TERYTORIALIZM A AGRESJA U MOTYLI

Tomasz W. Pyrcz (Kraków)

Terytorializm to zachowanie wrodzone polegające na obronie danego obszaru przez osobnika, w celu wyłącznego korzystania ze znajdujących się na nim ograniczonych zasobów. Zasobami takimi mogą być, na przykład, pokarm, miejsce do gniazdowania lub dostęp do osobników płci przeciwnej. W ostatnim z wymienionych przykładów terytorializm związany jest z doborem płciowym i w zdecydowanej większości przypadków jest charakterystyczny dla samców.



Ryc. 1. Samiec z gatunku *Charaxes varanes* o mocno uszkodzonych krawędziach skrzydeł w walkach powietrznych z innymi osobnikami. Fot. T. Pyrcz

Terytorializm występuje w większości grup zwierząt. Jest on częstym zjawiskiem wśród kręgowców. Niektóre przykłady terytorializmu są dobrze znane, wręcz podręcznikowe i udokumentowane w licznych opracowaniach naukowych oraz popularno-naukowych. Dość wspomnieć o zachowaniu terytorialnym u bojowników, ryb z rodziny guramiowatych. Samce wojowników w okresie godowym bronią zaciekle przed innymi samcami należącymi do swojego gatunku obszaru, na którym potencjalnie mogą napotkać samice. Przykłady różnych zachowań terytorialnych można by mnożyć, gdyż tego typu wzorce behawioralne przeważają w niektórych grupach systematycznych, na przykład ssaków drapieżnych z rodzin kotowatych, psowatych lub łasicowatych.

Zachowania terytorialne są także dość powszechne w wielu grupach owadów, w tym u motyli dziennych (łuskoskrzydłych aktywnych w dzień, dawniej podrząd Rhopalocera). Są one związane, u form dorosłych, wyłącznie z doborem płciowym, gdyż nie są znane zachowania w tym rzędzie owadów świadczące o obronie zasobów pokarmowych przed innymi osobnikami. Samce motyli lokalizują samice w większości przypadków wzrokowo, w odróżnieniu od ciem, u których z oczywistych względów (aktywność nocna) główną rolę w lokalizacji partnera pełnią lotne feromony.

U motyli występują dwie podstawowe strategie poszukiwania partnera płciowego: aktywne patrolowanie (*patrolling*) lub wyczekiwanie (*perching*). Występują również strategie pośrednie, to jest naprzemienne patrolowanie i wyczekiwanie. Strategie te powiązane są z zachowaniem samic. U gatunków, których samice są aktywne i przemieszczają się w ciągu dnia na większe odległości w poszukiwaniu występujących w dużym rozproszeniu w środowisku roślin pokarmowych (na przykład roślin zielnych, jednorocznych), u samców dominuje strategia aktywnego patrolowania. U gatunków, których samice są mniej aktywne i prowadzą bardziej osiadły tryb życia, co uzależnione jest także od rodzaju roślin pokarmowych (bylin, drzew i krzewów), u samców przeważa strategia wyczekiwania.

Wybierają one na miejsce wyczekiwania strategiczne stanowiska, to jest takie, które maksymalizują prawdopodobieństwo napotkania receptywnych samic. Mogą to być wyróżniające się punkty terenowe, takie jak szczyty wzniesień,

wierzchołki wyższych lub samotnych drzew (tzw. *hilltopping*). Najczęściej są to jednak gałęzie sterczące ponad leśnymi polanami, nad zwalonymi pniami drzew, wzdłuż strumieni lub ścieżek, czyli w dogodnych punktach obserwacyjnych. Samce, zaraz po wybraniu odpowiedniego stanowiska wykonują zazwyczaj kilka lotów rozpoznawczych. W ten sposób określają granice kontrolowanego przez siebie terytorium. Krótkie loty rozpoznawczo-patrolowe stopniowo ustępują miejsca wyczekiwaniu i obserwacji terytorium z wybranego jednego lub kilku strategicznych punktów.



Ryc. 2. Samiec osadnika egerii (*Pararge aegeria*) z podrodziny oczennicowatych. Fot. W. Kudła

W Polsce gatunki wykazujące zachowania terytorialne należą głównie do rodziny rusałkowatych (Nymphalidae) występujących w środowiskach leśnych. Struktura przestrzenna lasu sprzyja ewolucji strategii wyczekującej i zachowaniom terytorialnym. Wśród najbardziej znanych gatunków terytorialnych można wymienić zaliczające się do największych motyli europejskich mieniaki (*Apatura*) (ryc. 6) i strużniki (*Limenitis*). Terytorializm występuje również u motyli o mniejszych rozmiarach, przedstawicieli podrodziny oczennicowatych (Satyrinae).

Samce poszczególnych gatunków różnią się pod względem wytrwałości i intensywności obrony terytorium. Niektóre ograniczają się do sporadycznych poczynań polegających na zbliżeniu się i identyfikacji intruza. W przypadku rozpoznania osobnika tego samego gatunku dochodzi do krótkich interakcji w powietrzu, w wyniku których jeden z osobników oddala się. Tego typu zachowanie terytorialne wykazuje europejska oczennica, osadnik z gatunku *Pararge aegeria*, niewielki motyl występujący pospolicie na wiosnę w polskich lasach (ryc. 2). Było ono przedmiotem klasycznej pracy z dziedziny ekologii ewolucyjnej, zatytułowanej „Rezydent zawsze wygrywa". Autor tej pracy, opublikowanej w 1978, N. Davies dowodził, na podstawie wielokrotnych obserwacji, że w starciach pomiędzy osadnikami o nasłonecznione miejsca w lesie (*sun spots*), niezmiennie wygrywa osobnik, który wcześniej obsadził terytorium, zaś intruz przegrywa. Zasada rezydenta była wielokrotnie badana i poddawana krytyce. Nie ulega jednak wątpliwości, że rezydent posiada pewną przewagę nad intruzem, gdyż dysponuje większym zapasem energii oraz lepszą znajomością terenu.

Z drugiej strony, istnieją gatunki wykazujące dużo większe przywiązanie do strzeżonego terytorium oraz agresywność. Osobniki nie tylko bronią tego terytorium przed przedstawicielami własnego gatunku, ale także przed osobnikami należącymi do innych gatunków. Mogą to przy tym być gatunki pokrewne, podobne kształtem i rozmiarami ciała lub też zupełnie niespokrewnione i różniące się zdecydowanie tak wyglądem, jak i zachowaniem. Interakcje nie ograniczają się do krótkich lotów rozpoznawczo-identyfikacyjnych, ale przybierają postać prawdziwych walk powietrznych. Gatunki agresywnie terytorialne występują przede wszystkim na obszarach tropikalnych. Ma to bez wątpienia związek z dużo większym zagęszczeniem populacji oraz liczbą gatunków występujących na danym obszarze w lasach równikowych, a co za tym idzie z większą konkurencją o nisze ekologiczne.

Wyjątkowym przykładem z punktu widzenia przystosowań behawioralnych i morfologicznych do zachowań terytorialnych są afrykańskie motyle z rodzaju *Charaxes*. Są to owady średnich i dużych rozmiarów o masywnym tułowiu i skrzydłach o rozpiętości do 14 cm (ryc. 3). Wyraźnie zaznaczony jest dymorfizm płciowy, samice są zwykle nieco większe i mniej jaskrawo ubarwione. Osobniki obu płci są dobrymi lotnikami, ale przede wszystkim samce poruszają się wyjątkowo szybko i sprawnie w powietrzu. Choć nie mierzono dokładnie maksymalnych prędkości osiąganych w locie przez gatunki z rodzaju *Charaxes*, to szacuje się, że zbliżają się one do maksimum osiąganego przez motyle (ćmy z rodziny zawisakowatych latają z szybkością do 40 km/h). Jeszcze bardziej godna podkreślenia jest ich zwrotność, w czym nie mają sobie równych wśród motyli świata. Wszystkie gatunki z rodzaju *Charaxes* wykazują zachowania terytorialne, choć w tym zakresie występują duże różnice. Wybitna terytorialność cechuje gatunki o dużych rozmiarach.

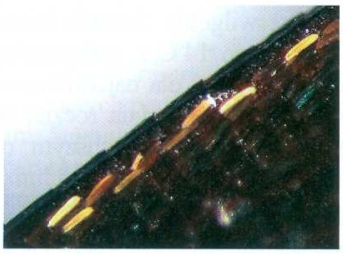
Motyle te charakteryzują się unikalnym w obrębie rzędu przystosowaniem morfologicznym do zachowań agresywnych. Kosta, czyli górna, sztywna krawędź przednich skrzydeł, nie jest

gładka ale, w odróżnieniu od innych motyli dziennych, posiada ostre, równomiernie rozłożone na zewnątrz wyrostki tworzące strukturę przypominającą piłę (ryc. 4). „Piła" ta jest bardzo ostra i potrafi z łatwością przeciąć ludzką skórę, o czym można się przekonać przesuwając palcem wzdłuż kosty od szczytu (*apex*) ku nasadzie skrzydła. Samce toczą między sobą zaciekłe walki powietrzne, w czasie których uderzają się wzajemnie przednimi skrzydłami. Ich piłkowana krawędź umożliwia rozcinanie i uszkadzanie skrzydeł przeciwnika, a tym samym osłabianie go.



Ryc. 3. Samiec *Charaxes barnsi*, gatunku endemicznego na wyspie Książęcej. Fot. T. Pyrcz

W czasie organizowanych przez Muzeum Zoologiczne UJ w latach 90. wypraw naukowych na położone w Zatoce Gwinejskiej wyspy Świętego Tomasza i Książęcą prowadzono badania etologiczne. Przeprowadzono między innymi obserwacje na stanowisku Terreiro Velho na wyspie Książęcej, w czasie których dokumentowano wszystkie przypadki zachowań o charakterze terytorialnym pomiędzy występującymi tam motylami (w sumie 30 gatunków). Między innymi, obserwowano dwa osobniki z gatunku *Charaxes barnsi* (ryc. 3) toczące między sobą walkę o terytorium. Stwierdzono, że ten sam osobnik może bronić określonego terytorium przez kilka dni z rzędu oraz że wbrew badaniom na osadniku egeria, kolejność zajmowania terytorium (w przypadku motyli z rodzaju *Charaxes*) nie ma wpływu na wynik konkurencji śródgatunkowej.



Ryc. 4. Piłkowana krawędź przedniego skrzydła samca motyla *Charaxes barnsi*. Fot. A. Czekaj

Z przeprowadzonych obserwacji wynika, że agresja samców motyli z rodzaju *Charaxes* skierowana jest nie tylko przeciwko osobnikom tego samego gatunku, ale także wszelkim innym motylom pojawiającym się w polu widzenia, to jest przelatującym przez kontrolowane terytorium. Dotyczy to zarówno motyli dużych, o zbliżonych rozmiarach, jak i wielokrotnie mniejszych. Zaobserwowano także interakcje z przedstawicielami innych rzędów owadów, takich jak muchówki, błonkówki oraz ważki.

Największym jednak zaskoczeniem dla badaczy były wielokrotnie zaobserwowane przypadki



Ryc. 5. Samiec *Charaxes barnsi* gotowy do obrony terytorium przed ... ptakami. Fot. J. Wojtusiak

agresywnych interakcji pomiędzy samcami z gatunku *Charaxes barnsi*, a ptakami z gatunku *Dicrurus adsimilis* (dziwogon żałobny, ryc. 6)! Wyczekujące na gałęziach lub liściach samce motyli rzucały się w pogoń za przelatującym, wielokrotnie większym ptakiem. Po doścignięciu go wirowały wokół lecącego ptaka okładając go skrzydłami. *Charaxes barnsi* pod względem szybkości lotu, ale przede wszystkim zwrotności w powietrzu, górował nad ptakiem. Wyraźnie spłoszony ptak starał się uniknąć ciosów napastnika i uciekał z terytorium motyla, nie podejmując przy tym jakichkolwiek „działań odwetowych". Co warte podkreślenia, dziwogony to ptaki owadożerne, a w literaturze naukowej podaje się, że są wyjątkowo agresywne



Ryc. 6. Dziwogon żałobny (*Dicrurus adsimilis*) i dla porównania, w tej samej skali, mieniak strużnik (*Apatura ilia*), jeden z terytorialnych gatunków motyli fauny polskiej. Fot. T. Pyrcz

i częstokroć atakują o wiele większe od siebie ptaki drapieżne! Agresywne zachowanie motyli z rodzaju *Charaxes* w stosunku do ptaków zostało również odnotowane we Wschodniej Afryce. Podstawy ewolucyjne tego typu nietypowych zachowań nie zostały jednak jak dotąd zinterpretowane.

Dr Tomasz W. Pyrcz jest adiunktem w Muzeum Zoologicznym Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie. E-mail: pyrcztomasz@hotmail.com