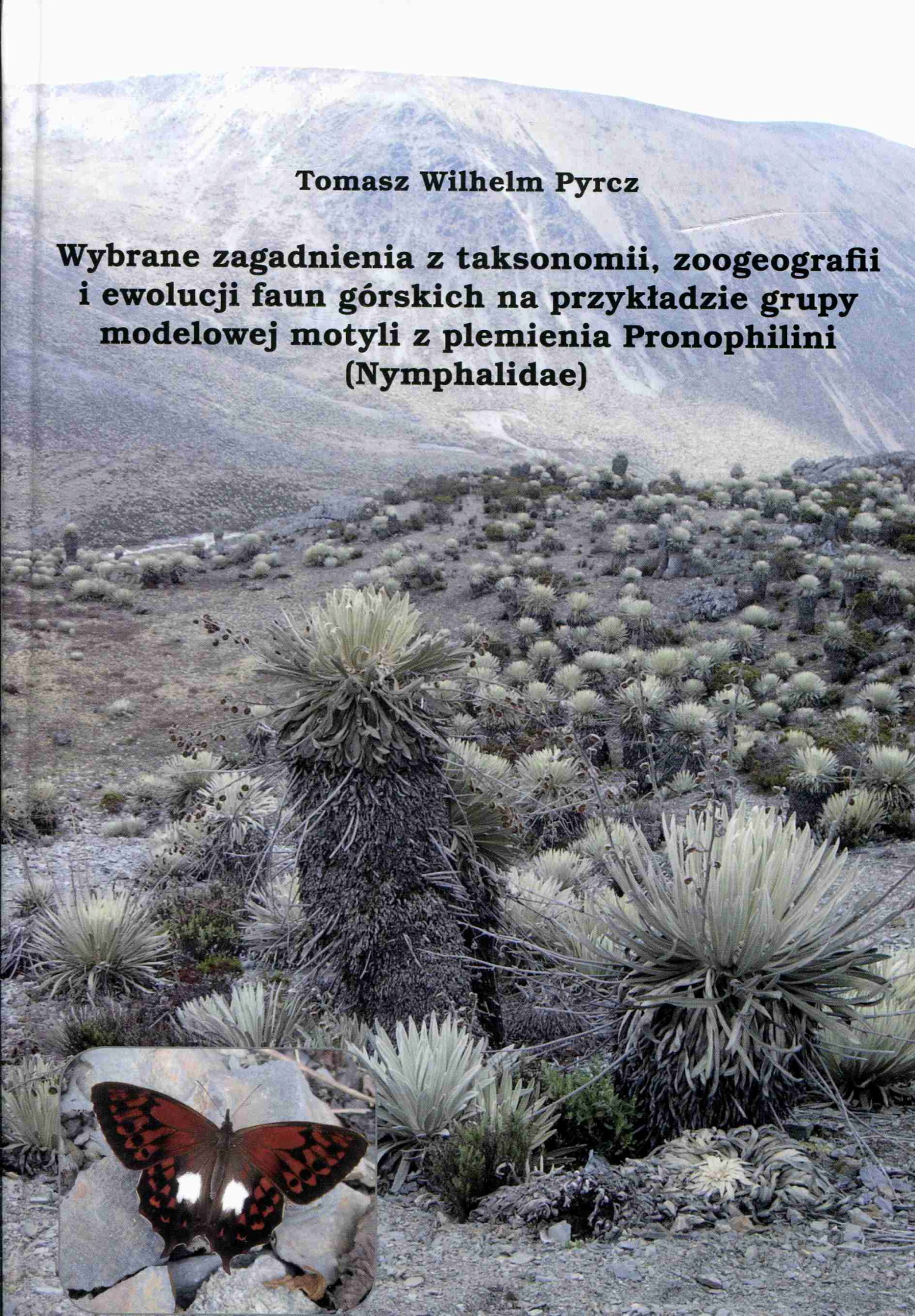
Tomasz Wilhelm Pyrcz

Wybrane zagadnienia z taksonomii, zoogeografii i ewolucji faun górskich na przykładzie grupy modelowej motyli z plemienia Pronophilini (Nymphalidae)



Wybrane zagadnienia z taksonomii, zoogeografii i ewolucji faun górskich na przykładzie grupy modelowej motyli z plemienia Pronophilini (Nymphalidae)

Tomasz Wilhelm Pyrcz

Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii Uniwersytetu Jagiellońskiego

Wydawnictwo Mantis

I strona okładki: Paramo de Piedras Blancas w Kordylierze Meridy w Wenezueli (fot. P. Boyer); *Lasiophila piscina* (fot. T. Pyrcz)

Zdjęcie autora na IV stronie okładki – fot. P. Boyer

Redakcja: Andrzej S. Jadwiszczak

© Tomasz W. Pyrcz, Olsztyn 2010

ISBN 978-83-929997-8-2

Wydawca:
Wydawnictwo Mantis, ul. Słowicza 11, 11-041 Olsztyn
e-mail: andrzej.jadwiszczak@wydawnictwo-mantis.eu
www.wydawnictwo-mantis.eu

Druk i oprawa: Drukarnia Gutgraf, Olsztyn

SPIS TREŚCI

Streszczenie 9
Summary 9
Podziękowania 11
Wstęp 13
1.1. Motyle, jako przedmiot badań biologii ewolucyjnej 13
1.2. Systematyka motyli 14
2. Obszar badań 17
2.1. Charakterystyka fizykogeograficzna 17
2.1.1. Andy 17
2.1.2. Wyżyna Gujańska 19
2.1.3. Góry Atlantyckie 19
2.1.4. Góry Ameryki Środkowej 20
2.2. Środowiska naturalne 21
2.2.1. Górskie lasy tropikalne 22
2.2.2. Paramo 22
2.2.3. Puna 23
2.2.4. Wilgotne lasy patagońskie 24
2.2.5. Stepy i tundra subantarktyczna 24
2.3. Jednostki zoogeograficzne 25
3. Systematyka 27
3.1. Wstęp 27
3.1.1. Taksonomia a filogenetyka 27
3.1.2. Wokół definicji gatunku 27
3.1.3. Alfa-taksonomia plemienia Pronophilini 29
3.2. Przegląd cech 31
3.2.1. Morfologia imago 31
3.2.1.1. Oczy złożone 32
3.2.1.2. Głaszczki 34
3.2.1.3. Czułki 36
3.2.1.4. Odnóża 39
3.2.1.5. Tegule 40
3.2.1.6. Użyłkowanie skrzydeł 41
3.2.1.7. Kształt skrzydeł 46
3.2.1.8. Łuski 48
3.2.1.9. Androkonia 53
3.2.1.10. Deseń skrzydeł 60
3.2.1.11. Narządy kopulacyjne samców 65
3.2.1.12. Narządy genitalne samic 72

3.2.1.13. Pierścienie przedgenitalne 75
3.2.2. Morfologia stadiów larwalnych 76
3.2.2.1. Jaja 77
3.2.2.2. Gąsienice 78
3.2.2.3. Poczwarki 79
3.2.3. Cechy biochemiczne 79
3.2.4. Cechy ekologiczne 80
3.2.5. Cechy behawioralne 83
3.2.5.1. Zachowanie dorosłych 83
3.2.5.2. Zachowanie gąsienic 84
3.2.6. Cechy biogeograficzne 85
3.2.7. Cechy genetyczne 85
3.3. Filogeneza plemienia 88
3.3.1. Przegląd badań 88
3.3.2. Ujęcie syntetyczne 92
3.3.2.1. Klad (Podplemię) Elinina 93
3.3.2.2. Klad (Podplemię) Pronophilina 94
3.3.2.3. Klad (Podplemię) Eretriina 95
3.3.2.4. Klad (Podplemię) Lymanopodina 95
3.3.2.5. Klad (Podplemię) Calistina 96
3.3.2.6. Klad (Podplemię) Diaphanina 97
3.3.2.6. Klad (Podplemię) Manerebina 97
3.4. Katalog gatunków 103
4. Zoogeografia 106
4.1. Terminologia zasięgów 106
4.2. Faunistyka plemienia Pronophilini 106
4.3. Kartowanie zasięgów 107
4.4. Zasięgi endemiczne 110
4.4.1. Endemizm w górach 111
4.4.2. Kategoryzacja historyczna 112
4.4.3. Opisywanie endemizmu 114
4.5. Bariery zoogeograficzne 115
4.5.1. Wskaźniki podobieństwa 116
4.5.2. Metody fenetyczne i analiza wielowymiarowa 116
4.5.3. Metody kladystyczne 120
4.6. Zasięgi dysjunktywne w zoogeografii analitycznej 124
4.6.1. Ścieżka gondwańska 125
4.6.2. Pantepui w polemice wikarystów i dyspersalistów 127
4.6.3. Wielka Wymiana Amerykańska 129
4.6.2. Dyspersje transatlantyckie 133
4.7. Wzorce bioróżnorodności geograficznej 135
4.7.1. Motyle jako grupa modelowa 135
4.7.2. Metody opisywania różnorodności 137
4.7.3. Problem skali 139
4.7.4. Równoleżnikowe wzorce różnorodności 142
4.7.5. Obszary o wyjątkowo wysokiej bioróżnorodności 145

4.7.6. Ostoje plejstoceńskie 146
4.7.7. Centrum różnorodności a obszar pochodzenia 147
4.8. Zasięgi wysokościowe 150
4.8.1. Plemię Pronophilini jako grupa modelowa 150
4.8.2. Zasięgi wysokościowe gatunków 152
4.8.3. Wzorce różnorodności wysokościowej 153
4.8.4. Beta-różnorodność w wymiarze wysokościowym 157
4.9. Ekologia wysokościowych zasięgów parapatrycznych 158
4.9.1. Konkurencyjne wypieranie 158
4.9.2. Interferencja demograficzna 160
5. Specjacja 163
5.1. Wzorce specjacji 163
5.1.1. Specjacja poprzez hybrydyzację a introgresja 163
5.1.2. Specjacja allopatryczna i dryf genetyczny 166
5.1.3. Wątpliwości wokół specjacji sympatrycznej 167
5.1.4. Specjacja parapatryczna i gradientowa 168
5.2. Tempo specjacji 169
5.2.1. Zegary molekularne 170
5.2.2. Dane kopalne 171
5.2.3. Dane geologiczne i paleoekologiczne 172
5.3. Specjacja w plemieniu Pronophilini 173
5.3.1. Testowanie modeli specjacji 173
5.3.2. Rola ekotonu w specjacji 176
5.3.3. Specjalizacja pokarmowa a specjacja sympatryczna 179
5.3.4. Dane paleoekologiczne a tempo specjacji 183
6. Bibliografia 187
Załącznik 1. Rośliny pokarmowe i stadia larwalne gatunków z plemienia Pronophilini 206
Załącznik 2. Rośliny pokarmowe rodzajów z plemienia Pronophilini 207
Załącznik 3. Macierz cech wykorzystanych w filogenezie plemienia Pronophilini 207
Załącznik 4. Cechy wykorzystane w filogenezie plemienia Pronophilini 208
Załącznik 5. Lista stanowisk i obszarów, gdzie autor przeprowadził badania terenowe 208
Załącznik 6. Macierz danych do analizy PAE 209
Załącznik 7. Lista muzeów i zbiorów prywatnych, w których znajduje się materiał wykorzystany w niniejszym opracowaniu 213
Załącznik 8. Lista synonimiczna rodzajów plemienia Pronophilini z podziałem na klady ... 214
Załącznik 9. Aktualna lista rodzajów, gatunków i podgatunków plemienia Pronophilini ... 216

STRESZCZENIE

Niniejsze opracowanie stanowi przegląd wybranych zagadnień z zakresu taksonomii, biogeografii oraz ewolucjonizmu, w których za grupę modelową służy plemię Pronophilini, neotropikalne motyle z podrodziny oczennicowatych (Satyrinae). Opracowanie to powstało na podstawie danych dotąd nie publikowanych oraz w oparciu o ponad 70 oryginalnych prac autorskich. Składa się z czterech rozdziałów. W pierwszym omówiony został obszar badań pod względem fizykogeograficznym, środowiskowym i zoogeograficznym. Drugi poświęcony jest systematyce i taksonomii. Zawiera on przegląd głównych cech morfologicznych oraz innych cech istotnych z punktu widzenia analizy pokrewieństw, streszczenie badań na temat systematyki i filogenezy plemienia Pronophilini, a także propozycję nowego podziału systematycznego badanej grupy. Poruszone w nim zostały ponadto niektóre zagadnienia teoretyczne związane z definicją gatunku. Trzeci rozdział dotyczy zagadnień zoogeografii opisowej i analitycznej w ujęciu historycznym i filogenetycznym. Omówione w nim zostały między innymi główne wzorce rozmieszczenia geograficznego, w tym zasięgi endemiczne i dysjunktywne pod kątem ich znaczenia dla hipotez biogeograficznych, takich jak pokrewieństwa gondwańskie i transatlantyckie, wymiana gatunkowa pomiędzy dwoma Amerykami za pośrednictwem Przesmyku Panamskiego oraz pochodzenie fauny Wyżyny Gujańskiej w polemice dyspersalistów i wikarystów. Opisane zostały ważniejsze metody analityczne mające zastosowanie w biogeografii plemienia Pronophilini. Rozdział ten zawiera również przegląd dotychczasowych badań na temat wzorców różnorodności geograficznej i wysokościowej w Andach oraz hipotezy na temat historii radiacji oraz obszaru pochodzenia plemienia. Poruszone zostało również zagadnienie wysokościowych zasięgów parapatrycznych z perspektywy konkurencyjnego wypierania i interferencji przestrzennej. Czwarty rozdział opracowania zawiera omówienie głównych modeli specjacji na przykładzie badanej grupy z perspektywy genetycznej, geologicznej i paleoekologicznej w powiązaniu z danymi filogenetycznymi i zoogeograficznymi. Dotyczy on także kilku wybranych istotnych zagadnień związanych z doborem naturalnym oraz przystosowaniami behawioralnymi i morfologicznymi do życia w warunkach wysokogórskich. W załącznikach zamieszczony został między innymi aktualny katalog gatunków i podgatunków należących do plemienia Pronophilini na podstawie prac autorskich i danych niepublikowanych, głównie w oparciu o zbiór naukowy znajdujący się w Muzeum Zoologicznym Uniwersytetu Jagiellońskiego.

SUMMARY

This book is an overview of selected aspects of taxonomy, biogeography and evolutionary biology of the Pronophilini, a tribe of neotropical satyrid butterflies (Nymphalidae) used here as the model group. It bases on over 70 original research papers and hitherto unpublished data, and consists of four chapters. The first one describes the research area, including main mountain ranges and biomes of continental South and Central Americas, and its subdivision

into zoogeographical units. The second chapter is concerned with butterfly taxonomy, and is an overview of the taxonomically most informative characters, with a strong emphasis on adult morphology, but it also takes into considerations genetic, ecological and bahavioural traits. It comprises an outline of the research on the systematics and phylogeny of the Pronophilini, as well as a new sub-division of this group based on a preliminary cladistic analysis. It also discusses some theoretical problems related with the definition of species and genus. The third chapter is concerned with some problems of descriptive and analytical zoogeography from a historical and phylogenetic perspective. It is concerned with some of its key issues, such as the types of geographic distributions, with an emphasis on the importance of endemic and disjunctive ranges for biogeography. In particular, some hypothesis are discussed, including on the Gondwanian and trans-Atlantic relationships, Great American Interchange, and the origins of the Guyana Shield fauna in the long lasting dispute between dispersalists and vicarianists. It describes some of the most relevant analytical methods applied in the biogeograhical studies of the tribe Pronophilini. It overviews current research on the patterns of latitudinal and altitudinal diversity in the Andes, and some hypotheses on the patterns of radiations and origins of the tribe. It also approaches the issue of parapatric altitudinal distributions from the evolutionary ecology perspective hypotheses of competitive exclusion and spatial interferences. The fourth chapter consist of an overview of main models of speciation on the example of the tribe Pronophilini from a ecological perspective in connection with phylogenetic and distributional data. It also concerns some important issues related with natural selection, behavioural and morphological adaptations to high elevation habitats, in particular the phenomenon of brachyptery. A current check-list of genera and species of the tribe Pronophilini based on authors' published and un-published sources is included in appendices, as well as the lists of Pronophilini host plants, author's field localities, and consulted, nearly 50 collections, most important of which at the Zoological Museum of the Jagiellonian University holding approximately 50 000 specimens, including 1 000 primary and secondary types, belonging to 95% known taxa of Pronophilini.

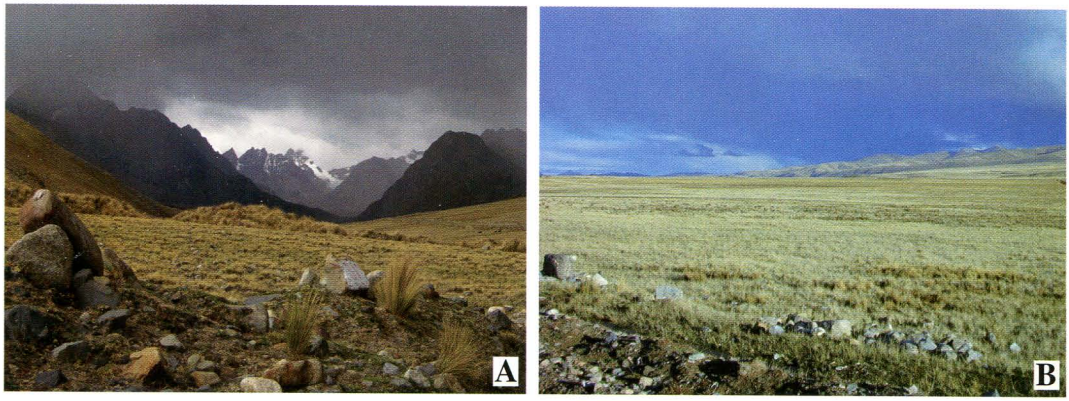
de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo i Parana na długości około 1 500 km. Powstały one w wyniku orogenezy mającej miejsce na granicy kredy i trzeciorzędu. Poszczególne części tych gór noszą nazwę Serra de Bocaina, Serra de Paranapiacaba, Serra Negra, Serra dos Órgãos, oraz liczący około 500 km długości masyw Serra da Mantiqueira, gdzie położony jest najwyższy szczyt Cerro da Mina (2 798 m).

2.1.4. Góry Ameryki Środkowej

Obszary górskie Ameryki Środkowej nie tworzą zwartego systemu. Jest to ciąg stożków wulkanicznych tworzących wysokie gniazda, poprzecinany niżej położonymi obszarami wyżynnymi, ciągnący się od Przesmyku Panamskiego po południowy Meksyk. Najdalej na południe wysuniętym masywem jest Serrania de Darién położony wzdłuż granicy panamsko-kolumbijskiej, o maksymalnej wysokości 1 850 m n.p.m. Na terenie zachodniej Panamy oraz wschodniej Kostaryki rozciąga się Cordillera de Talamanca z najwyższymi szczytami aktywnych wulkanów Barú i Chirripo (3 820 m). Pasmo to przechodzi w tak zwaną Kordylierę Centralną (wulkan Irazú 3 420 m), a następnie w zdecydowanie niższą Kordylierę Guanacaste (wulkan Miravalles 2 020 m). Ku zachodowi, na terytorium Nikaragui dominują obszary wyżynne nie przekraczające 1 500 m n.p.m. Kolejne wysokie pasmo to Sierra Madre ciągnące się od Salwadoru przez południową Gwatemalę po meksykański stan Chiapas. Składa się ono z ciągu wulkanów, z których wiele to wulkany aktywne. Najwyższe z nich to Tacaná



Ryc. 2. Główne kontynentalne obszary górskie Ameryki Południowej: 1. Andy wraz z masywami peryferyjnymi; 2. Wyżyna Gujańska; 3. Góry Atlantyckie

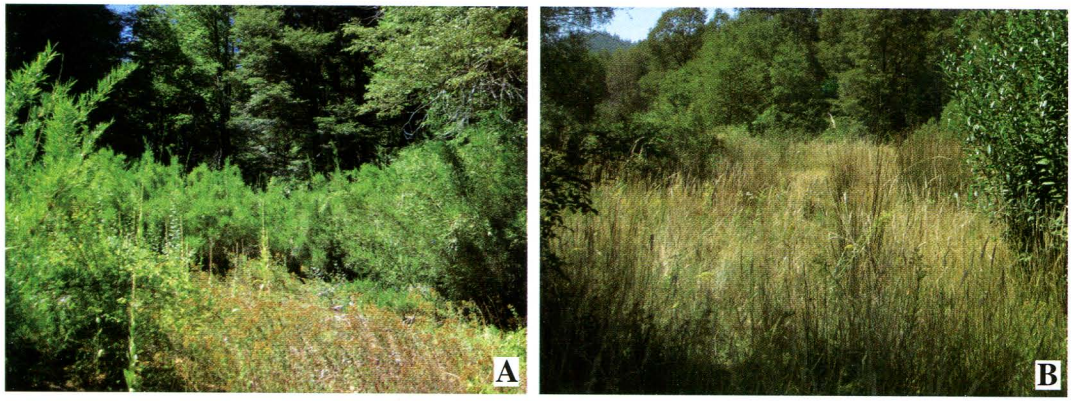


Ryc. 6. Puna. A. Kordyliera Biała w środkowym Peru (4 000 m n.p.m.) (fot. P. Boyer). B. *Puna de tola* na Altiplano w południowym Peru (4 200 m n.p.m.) (fot. B. Boyer)

(Bromeliaceae). Na niemal pustynnych terenach, w miejscach występowania gleb słonych rozwija się uboższa odmiana tej formacji, tak zwana *puna de tola*. (NT1001, 1002, 1003)

2.2.4. Wilgotne lasy patagońskie

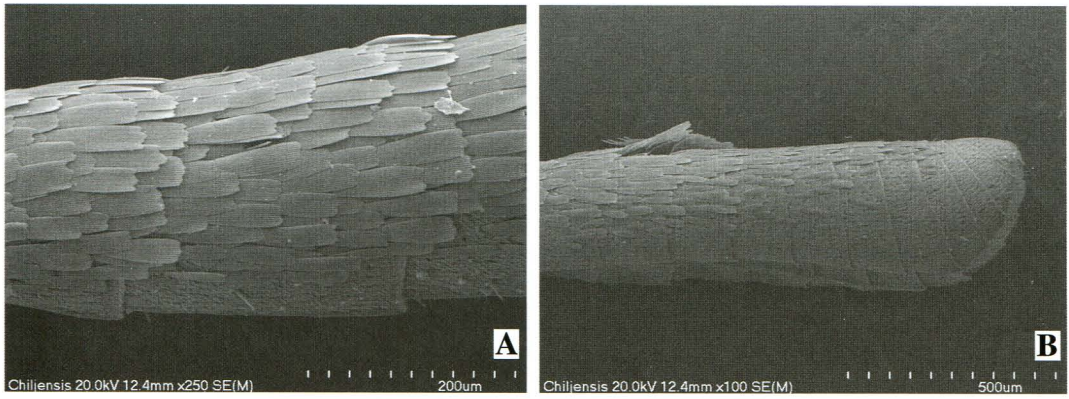
Na zachodnich stokach Andów, w przybliżeniu na południe od 40°S występuje bardzo specyficzna formacja roślinna. Są to wilgotne lasy patagońskie, zwane również lasami andyjsko-patagońskimi lub waldiwijskimi. Porastają one region charakteryzujący się jednymi z najwyższych na świecie opadami oraz stosunkowo niewielkimi, biorąc pod uwagę szerokość geograficzną, różnicami temperatur pomiędzy latem a zimą. Głównymi elementami florystycznymi są lasy bukanowe *Nothofagus* (Fagaceae), z udziałem drzew iglastych z rodzaju *Podocarpus* (Podocarpaceae) i araukarii (Araucariaceae) oraz bambusów z rodzaju *Chusquea*. (NT0402, 0404)



Ryc. 7. Wilgotne lasy patagońskie: A. Las waldiwijski z kępami bambusa *Chusquea* w środkowym Chile (700 m n.p.m.) (fot. T. Pyrcz); B. Las waldiwijski i środowiska łąkowe w środkowym Chile (400 m n.p.m.) (fot. T. Pyrcz)

2.2.5. Stepy i tundra subantarktyczna

Wschodnie stoki Andów patagońskich w Argentynie i przygraniczne obszary Chile, na południe od około 42°S czyli od półwyspu Valdés, pokrywają trawiaste formacje roślinne, będące odpowiednikami arktycznej tundry. W miarę posuwania się ku północy są to stepy (*shrub*



Ryc. 21. Pokryty gęstymi łuskami czułek *Argyrophorus chilensis*: A. środkowa część czułka; B. buławka z widocznymi łuskami i sensillami



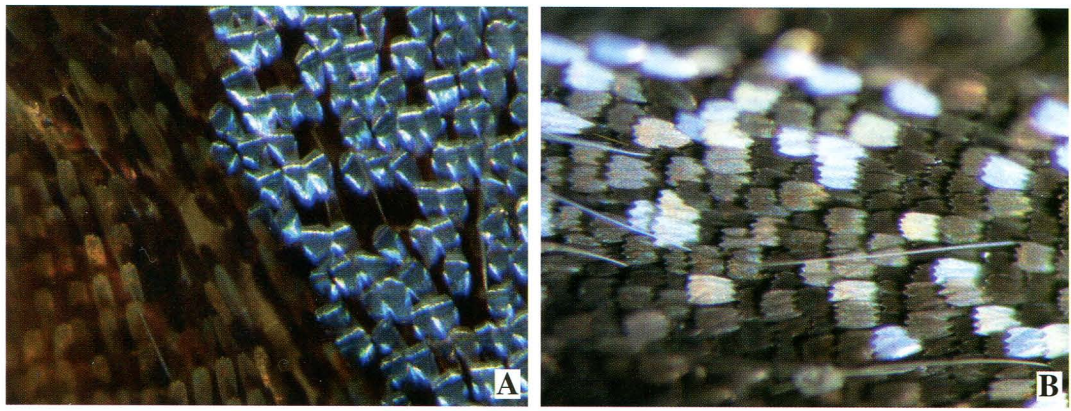
Ryc. 22. Stosunek długości czułka skrzydła do długości przedniego skrzydła wzdłuż kosty w plemieniu Pronophilini *sensu* Miller: A. *Pseudomaniola asuba* (0,53); B. *Cheimas opalinus* (0,37); C. *Eretris subpunctata* (0,35); D. *Redonda camachoi* (0,43). Rodzaj *Pseudomaniola* posiada względnie najdłuższe czułki w obrębie plemienia, zaś rodzaj *Eretris* najkrótsze

taksonomicznych, takich jak plemię lub rodzaj, przydatność cech morfologii czułków z punktu widzenia filogenetycznego jest mniejsza. Wynika to z dużej wartości funkcjonalnej tego narządu, a przez to podatności na szybką ewolucję jego cech morfologicznych pod wpływem warunków środowiskowych. Na czułkach znajdują się sensille zaopatrzone w chemoreceptory i termoreceptory odpowiedzialne za odbiór lotnych feromonów oraz ocenę wartości temperatury. Dla przykładu, w obrębie rodzaju *Lymanopoda* należącego do plemienia Pronophilini *sensu* Miller, spokrewnione gatunki zamieszkujące lasy chmurne mają wydłużone, nitkowate buławki (Ryc. 18A), podczas gdy gatunki występujące na łąkach typu paramo mają je mocno rozszerzone i łyżeczkowate (Ryc. 18B) (Pyrcz i in., 1999; Casner i Pyrcz, 2010). Podobne różnice można zaobserwować u blisko spokrewnionych gatunków z rodzaju *Redonda* (Ryc. 17). Budowa buławek nie stanowi zatem w większości przypadków dowodu na bliższe pokrewieństwo, lecz raczej przejaw konwergencji środowiskowej. Morfologicznie podobne, mocno zgrubiałe, łyżeczkowane buławki występują u luźno spokrewnionych gatunków *Lymanopoda*, *Redonda* i *Diaphanos* zasiedlających łąki wysokogórskie. Pomimo występujących niekiedy w obrębie rodzajów istotnych różnic w budowie, czułki mogą dostarczać także istotnych cech o charakterze synapomorfii. W obrębie plemienia Pronophilini istotną z punktu taksonomicznego i filogenetycznego cechę

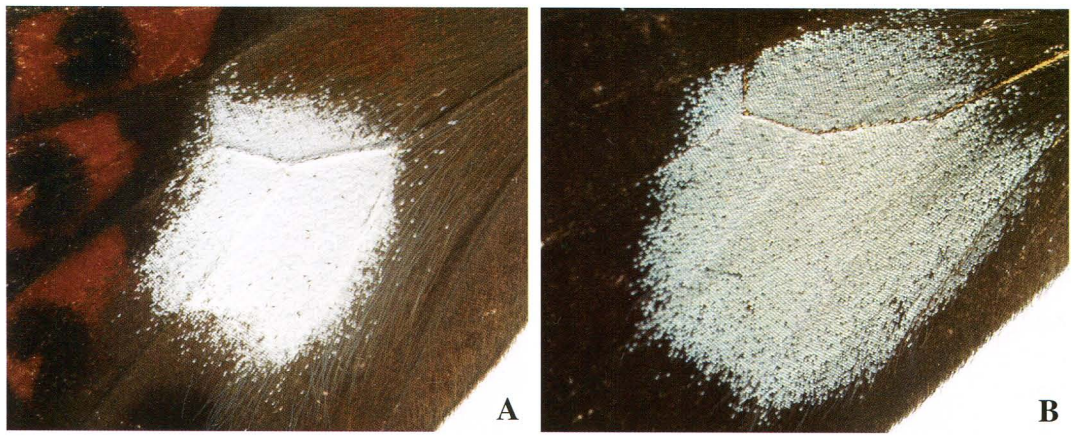
niebieskiej części widma światła słonecznego i zmniejszenie przenikania światła do wnętrza łuski.

Specyficzną mikrostrukturę łusek będących źródłem barw strukturalnych posiada gatunek *Argyrophorus argenteus*. Powierzchnia pomiędzy żeberkami łusek pokryta jest u niego całkowicie lub niemal całkowicie nieporowatą błoną (Ryc. 41). Zmniejsza to do minimum przenikanie światła do wnętrza łuski i zmienia właściwości odbijania światła (Vukusic i in., 2009). U gatunków pokrewnych, na przykład *A. chiliensis* lub *A. monticolens*, tego typu ultrastruktura łusek nie występuje. Wskazuje to, że jest to cecha specyficzna, autapomorfia *A. argyrophorus* i nie ma większego znaczenia dla badań filogenetycznych w obrębie rodzaju.

Inny rodzaj przekształcenia łusek odgrywający rolę w powstawaniu barw strukturalnych dotyczy nie samej architektury powierzchni łusek ale ich kształtu. W rodzaju *Cheimas* łuski będące źródłem zielonkawo-niebieskiej połyskliwej barwy typu „Tyndall" tworzące plamy na grzbietowej stronie tylnych skrzydeł odbijają światło od małych lejkowatych rowków na powierzchni, a ponadto mają wygięte ku dołowi krawędzie zewnętrzne. Zwiększa to powierzch-



Ryc. 45. Łuski będące źródłem barw strukturalnych: A. *Cheimas opalinus*: po lewej, płaskie łuski pokrywowe zawierające melaninę, po prawej, wygięte ku dołowi na krawędzi zewnętrznej łuski będące źródłem połyskliwej barwy niebieskozielonej w części środkowej tylnego skrzydła; B. *Lymanopoda dietzi oliva*: łuski będące źródłem fioletowosrebrnej barwy strukturalnej, wzdłuż krawędzi kostalnej tylnego skrzydła, z krawędziami zewnętrznymi lekko wygiętymi ku dołowi



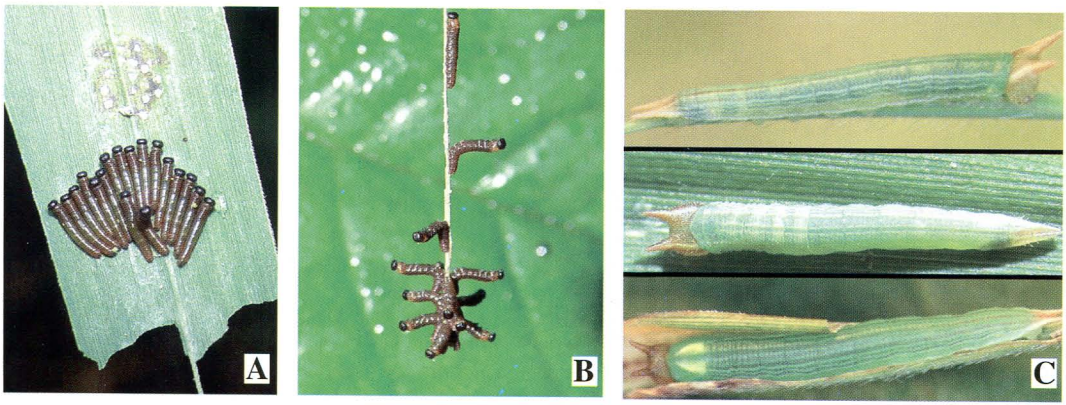
Ryc. 46. Plamy dyskalne na stronie grzbietowej tylnych skrzydeł: A. *Lasiophila piscina*: biała plama z łusek pigmentowych; B. *Cheimas opalinus*: zielononiebieska plama z łusek strukturalnych

Samce motyli z podrodziny Satyrinae wykazują zachowania terytorialne, to jest aktywną obronę obszaru, na którym istnieje większe prawdopodobieństwo napotkania partnera. Znacznie częściej przybierają one postać „zrytualizowanych" interakcji aniżeli agresywnych powietrznych starć, które są raczej charakterystyczne dla innych grup rodziny Nymphalidae (Pyrcz, 2009). Tym niemniej, przynajmniej dwa rodzaje z plemienia Pronophilini: (*Junea* i *Arhuaco*) cechują się zdecydowanie terytorialnym, agresywnym zachowaniem (DeVries, 1987). Nie wykluczone, że podobieństwo behawioralne odzwierciedla w tym przypadku również pokrewieństwo filetyczne, gdyż rodzaje te charakteryzują się również zbliżoną morfologią.

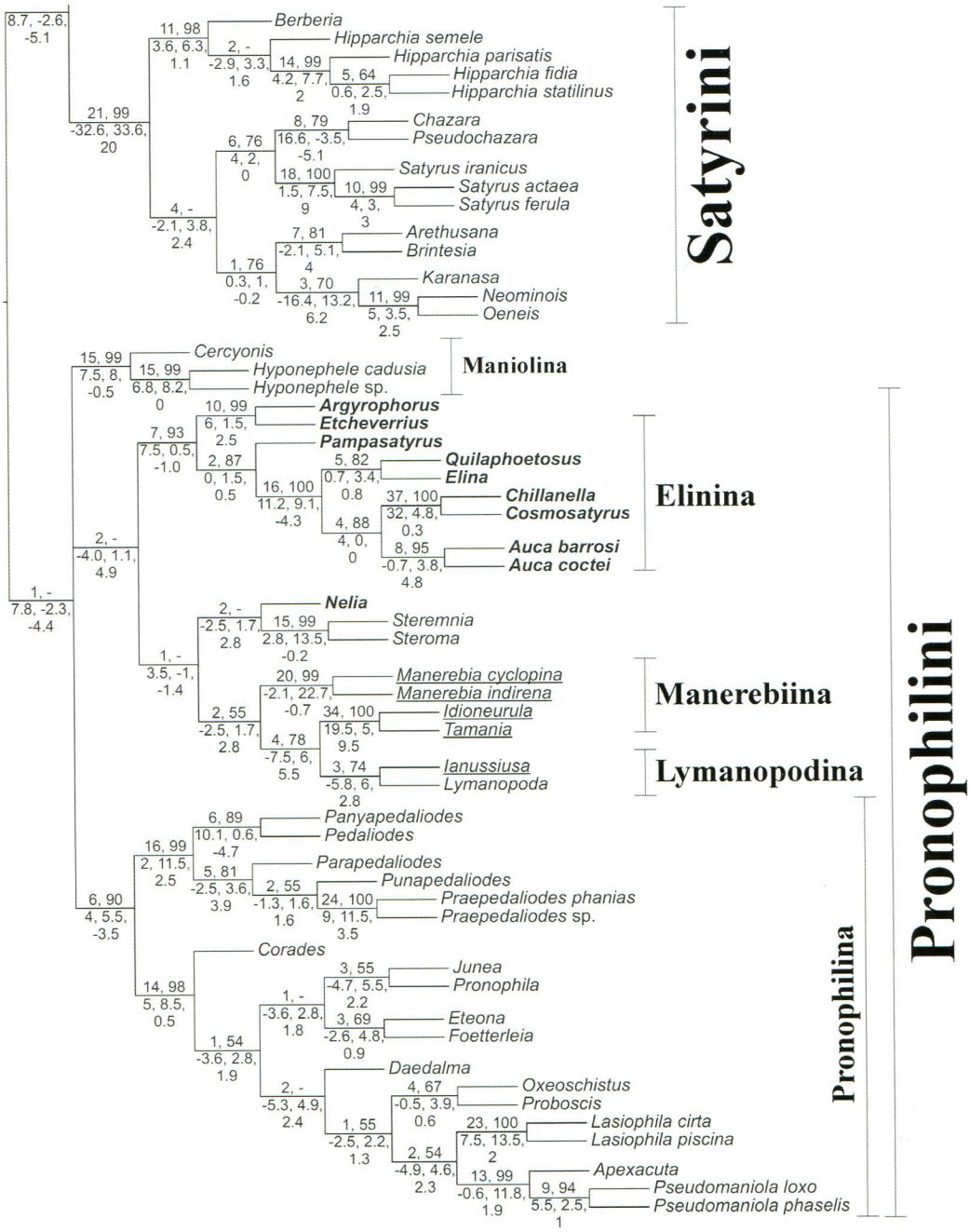
Zachowanie pokarmowe może również być uznane za istotną cechę filogenetyczną. Rodzina Nymphalidae dzieli się na dwa główne klady, z których jeden tworzą gatunki z podrodziny Heliconiinae i Nymphalinae odżywiające się głównie nektarem i pyłkiem kwiatowym, a drugi podrodziny Limenitidinae, Bibilidinae oraz siedem podrodzin tworzących monofiletyczną grupę tak zwanych „Satyroidów", z podrodziną Satyrinae, które odżywiają się głównie gnijącymi owocami (Freitas i Brown, 2004). W obrębie plemienia Pronophilini można zaobserwować różnorodne przystosowania pokarmowe (Ryc. 79). Można powiedzieć, że większość gatunków to oportuniści pokarmowi. Niektóre gatunki z rodzaju *Pedaliodes* odżywiają się zarówno nektarem, jak gnijącymi owocami, odchodami i padliną. Brak więc tutaj wyraźnej specjalizacji pokarmowej.

3.2.5.2. Zachowanie gąsienic

Zachowanie gąsienic w różnych stadiach może również stanowić źródło informacji interesujących z punktu widzenia analizy pokrewieństw danych, co potwierdzają wspólne wzorce zachowań obserwowane w poszczególnych grupach taksonomicznych. U form larwalnych wzorce zachowania można podzielić na pokarmowe i ochronne. Oczywistym jest, że roślina żywicielska poprzez swój pokrój lub inne cechy fizyczne wymusza określone zachowania mające charakter konwergencji behawioralnej. Podobnie, toksyczność larw może prowadzić do kształtowania się podobnych wzorców zachowania obronnego niekoniecznie u spokrewnionych gatunków. Danych behawioralnych dotyczących gatunków z plemienia Pronophilini jest jednak bardzo niewiele. Tym niemniej, zaobserwowano, że gąsienice rodzaj *Daedalma*



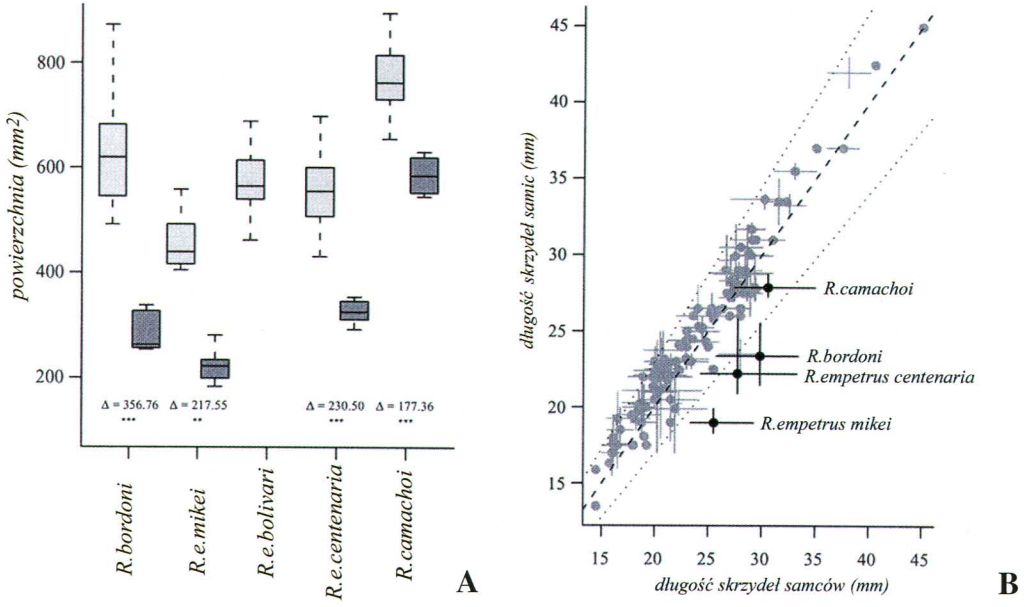
Ryc. 80. Zachowanie gąsienic gatunków z plemienia Pronophilini: A i B. Zachowanie gromadne u pierwszego stadium larwalnego u *Daedalma fraudata* (Pyrcz i in., w druku); C. Gąsienica w drugim stadium larwalnym *C. medeba* układa się wzdłuż osi liścia wykorzystując kamuflujące ubarwienie i kształt, w nocy ukrywa się w zrolowanych liściach bambusa (Greeney i in., 2010)



Ryc. 83. Fragment filogenezy podrodziny Satyrinae. Kladogram z zaznaczoną pozycją plemienia Pronophilini (neotropikalnego) i plemienia Satyrini (holarktycznego) podrodziny Satyrinae oraz kladami plemienia Pronophilini, drzewo ścisłego konsensusu (Peña i in., 2006, zmodyfikowane)

Ewolucja krótkoskrzydłości i niezdolności do lotu u motyli dziennych jest wynikiem złożonego procesu przystosowania do panujących w strefie wysokogórskich łąk Kordyliery Meridy specyficznych warunków środowiskowych. U gatunków w obrębie rodzaju *Redonda* istnieje duże zróżnicowanie pod względem stopnia brachypteryczności, poczynając od taksonów, u których dymorfizm płciowy jest niewielki, po takie, u których samice są silnie brachypteryczne i niezdolne do aktywnego lotu (Ryc. 132). Podczas gdy u *R. camachoi* i *R. veilloni* dymorfizm płciowy jest niewielki i ogranicza się do minimalnie mniejszej rozpiętości skrzydeł u samicy, samice *R. bordoni* oraz dwóch podgatunków *R. empetrus* są wyraźnie mniejsze od samców zarówno pod względem rozpiętości jak i powierzchni skrzydeł. To zróżnicowanie w budowie skrzydeł wynika z przystosowań do różnych warunków środowiskowych (wysokość n.p.m., temperatura roczna, amplitud dobowych, wilgotność względna powietrza, skład szaty roślinnej), jakie panują w różnych miejscach łańcucha górskiego Kordyliery Meridy. Krótkoskrzydłe samice nie są zdolne do aktywnego lotu, lecz mogą wyłącznie szybować w powietrzu na odległość zaledwie kilku metrów, gdy są niesione podmuchami wiatru (Pyrcz, w druku).

Zjawisko brachypteryczności u gatunków z rodzaju *Redonda* związane jest głównie z ich specjalizacją pokarmową, a w szczególności ze strategią składania jaj przez samice. Jak wiadomo, składanie jaj jest procesem wpływającym w zasadniczym stopniu na dostosowanie osobników u fitofagów (Rabasa i in., 2005; Schowalter, 2006). Rośliny pokarmowe larw rodzaju Redonda w środowisku łąk wysokogórskich należą do rodziny traw (Poaceae). Mogą to być bambusy *Chusquea* i *Aulonemia* o pokroju krzewiastym o wysokości 1–2 m lub trawy z rodzaju *Stipa* lub *Calamagrostis* wyrastające na wysokość kilkudziesięciu centymetrów. Trawy stanowią dominującą roślinność w środowisku paramo. Dzięki temu samice mogą składać jaja poprzez przypadkowe rozrzucanie bezpośrednio na ziemi, co nie wymaga zdolności do aktywnego



Ryc. 131. A. Porównanie powierzchni skrzydeł samców i samic pięciu taksonów z rodzaju *Redonda*. B. Porównanie stosunku długości przedniego skrzydła u samców i samic czterech taksonów z rodzaju *Redonda* oraz 131 innych gatunków z podrodziny Satyrinae, wykres rozrzutu (Viloria i in., 2003, zmodyfikowane)

RMM: Roger Manrique, Merida, Wenezuela
SAP: Stephane Attal, Paryż, Francja
SPC: Sebastián Padrón, Cuenca, Ekwador
YGS: Yuvinka Gareca, Santa Cruz, Boliwia

Załącznik 8

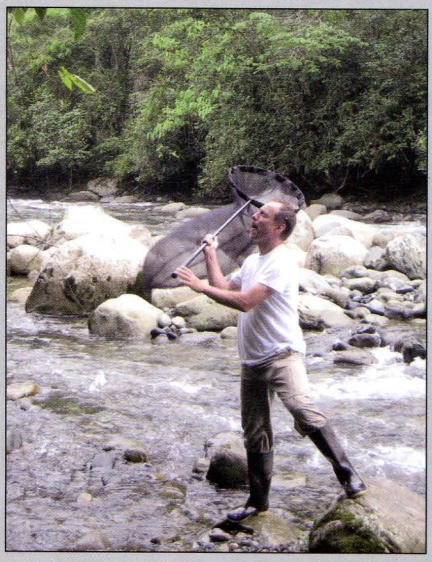
Lista synonimiczna rodzajów plemienia Pronophilini z podziałem na klady.

Klad Elinina

- *Argyrophorus* Blanchard, 1852
  - syn. *Pamperis* Heimlich, 1959
  - syn. *Punargenteus* Heimlich, 1963
  - syn. *Etcheverrius* Herrera, 1965
  - syn. *Palmaris* Herrera, 1965
  - syn. *Stuardosatyrus* Herrera i Etcheverry, 1965
  - syn. *Neomaniola* Hayward, 1949
  - syn. *Pampasatyrus* Hayward, 1953
  - syn. *Pseudocercyonis* Miller i Emmel, 1971
- *Faunula* C. i R. Felder, 1867
  - syn. *Tetraphelbia* C. i R. Felder, 1867
  - syn. *Chilanella* Herrera, 1966
- *Cosmosatyrus* C. i R. Felder, 1867
- *Spinantenna* Hayward, 1953
- *Elina* Blanchard, 1852
- *Nelia* Hayward, 1953
- *Neomaenas* Wallengren, 1858
  - syn. *Auca* Hayward, 1953
  - syn. *Neosatyrus* Wallengren, 1858
  - syn. *Quilaphoteosus* Herrera, 1966
  - syn. *Haywardella* Herrera, 1966
  - syn. *Homeonympha* C. i R. Felder, 1867
  - syn. *Nelia* Hayward, 1953

Klad Pronophilina

- *Apexacuta* Pyrcz, 2004
- *Arhuaco* Adams i Bernard, 1977
- *Cheimas* Thieme, 1907
- *Corades* Hewitson, 1849
- *Daedalma* Hewitson, 1858
- *Dangond* Adams i Bernard, 1979
- *Redonda* Adams i Bernard, 1981
- *Drucina* Butler, 1872
- *Druphila* Pyrcz, 2004
- *Eteona* Doubleday, 1848
- *Foetterleia* Viloria, 2004
- *Junea* Hemming, 1964
- *Lasiophila* C. i R. Felder, 1859
- *Mygona* Thieme, 1907



Autor niniejszego opracowania jest adiunktem w Muzeum Zoologicznym Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie. Jego zainteresowania naukowe są bardzo szerokie i obejmują takie dziedziny jak taksonomia owadów, biogeografia i ewolucjonizm. Swoją uwagę skupia na zagadnieniach bioróżnorodności faun owadów górskich. Dużo miejsca w jego badaniach zajmuje analiza wzorców rozmieszczenia geograficznego oraz zasięgów wysokościowych motyli. W ostatnich latach podjął temat szacowania tempa ewolucji z zastosowaniem metod molekularnych oraz zagadnienia specjacji parapatrycznej zachodzącej wzdłuż gradientu wysokości. Jest współodkrywcą zjawiska brachypteryczności u motyli dziennych. Interesuje się również problemami teoretycznymi mimikry, a także zjawiskiem terytorializmu, czasoprzestrzennego podziału nisz i strategiami poszukiwania partnera u motyli. Jest autorem i współautorem 85 publikacji naukowych. Odkrył i opisał ponad 200 nowych dla nauki gatunków motyli afrotropikalnych i neotropikalnych, w większości z plemienia Pronophilini (Nymphalidae, Satyrinae). Organizował i współorganizował wiele wypraw naukowych Muzeum Zoologicznego UJ do Ameryki Południowej, w czasie których zgromadził jeden z największych w Europie zbiorów motyli andyjskich. Prowadzi ścisłą współpracę z wieloma instytucjami naukowymi wszystkich krajów andyjskich oraz wielu krajów europejskich. Jest współinicjatorem i jednym z prowadzących pierwszego kursu ekologii tropikalnej dla studentów polskich, którego część terenowa odbywa się w Wenezueli. Swym doświadczeniem chętnie dzieli się z młodszymi kolegami i studentami.

prof. dr hab. Janusz Wojtusiak

ISBN 978-83-929997-8-2