies and bees. *Ecol. Soc. Am.* 12, 210-210.
- DIERKS A., FISHER K., 2008. Feeding responses and food preferences in the tropical, fruit-feeding butterfly, *Bicyclus anynana*. *J. Insect Physiol.* 54, 1363-1370.
- EBERHARD S. H., HRASSNIGG N., CRAILSHEIM K., KRENN H. W., 2007. Evidence of protease in the saliva of the butterfly *Heliconius melpomene* (L.) (Nymphalidae, Lepidoptera). *J. Insect Physiol.* 53, 126-131.
- ERHARDT A., 1991. Nectar sugar and amino acid preferences of *Battus philenor* (Lepidoptera, Papilionidae). *Ecol. Entomol.* 16, 425-434.
- ERHARDT A., RUSTERHOLZ H., 1998. Do Peacock butterflies (*Inachis io* L.) detect and prefer nectar amino acids and other nitrogenous compounds? *Oecologia* 117, 536-542.
- GEISTER T. L., LORENZ M. W., HOFFMANN K. H., FISCHER K., 2008. Adult nutrition and butterfly fitness: effects of diet quality on reproductive output, egg composition, and egg hatching success. *Front. Zool.* 5, 10.
- GRIMALDI D., ENGEL M., 2005. *Lepidoptera: The moths and butterflies* [W:] *Evolution of insects*. GRIMALDI D., ENGEL M. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 555-602.
- HALL J., WILLMOTT K., 2000. Patterns of feeding behaviour in adult male riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biol. J. Linnean Soc.* 69, 1-23.
- HILGARTNER R., RAOLISON M., BÜTTIKER W., LEES D. C., KRENN H. W., 2007. Malagasy birds as hosts for eye-frequenting moths. *Biol. Lett.* 3, 117-120.
- HRISTOV N., CONNER W. E., 2005. Effectiveness of tiger moth (Lepidoptera, Arctiidae) chemical defenses against an insectivorous bat (*Eptesicus fuscus*). *Chemoecology* 15, 105-113.
- INOUE T. A., ASAOKA K., SETA Z., IMAEDA D., OZAKI M., 2009. Sugar receptor response of the food canal taste sensilla in a nectar-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *Naturwissenschaften* 96, 355-363.
- INOUE T. A., ITO T., HAGIYA H., HATA T., ASAOKA K., YOKOHARI F., NIHARA K., 2015. K^+ excretion: The other purpose for puddling behavior in Japanese *Papilio* butterflies. *PLoS One* 10, e0126632.
- JORDÃO A. L., NAKANO O., JANEIRO V., 2010. Adult carbohydrate feeding affects reproduction of *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropic. Entomol.* 39, 315-318.
- KITCHING I. J., 2003. Phylogeny of death's head hawkmoths, *Acherontia* [Laspeyres], and related genera (Lepidoptera: Sphingidae: Acherontiini). *Syst. Entomol.* 28, 71-88.
- KRENN H. W., 1998. Proboscis sensilla in *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): functional morphology and significance in flower-probing. *Zoomorphology* 118, 23-30.
- KRENN H. W., 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function and evolution of the mouthparts. *Ann. Rev. Entomol.* 55, 307-327.
- KRENN H. W., MÜHLBERGER N., 2002. Groundplan anatomy of the proboscis of butterflies (Papilionoidea, Lepidoptera). *Zoologischer Anzeiger* 241, 369-380.
- KRENN H. W., PLANT D. J., SZUCSICH U. N., 2005. Mouthparts of flower-visiting insects. *Arthropod Struct. Develop.* 34, 1-40.
- KRISTENSEN N. P., SCOBLE M. J., KARSHOLT O., 2007. *Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity*. *Zootaxa* 1668, 699-747.
- KUNTE K., 2007. Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies. *Funct. Ecol.* 21, 982-987.
- MISOF B., LIU S., MEUSEMANN K., PETERS R. S., DONATH A., MAYER C., FRANDSEN P. B., WARE J., FLOURI T., BEUTE R. G., NIEHUIS O., PETERSEN M., IZQUIERDO-CARRASCO F., WAPPLER T., RUST J., ABERER A.J., ASPÖCK U., ASPÖCK H., BARTEL D., BLANKE A. i współaut., 2014. Phylogenomics resolves the timing and patterns of insect evolution. *Science* 346, 763-767.
- MOLLEMAN F., GRUNSVEN R. H. A., LIEFTING M., ZWAAN B. J., BRAKEFIELD P. M., 2005a. Is male puddling behaviour of tropical butterflies targeted at sodium for nuptial gifts or activity? *Biol. J. Linnean Soc.* 86, 345-361.
- MOLLEMAN F., KRENN H. W., VAN ALPHEN M. E., BRAKEFIELD P. M., DEVRIES P. J., ZWAAN B. J., 2005b. Food intake of fruit-feeding butterflies: evidence for adaptive variation in proboscis morphology. *Biol. J. Linnean Soc.* 86, 333-343.
- MOLLEMAN F., ZWAAN B. J., BRAKEFIELD P. M., CAREY J. R., 2007. Extraordinary long life spans in fruit-feeding butterflies can provide window on evolution of life span and aging. *Exp. Gerontol.* 42, 472-482.
- MOLLEMAN F., DING J., CAREY J. R., WANG J., 2009. Nutrients in fruit increase fertility in wild-caught females of large and long-lived *Euphaedra* species (Lepidoptera, Nymphalidae). *J. Insect Physiol.* 55, 375-383.
- MONAENKOVA D., LEHNERT M. S., ANDRUKH T., BEARD C. E., RUBIN B., TOKAREV A., LEE W. K., ADLER P. H., KORNEV K. G., 2012. Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits. *J. Royal Soc. Interface* 9, 720-726.
- MURPHY D. D., LAUNER A. E., EHRlich P. R., 1983. The role of adult feeding in egg production and population dynamics of the checkerspot butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia* 56, 257-263.
- NICOLSON S. W., 2007. *Nectar consumers* [W:] *Nectaries and nectar*. NICOLSON S. W., NEPI M., PACINI E. (red.). Springer, Dordrecht, 289-342.
- NISHIDA R., 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 57-92.
- PABIS K., 2008. Trophic groups of Lepidoptera caterpillars – an evolutionary perspective. *Kosmos* 57, 143-156.
- PACINI E., NEPI M., VESPRINI J. L., 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant System. Evol.* 238, 7-21.
- POLA M., GARCÍA-PARÍS M., 2005. Marine puddling in *Papilio polytes* (Lepidoptera: Papilionidae). *Florida Entomol.* 88, 211-213.
- POMETTO S., 2014. Repair of the proboscis of brushfooted butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). All Theses, Clemson University.
- SANSUM P., 2013. Honeydew feeding in adult *Nocutidae* and *Erebidae* – some observations and a note on differing modes of access. *J. Res. Lepidoptera* 46, 75-80.
- SCOBLE M. J., 1995. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Natural History Museum.
- SCULLEY C. E., BOGGS C. L., 1996. Mating systems and sexual division of foraging effort affect puddling behaviour by butterflies. *Ecol. Entomol.* 21, 193-197.

- SMEDLEY S. R., EISNER T., 1996. *Sodium: A male moth's gift to its offspring*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93, 809-813.
- STEKOLNIKOV A. A., KORZEEV A. I., 2007. *The ecological scenario of Lepidopteran evolution*. Entomol. Rev. 87, 830-839.
- STEVENS P., FROUD K., JAMIESON L., 2002. *Effects of adult feeding on longevity and fecundity of Ctenopseustis obliquana (Lepidoptera: Tortricidae)*. New Zeland Crop Horticult. Sci. 30, 229-234.
- TIGREROS N., SASS E. M., LEWIS S. M., 2013. *Sex-specific response to nutrient limitation and its effects on female mating success in a gift-giving butterfly*. Evol. Ecol. 27, 1145.
- VILA R., EASTWOOD R., 2006. *Extrafloral nectar feeding by Strymon jacqueline Nicolay & Robbins, 2005 (Lepidoptera: Lycaenidae: Eumaeini)*. Revista Peruana de Biología. 13, 125-128.
- WAHLBERG N., WHEAT C. W., PENA C., 2013. *Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths)*. PLoS One 8, e80875.
- YURTSEVER S., OKYAR Z., GULER N., 2010. *What colour of flowers do Lepidoptera prefer for foraging?* Biologia 65, 1049-1056.
- ZASPEL J. M., WELLER S. J., BRANHAM M. A., 2011. *A comparative survey of proboscis morphology and associated structures in fruit-piercing, tear-feeding, and blood-feeding moths in Calpinae (Lepidoptera: Erebidae)*. Zoomorphology 130, 203-225.
- ZASPEL J. M., WELLER S. J., WARDWELL C. T., ZAHIRI R., WAHLBERG N., 2014. *Phylogeny and evolution of pharmacophagy in tiger moths (Lepidoptera: Erebidae: Arctiinae)*. PLoS One 9, e101975.

KOSMOS Vol. 66, 3, 421-433, 2017

SYLWIA PIETRZAK, KRZYSZTOF PABIS

Department of Invertebrate Zoology and Hydrobiology, University of Lodz, Banacha Str. 12/16, 90-237, Łódź
E-mail: sylwiap8719@gmail.com, cataclysta@up.pl

EVOLUTION AND DIVERSITY OF TROPHIC PREFERENCES OF ADULT BUTTERFLIES AND MOTHS

Summary

The review is focused on evolution and diversity of lepidopteran trophic preferences. The evolutionary history of Lepidoptera is presented with emphasis on adaptations associated with foraging behavior of adult butterflies and moths, including the evolutionary modifications of the proboscis. Problems of nutrient supply in lepidopteran diet are also analysed. The most important components of butterflies and moths food are carbohydrates and amino acids obtained mostly from nectar and fruits, but also from pollen, sap, honeydew or honey. There are also specialized groups of hematophagous or lacrymophagous Lepidoptera. Water and minerals supply from feeding on puddles, moist soil, marine water, urine, dung or carrion, is also analyzed as an element of diet.

Key words: diet, evolution of feeding strategies, pharmacophagy, hematophagy, Lepidoptera