

Poliandrio¹ kaj Monandrio² en Lepidoptera

(Polyandry and Monandry in Lepidoptera)

Wendel J. Teles Pontes,

Entomologo, Doktoriĝanta studento.

Fakstudo: Reproduktado kaj Konduto de Insektoj.

UFRPE/UFV Recife, Pernambuco.

wendeltp@hotmail.com

Resumo

Femaloj en Lepidoptera povas kopulacii pli ol unu fojo (poliandrio) aŭ nur unu fojo (monandrio) en sia tuta vivo. Tiuj du kopulaci-sistemoj ekzistas en la naturo kaj ofertas avantaĝojn kaj malavantaĝojn al la koncernaj specioj. Tiu ĉi artikolo provas elmontri nur la plej evidentajn karakterizojn de tiuj du kopulaci-sistemoj kaj komenti la morfologiajn kaj fiziologiajn adaptiĝojn de maskloj kaj femaloj en ambaŭ sistemoj.

Ŝlosilvortoj: Papilioj; Seksa Konflikto; Kopulaci-sistemoj.

Abstract

Females from Lepidoptera can mate more than one time (polyandry) and once (monandry) in all life. These two mating system is there in nature and can give or not advantages to species. This paper try to show only the more evident characters of these two mating systems and comment morphological and physiological adaptations of males and females in both of them.

Keywords: Butterfly; Sexual conflict; mating system.

¹ Poliandrio – Biologia fenomeno kiu okazas en kelkaj specioj, kies femaloj kopulacias multfoje kun pli ol unu masklo, gxenerale.

² Monandrio – Biologia fenomeno kiu okazas en kelkaj specioj, kies femaloj kopulacias unufoje dum gxia tuta vivo, gxenerale.

Enkonduko

Kopulacia sistemo en lepidopteroj (papilioj kaj noktopapilioj) difinas diversajn vojojn je evoluado en naturmedio. La nombro de fojoj femaloj kopulacias devenas el malsimilaj kondutoj kaj fiziologiaj adaptiĝoj de tiuj specioj al tiuj kopulaci-sistemoj. Kiam femaloj havas fiziologiajn adaptiĝojn kopulacii pli ol unu fojo kun malsimilaj maskloj dum ŝia tuta vivo, oni diras ke tiu specio estas "poliandria" (*Poly*=multaj, *andros*=maskloj). Kiam la plejmulto el la femaloj nur havas adaptiĝon kopulacii unufoje, la kopulaci-sistemo estas "monandria" (*Mono*=unu, *andros*=maskloj) (Thornhill & Alcock 1983). En papilioj kopulaci-sistemoj variadas ekde strikta monandrieco ĝis multkopulacia poliandrieco (Drummond 1984).

Tiuj du kopulaci-sistemoj ofertas avantaĝojn al ĉiu specio. Unue oni pensis ke femaloj nur bezonis kopulacii unufoje ĉar ĉiu masklo povas fekundigi ĉiujn ovojn de ĉiuj femaloj al kiuj li sukcesos kopulacii, nur per sia spermo. Tiam poliandrieco ŝajnis esti vana elspezo de grava tempo uzota por ovodemetado anstataŭata de serĉado de novaj kopulacioj (Drummond 1984). Sed post pripensado rilate al graveco de poliandrio en femala reprodukta sukceso starigis novajn diskutojn, ĉar la simpla razonado montris ke la ekzisto de poliandrieco en naturaj populacioj estas evidento ke la avantaĝoj donitaj de tiu kopulaci-sistemoj certe superas siajn malavantaĝojn (Thornhill & Alcock 1983, Arnqvist & Nilsson 2000). Tiam, studoj pri la evoluigaj motivoj de tiuj du kopulaci-sistemoj estis kondukitaj de diversaj sciencistoj, kaj nuntempe ĝi estas iomete pli bone komprenita.

Poliandrieco³

Kiam maskloj el la ordo Lepidoptera kopulacias, ili transdonas al femaloj spermon kaj aliajn nutrigajn substancojn per kitina spermujo, nomata spermatoforo. La grandeco de spermatoforoj, rilate al la kontribuo de spermo kaj nutraĵo, altiĝas akorde al poliandrieco de la specio. Ju pli granda estas la spermatoforo donacota de maskloj, des pli granda estas frekvenco de kopulaciado de femaloj, kaj en tiuj cirkonstancoj spermatoforoj funkcias kiel

³ Poliandrieco – karakterizo de specio kies femaloj estas poliandriaj.

"nuptan donacon" fare de maskloj. Estas bone konata la fakto ke tiuj masklaj donacoj plibonigas la reproduktivan sukceson de femaloj (Boggs & Gilbert 1979, Karlsson 1998).

En tiu kopulaci-sistemo, maskloj bezonas esti grandaj por donaci riĉa kaj nutraĵoplenan spermatoforon. Grandaj spermatoforoj signifas ke femaloj fariĝos nerekopulaciemaj dum pli da tempo, ĉar la grandaj transdonitaj spermatoforoj malrapide dissolviĝos ene de femalaj reproduktivaj organoj. Dum tiu tempo, femaloj fekundigos siajn ovojn kaj serĉos hostigantajn plantojn cele ovodemeti. Ju pli granda estas la masklo, des pli granda devos esti la nuptan donacon. Oni malkovris ke kiam la diferenco inter la gradecon de femaloj kaj maskloj (nome, seska dimorfismo) fariĝas pli evidentaj en certaj specioj, tiuj specioj ankaŭ altigas sian gradon de poliandrieco (Wiklund & Forsberg 1991).

Maskloj bezonas esti grandaj kaj persistemaj por konkuri kontraŭ aliaj maskloj kaj garantii, per grandeco de sia spermatoforo, ke femaloj ne rekopulacios antaŭ uzi lian spermon por fekundigi ŝian idaron. Tiam, maskloj bezonas transdoni sufiĉe da materialon (spermon kaj nutrigajn substancojn) por kontentigi femalojn kaj haltigi ŝian tendencon rekopulacii. En tiu seksa konflikto inter maskloj kiuj celas garantii ke femaloj ne rekopulacios kaj anstataŭos lian spermon per tiuj de alia masklo, kaj femaloj kiuj estas liberaj rekopulacii estas kelkaj strategioj. Maskloj investas en proteinoj kaj aliaj nutraĵoj por simple kontentigi femalojn, aŭ per fizika bariero konata kiel *sphragis* (kitina apendaĵo el la spermatoforo kiu ŝtopas la femalan seksan organon kaj malhelpas aliajn masklojn kopulacii kun ŝi), inter aliaj (Wedell 2005).

En poliandriaj kopulaci-sistemoj femaloj adaptiĝis atendi masklan kontribuon en sia longviveco kaj fekundigo. Kiam estas en malbonkondiĉaj planto-hostigantoj, femaloj, kiam estas raŭpoj, povas mallongigi sian larvan disvolviĝo-periodon kaj maturiĝi pli rapide, sed sub la kosto fariĝi malgrandaj. Malgraŭ grandeco estas pozitive rilatigita al fekundigo en femalojn (Blanckenhorn et al. 2007), kaj en kelkaj specioj tiuj femaloj kiuj maturiĝis frue provas kompensi tion per masklaj donacoj (Leimar et al. 1994). Tiam, en poliandrieco femaloj konfidas je la "nupta donaco" de maskloj por plibonigi la survivecon de sia idaro.

Monandrieco⁴

En tiu ĉi kopulaci-sistemo, maskloj malmulte donacas al femaloj, per spermatoforo. Liaj spermatoforoj ofte estas malgrandaj kaj ne havas nutraĵojn je konsiderinda kvanto (Bissoondath & Wiklund 1995, Bissoondath & Wiklund 1996b). Ili nur kontribuas al femaloj per sia spermo kaj ties femaloj ofte ne plibonigas je longviveco aŭ fekundigo post kopulacio (Svard 1985, Oberhauser 1997). Tiam maskloj ni investas je grandeco, ĉar ili ne bezonas transdoni riĉajn spermatoforojn kaj tial seksa dimorfismo inter femaloj kaj maskloj el monandriaj specioj estas malgranda (Wiklund & Forsberg, 1991).

Maskloj en tiu sistemo scias ke la ebleco de femaloj rekopulacii estas malgranda, kaj tiam ili per unu sola kopulacio garantias fekundigadon de ovoj. Aliflanke, maskloj estas tre persistemaj en antaŭkopulacia konkuro kun aliaj maskloj, ĉar ili scias ke esti la unua kopulaci signifas ke tiu femaloj eble neniam plu rekopulacios. Tiam maskloj disvolvis kelkajn strategiojn cele akiri kopulacion.

Unu el tiuj strategioj de maskloj estas mallongigi sian larvan disvolviĝo-periodon por maturiĝi frue cele nur atendi femalan maturiĝon kaj kopulacii. Oni nomas tiun fenomenon, kiam maskloj maturiĝas antaŭ femaloj, de "protandreco", kaj por ke ĝi okazu unu el la postuloj estas ke la kopulaci-sistemo de la koncerna specio estu la monandria (Wiklund & Fagerstrom 1977). Femaloj estas rigoraj je selektado de maskloj por kopulacio, ĉar ili kopulacios nur unufoje. Tiam, femaloj bezonas korekte selekti la plej bonajn karakterizojn el la elektota masklo kaj rekoni ĉu li portas bonajn genojn (Thornhill & Alcock 1983).

Malgraŭ femaloj en monandriaj sistemoj certe perdas rilate al genetika diverseco de sia idaro ĉar ili fekundigas siajn ovojn nur per unumaskla spermoj, aliaj avantaĝoj ekzistas. Dum kopulacio maskloj kaj femaloj restas sendependaj kontraŭ predantoj, ĉar ili estas alkrôĉitaj unu ĉe la alia kaj siaj moviĝkapabloj kaj flugkapabloj malaltiĝas (Bissoondath & Wiklund 1996a). Alia malavantaĝo de rekopulaciado estas ke la tempo elspezita en kopulacio malŝparas la necesan tempon ke femaloj havas por ovodemeti. Ju pli da tempo femaloj elspezas en

⁴ Monandrieco – karakterizo de specio kies femaloj estas monandriaj.

kopulaciado, des malpli da tempo femaloj havas por serĉi adekvatajn plantojn kaj demeti siajn ovojn (Wiklund & Persson 1983).

Ĝeneralaj Konkludoj

Ambaŭ monandrieco kaj poliandrieco okazas en specioj el naturaj populacioj. Se tiuj kopulaci-sistemoj pludaŭre ekzistas estas ke iliaj avantaĝoj superas la malavantaĝojn, kaj en ĉiu specifa specio la historio je vivo evoluis voje al tiuj diferencoj. La konado de tiuj sistemoj je kopulaco helpas ne nur la komprenon de evoluigajn fortojn en la naturo, sed ankaŭ povas esti utilaj kontraŭ plaginsektoj. La sciado de kopulaci-frekvenco povas altigi nian komprenadon de populaci-dinamiko en komercaj plantaroj kaj helpi la disvolvigon de novajn kaj pli efikajn kontraŭplagaj strategioj ne agresaj al la naturo (Boake *et al.* 1996).

Literaturo

Arnqvist, G. & Nilsson, T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* 60: 145–164.

Bissoondath, C. & Wiklund, C. 1995. Protein content of spermatophores in relation to monandry/polyandry in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 365–371.

Bissoondath, C. & Wiklund, C. 1996a. Effect of male mating history and body size on ejaculate size and quality in two polyandrous butterflies, *Pieris napi* and *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). *Functional Ecology* 10: 457–464.

Bissoondath, C. J. & Wiklund, C. 1996b. Male butterfly investment in successive ejaculates in relation to mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 285–292.

Blanckenhorn, W.; Dixon, A.; Fairbairn, D.; Foellmer, M.; Gilbert, P.; Linde, K. V. D.; Meier, R.; Nylin, S.; Pitnick, S.; Schoff, C.; Signorelli, M.; Teder, T. & Wiklund, C. 2007. Proximate causes of Rensch's Rule: does sexual size dimorphism in Arthropods result from sex differences in development time? *The American Naturalist* 169: 245–257.

Boake, C.; Shelly, T. & Kaneshiro, K. 1996. Sexual selection in relation to strategies pest-management. *Annual Review of Entomology* 41: 211–229.

Boggs, C. & Gilbert, L. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206: 83–84.

Drummond, B. 1984. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems, cap. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. *Academic Press*, 297–371.

Karlsson, B. 1998. Nuptial gifts, resource budgets, and reproductive output in a polyandrous butterfly. *Ecology* 79: 2931–2940.

Leimar, O.; Karlsson, B. & Wiklund, C. 1994. Unpredictable food and sexual size dimorphism in insects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 258: 121–125.

Oberhauser, K. 1997. Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: effects of male-derived nutrients and female size. *Functional Ecology* 11: 166–175.

Svard, L. 1985. Paternal investment in a monandrous butterfly, *Pararge aegeria*. *Oikos* 45: 66–70.

Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press.

Wedell, N. 2005. Female receptivity in butterflies and moths. *The Journal of Experimental Biology* 208: 3433–3440.

Wiklund, C. & Fagerstrom, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31: 153–158.

Wiklund, C. & Forsberg, J. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos* 60: 373–381.

Wiklund, C. & Persson, A. 1983. Fecundity, and the relation of egg weight variation to offspring fitness in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*, or why don't butterfly females lay more eggs? *Oikos* 40: 53–63.