



Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologii

Przemysław Klimczuk

**Preferencje siedliskowe dwóch ekotypów dostojki eunomii
Boloria eunomia w północno-wschodniej Polsce**

Rozprawa doktorska

Promotor: dr hab. Marcin Sielezniew, prof. UwB

Białystok, rok 2021

Streszczenie

Motyle dzienne, organizmy przechodzące złożony cykl życiowy, zależne są od określonych warunków środowiskowych. Poszczególne gatunki mają różne wymagania, które generalnie wzrastają wraz ze stopniem wyspecjalizowania. Występowanie danego gatunku jest uwarunkowane przede wszystkim dostępnością roślin żywicielskich larw oraz źródeł pokarmu (w tym roślin nektarodajnych) wykorzystywanych przez osobniki dorosłe. Niemniej jednak, istotne są także inne czynniki, jak np. określona struktura roślinności, stopień nasłonecznienia, czy konkurencja o zasoby. Heterogeniczność warunków środowiskowych jest przyczyną lokalnego zróżnicowania liczebności osobników. Co więcej, w obrębie zasięgu dany gatunek może bytować w różnych środowiskach lub preferować różne rośliny żywicielskie larw, a gatunki poli- lub oligofagiczne mogą być lokalnymi monofagami. Specjalizacje żywicielskie wykształciły się w procesie ewolucji i są wyrazem przystosowywania się do różnych i zmieniających się warunków środowiska, a zagadnienia owipozycji oraz preferencji pokarmowych larw są ściśle ze sobą powiązane.

Badania zmienności u niektórych gatunków w obrębie ich zasięgów występowania pozwoliły na wyróżnienie form ekologicznych, tzw. ekotypów. Formy te mogą być związane z różnymi siedliskami lub roślinami żywicielskimi, a ponadto przejawiać zróżnicowanie morfologiczne lub fizjologiczne i mieć status podgatunku. Jednakże, używanie terminu „ekotyp” wydaje się bezpieczniejsze, kiedy nie ma pewności co do stopnia izolacji poszczególnych populacji i zaawansowania specjacji.

W kontekście przedstawionych zagadnień, interesującym gatunkiem motyla jest dostojka eunomia *Boloria eunomia*. W swoim holarktycznym, borealno-górskim zasięgu, tworzy ona liczne ekotypy, określane czasem jako podgatunki, zamieszkujące niekiedy bardzo odmienne środowiska. W Europie najbardziej znane są dwie formy. Pierwsza – to ekotyp łąkowy, zasiedlający wilgotne łąki z rdestem wężownikiem *Persicaria bistorta* (rośliną żywicielską larw), bardzo dobrze poznany dzięki wielu badaniom jego populacji w belgijskich Ardenach. Występuje on dysjunktywnie głównie w centralnej części kontynentu. Druga – to słabiej poznany ekotyp wysokotorfowiskowy, zamieszkujący torfowiska wysokie, mszary i bory bagienne, gdzie jako rośliny żywicielskie larw wymieniane są gatunki z rodziny Ericaceae, żurawina błotna *Vaccinium oxycoccus*, borówka bagienna *Vaccinium uliginosum* i modrzewnica zwyczajna *Andromeda polifolia*. Zasiedla on głównie północne rejony Europy, gdzie miejscami jego zasięg jest bardziej zwarty, a ku południowi jego kolonie są mocno

rozproszone. Zajmowane przez oba ekotypy środowiska są obecnie zagrożone fragmentacją i izolacją, obniżeniem poziomu wód gruntowych, naturalną sukcesją, bądź niewłaściwą gospodarką leśną lub rolną. Charakteryzują się przy tym interesującą fauną motyli dziennych, wykazującą dodatkowo zróżnicowanie regionalne.

Fakt występowania dostojki eunomii w różnych środowiskach jest powszechnie znany. Niewiele jednak wiadomo na temat relacji między dwoma wymienionymi ekotypami gatunku w kontekście możliwości odżywiania się larw danej formy roślinami rodzimymi dla odmiennej formy. Mało poznane jest również znaczenie poszczególnych roślin żywicielskich larw w obrębie samego tylko ekotypu wysokotorfowiskowego.

Celem obecnych badań było ustalenie preferencji siedliskowych obu ekotypów dostojki eunomii w północno-wschodniej Polsce, regionie ważnym na tle całego zasięgu tego gatunku z uwagi na obecność różnych linii ewolucyjnych. W badaniach skoncentrowano się na obszarze Puszczy Knyszyńskiej, ze względu na współwystępowanie na jej terenie obu ekotypów dostojki eunomii. Dodatkowe obserwacje przeprowadzono na kilku stanowiskach występującego w Puszczy Augustowskiej ekotypu wysokotorfowiskowego.

W szczególności zbadano wpływ czynników biotycznych związanych z roślinnością (pokrycie terenu przez gatunki lub grupy gatunków oraz warstwy roślinności) na lokalne zagęszczenie osobników dorosłych. Zbadano także preferencje pokarmowe imagines i zachowania związane ze składaniem jaj, w których skoncentrowano się na słabiej poznanym ekotypie wysokotorfowiskowym. Istotnym celem badań było też ustalenie preferencji pokarmowych larw obu ekotypów. Porównano przeżywalność i rozwój larw na wybranych roślinach żywicielskich rodzimych, a także „obcych” dla danego ekotypu. Ponadto, zbadano faunę motyli dziennych na wybranych stanowiskach ekotypu łąkowego i wysokotorfowiskowego, aby ustalić jakie gatunki i w jakiej względnej liczebności występują w miejscach preferowanych przez imagines dostojki eunomii oraz jak wykorzystują dostępne zasoby pokarmowe.

Wykazano kilka wyraźnych różnic między badanymi ekotypami. Po pierwsze, zagęszczenie imagines ekotypu wysokotorfowiskowego nie było istotnie zależne od pokrycia roślin żywicielskich larw, natomiast odnotowano ujemną korelację z pokryciem terenu wyższymi drzewami. Dla odmiany, zagęszczenie imagines ekotypu łąkowego wykazało korelację dodatnią z pokryciem rośliny żywicielskiej larw, tj. rdestu wężownika *Persicaria bistorta*.

Po drugie, osobniki dorosłe ekotypu wysokotorfowiskowego wykorzystywały różne źródła pokarmu pomimo mało zróżnicowanych zasobów dostępnych w tym środowisku.

Główną rośliną nektarodajną było bagno zwyczajne *Rhododendron tomentosum*, który to gatunek nie jest rośliną żywicielską gąsienic. Z kolei osobniki dorosłe ekotypu łąkowego jako jedyne źródło pokarmu wykorzystywały nektar kwiatów rośliny żywicielskiej larw, tj. rdestu wężownika, pomimo bogatego środowiska, jakim jest wilgotna łąka. Niemniej jednak, osobniki dorosłe obu ekotypów nie muszą wylatywać poza obszar lęgowy w celu poszukiwania pożywienia, a fakt, że odwiedzają kwiaty gatunków będących roślinami żywicielskimi ich larw (żurawina błotna, rdest wężownik) dodatkowo świadczy o ich wąskich niszach ekologicznych.

Różnice między ekotypami dotyczyły także stadium larwalnego. W warunkach laboratoryjnych wykazano, że gąsienice ekotypu wysokotorfowiskowego mogą rozwijać się nie tylko na rodzimych roślinach żywicielskich, ale również na rdeście wężownika, tj. roślinie żywicielskiej właściwej dla ekotypu łąkowego. Z drugiej strony, larwy ekotypu łąkowego rozwijały się wyłącznie na rdeście wężownika. Wyniki te potwierdzają wnioski płynące z badań filogeograficznych, sugerujące, że rdest wężownik był jedną z pierwotnych roślin żywicielskich larw, a dopiero później niektóre populacje przystosowały się do odżywiania się innymi roślinami, co umożliwiło skolonizowanie nowych środowisk. Dodatkowo, zaobserwowano pewne „śladowe” zdolności odżywiania się fiołkiem błotnym *Viola palustris* (u ekotypu łąkowego) i wierzbą uszatą *Salix aurita* (u obu ekotypów). Zarówno fiołek błotny, jak i wierzby znane są jako rośliny żywicielskie larw z innych regionów występowania dostojki eunomii.

Odnotowano także różnice w przeżywalności larw obu form. Gąsienice ekotypu łąkowego, hodowane na rodzimej dla nich roślinie żywicielskiej, rdeście wężownika, przeżywały znacząco lepiej, niż larwy ekotypu wysokotorfowiskowego karmione tą rośliną, a także gatunkami z rodziny Ericaceae.

Badania owipozycji i obserwacje larw ekotypu wysokotorfowiskowego w środowisku naturalnym wskazują, że główną rośliną żywicielską tego ekotypu w północno-wschodniej Polsce jest żurawina błotna. Jednakże, w badaniach laboratoryjnych nie odnotowano istotnych różnic w preferencjach (test wyboru) między żurawiną błotną, borówką bagienną, modrzewnicą zwyczajną i nawet rdestem wężownikiem. Co więcej, przeżywalność larw na borówce bagienną była znacząco lepsza niż na żurawinie. Niewykluczone, że wybór żurawiny w środowisku naturalnym może mieć związek z dodatkowymi czynnikami, np. termoregulacją.

Odnotowane różnice w rozwoju larw obu ekotypów sugerują, że w północno-wschodniej Polsce larwy ekotypu łąkowego zimują głównie w trzecim stadium, podczas gdy larwy ekotypu wysokotorfowiskowego wchodzi w diapauzę w większości w czwartym

stadium. Może być to związane z adaptacją do lokalnych warunków mikroklimatycznych i fenologii preferowanej rośliny nektarodajnej (bagna zwyczajnego).

Wydaje się, że ekotyp wysokotorfowiskowy jest ogólnie bardziej wrażliwy niż ekotyp łąkowy, o czym może świadczyć wyższa śmiertelność larw. Z kolei prawdopodobne jest, że ekotyp łąkowy ma pewien potencjał plastyczności przystosowania się do ocieplającego się klimatu, czego dowodem może być pojawiające się częściowe drugie pokolenie.

Badania fauny motyli dziennych torfowisk wysokich w Puszczy Knyszyńskiej pokazały, że mimo ogólnych prawidłowości i trendów, te wyspowe siedliska charakteryzują się specyficznymi cechami i mogą podlegać niezależnym zmianom. Dostojka eunomia była gatunkiem dominującym tylko na jednym z pięciu przebadanych torfowisk, a spośród charakterystycznych gatunków, jedynie zieleńczyk ostrężyniec *Callophrys rubi* był obecny na wszystkich stanowiskach. Jednocześnie odnotowano mały udział tyrfobiontów względem generalistów, a miejsca preferowane przez dostojkę eunomię w tych siedliskach (tj. o małym pokryciu drzewami) sprzyjały także różnorodności i liczebności innych gatunków.

Dominację generalistów stwierdzono także na wilgotnych łąkach, a ponadto siedliska te charakteryzowały się zgodnie z oczekiwaniami ogólnie większym bogactwem gatunkowym. W związku z tym udział dostojki eunomii w faunie motyli dziennych nie był zbyt duży, a jej dominacja zaznaczyła się tylko lokalnie na jednym stanowisku, w miejscu, gdzie gęsto rosnący rdest wężownik zajmował największą powierzchnię. Oprócz gatunków eurytopowych, dostojce eunomii stale towarzyszyła dostojka ino *Brenthis ino*, która była liczna także w miejscach najkorzystniejszych dla pierwszego z wymienionych gatunków. Ogólne zróżnicowanie fauny między poszczególnymi stanowiskami wynikało zaś z bardzo lokalnego występowania niektórych gatunków motyli.

Niniejsze badania, stanowiące pierwsze porównanie preferencji siedliskowych dwóch ekotypów dostojki eunomii, dostarczają cennych danych pomocnych w zrozumieniu ewolucji tego gatunku oraz przydatnych w aspekcie jego ochrony.

Summary

Butterflies, organisms that undergo a complex life cycle, depend on determinate environmental conditions. Individual species have different requirements, that generally increase along with the degree of specialization. The occurrence of a given species is primarily determined by the availability of the larvae host plants and food resources (including nectariferous plants) used by adults. Nevertheless, there are also other significant factors, e.g. specific vegetation structure, insolation or competition for resources. The heterogeneity of environmental conditions is the cause of the local differentiation of abundance of individuals. Moreover, a species, in its whole range, can exist in various habitats or prefer different larvae host plants, and polyphagic or oligophagous species can be local monophages. Host specializations developed in the process of evolution, and they are expressions of adaptation to different and changing environmental conditions, while the issues of oviposition are closely related to the food preferences of larvae.

Studies on the variability of some species within their ranges enabled researchers to distinguish ecological forms, the so-called ecotypes. These forms can be associated with different habitats or host plants, as well as showing morphological or physiological diversity, and they may have the status of a subspecies. However, using the term 'ecotype' seems to be safer when there is uncertainty about the degree of isolation of individual populations and the degree of advancement of speciation.

In the context of the matters stated above, the bog fritillary *Boloria eunomia* is an interesting species of butterfly. In its holarctic, boreo-montane range, it has created numerous ecotypes that are sometimes defined as subspecies and sometimes inhabit very distinct habitats. In Europe, two forms are best known. The first is the meadow ecotype, which inhabits wet meadows with common bistort *Persicaria bistorta* (a larvae host plant), and is very well known due to many studies of its population in the Belgian Ardennes. It occurs disjunctively, mainly in the central part of the continent. The second is the lesser known bog ecotype, which inhabits raised bogs and boggy pine forests, where small cranberry *Vaccinium oxycoccus*, bog bilberry *Vaccinium uliginosum* and bog rosemary *Andromeda polifolia* are mentioned as larvae hosts. The ecotype mainly inhabits the northern regions of Europe, where its range is more solid, and to the south its colonies are widely dispersed. Habitats of both ecotypes are currently threatened with fragmentation and isolation, the lowering of groundwater level, natural succession, or

inadequate forest or agricultural management. They are characterized by an interesting butterfly fauna, which additionally shows regional differentiation.

The fact that *B. eunomia* occurs in different habitats is commonly known. However, little is known about the relationship between the two ecotypes in terms of the potential ability of larvae of a given ecotype to feed on species of plants that are native to a second ecotype. The importance of individual host plants for the bog ecotype is also poorly known.

The aim of the current studies was to determine the habitat preferences of the two ecotypes of *B. eunomia* in north-eastern Poland, an important region within the entire range of this species in view of the presence of its different evolutionary lines. The study was focused on the Knyszyn Forest due to the co-occurrence of both ecotypes of *B. eunomia* in this area. Additional observations were made in the Augustów Forest at several sites of the bog ecotype occurring there.

In particular, the influence of vegetation-related biotic factors (the cover by plant species or groups of species and vegetation layers) on the density of adults was investigated. The food preferences of imagoes were also examined. The study on oviposition behaviour was focused on the lesser known bog ecotype. One crucial aim of the research was also to determine the food preferences of the larvae of both ecotypes. The survival and development of larvae which were fed selected host plant species (native or non-native for a given ecotype) were compared. In addition, the fauna of butterflies was studied on selected sites of the meadow and bog ecotype of *B. eunomia*, in order to determine which species occur in places with the highest density of *B. eunomia*, in what relative abundance, and how they use available food resources.

There were several clear differences between the examined ecotypes of *B. eunomia*. Firstly, the density of imagoes of the bog ecotype was not significantly dependent on the coverage of larvae host plants, whereas it was negatively correlated with the coverage of taller trees. In contrast, the density of adults of the meadow ecotype was positively correlated with the coverage of the larvae host plant, *P. bistorta*.

Secondly, imagoes of the bog ecotype used different food resources, despite the low variety available in this kind of habitat. The marsh Labrador tea *Rhododendron tomentosum* (= *Ledum palustre*) was identified as the main source of nectar, i.e. a species that is not a host plant of the larvae of the ecotype. On the other hand, adults of the meadow ecotype used the nectar of the flowers of their larvae host plant, *P. bistorta*, as their only source of food, despite the rich environment of a wet meadow. Nevertheless, adults of both ecotypes do not have to leave their breeding areas to search for food, and the fact that they visit the flowers of plant species that host their larvae (*V. oxycoccus*, *P. bistorta*) additionally proves their narrow ecological niches.

The differences between the examined ecotypes also concerned the larval stage. It was shown in laboratory conditions that caterpillars of the bog ecotype can develop not only on their native host plants, but also on *P. bistorta*, i.e. the host plant species relevant to the meadow ecotype. On the other hand, larvae of the meadow ecotype developed exclusively on *P. bistorta*. The results confirm the conclusions from phylogeographic studies suggesting that *P. bistorta* was one of the original larvae host plants, and only later did some populations adapt to feeding on other plant species, which enabled *B. eunomia* to colonize new habitats. In addition, some scant abilities to feed on marsh violet *Viola palustris* (meadow ecotype) and eared willow *Salix aurita* sp. (both ecotypes) were observed. Both *V. palustris* and willows are mentioned as larvae host plants from other regions of the range of *B. eunomia*.

There were also differences in the survival of larvae of both ecotypes. Larvae of the meadow ecotype, when grown on their native host plant, *P. bistorta*, survived significantly better than larvae of the bog ecotype-fed Ericaceae plant species, and *P. bistorta* as well.

Studies on oviposition and observations of larvae of the bog ecotype in the natural environment indicate that *V. oxycoccus* is the main host plant of the ecotype in north-eastern Poland. However, in laboratory studies, no significant differences in preferences (test of choice) were found between *V. oxycoccus*, *V. uliginosum*, *A. polifolia* or even *P. bistorta*. Moreover, survival of the larvae on *V. uliginosum* was significantly better than on *V. oxycoccus*. It is therefore likely that the choice of *V. oxycoccus* in the wild may be related to additional factors, e.g. thermoregulation.

The differences observed in the development of larvae of both ecotypes suggest that in north-eastern Poland larvae of the meadow ecotype overwinter mainly in the third instar, whereas larvae of the bog ecotype enter diapause mostly in the fourth instar. This may be related to the adaptation to the local microclimate and phenology of the preferred nectariferous plant species, *R. tomentosum*.

It seems that the bog ecotype is generally more sensitive than the meadow ecotype, as evidenced by the higher mortality of its larvae. In turn, it is likely that the meadow ecotype has a certain ability to adapt to a warming climate, as evidenced by the appearance of the partial second generation.

The study of the butterfly fauna of raised bogs in the Knyszyn Forest showed that despite general patterns and trends, these island-like habitats are characterized by specific features, and may be subject to independent changes. *B. eunomia* was a dominant species on just one of the five raised bogs studied, and among the characteristic species only the green hairstreak *Callophrys rubi* was present at all sites. At the same time, a low share of tyrphobionts towards

generalists was noted. Patches preferred by *B. eunomia* in these habitats, i.e. places with low tree coverage, also favoured the diversity and abundance of other species of butterflies.

The dominance of generalists over specialists was also found in wet meadows. Moreover, these habitats were marked by generally larger species richness, as expected. Therefore, the share of *B. eunomia* in the butterfly fauna was not too large, and the dominance of the species was visible only locally at one site, in a patch where densely growing *P. bistorta* occupied the largest area. In addition to eurytopic species, *B. eunomia* was constantly accompanied by the lesser marbled fritillary *Brenthis ino*, which was also abundant in places that were most favourable to *B. eunomia*. The general diversity of fauna of butterflies between individual sites was the result of the very local occurrence of some species.

The present study, which is the first comparison of the habitat preferences of the two ecotypes of *B. eunomia*, provides valuable data helpful in understanding the evolution of the species, and useful in terms of its protection.