

Változó hím befektetés a nőtény további párosodását akadályozó képletekbe kis apollólepkénél (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758))

GÓR ÁDÁM^{1*}, FÓNAGY ADRIEN², PÁSZTOR KATA³, SZIGETI VIKTOR⁴,
LANG ZSOLT⁵ és KIS JÁNOS⁶

¹ Állatorvostudományi Egyetem Budapest, Állatorvostudományi Doktori Iskola, 1078 Budapest, István utca 2.

² Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet, Állattani Osztály, 1022 Budapest, Herman Ottó út 15.

³ Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Biológiai tudományi Doktori Iskola, 2100 Gödöllő, Páter Károly utca 1.

⁴ Ökológiai Kutatóközpont, Lendület Ökoszisztéma-szolgáltatás Kutatócsoport, 2163 Vácrátót, Alkotmány út 2–4.

⁵ Állatorvostudományi Egyetem Budapest, Biostatistika Tanszék, 1078 Budapest, István utca 2.

⁶ Állatorvostudományi Egyetem Budapest, Zoológiai Tanszék, 1077 Budapest, Rottenbiller utca 50.

*E-mail: info@jasius.hu

Kivonat. A párosodás körüli ivari konfliktus időben kiterjesztett, hím jelenléte nélküli, a nőtény párosodását akadályozó őrzést eredményezhet párzási dugók segítségével, amelyek gyakoriak rovaroknál. A legtöbb lepkénél a belső dugók elterjedtek, azonban két lepkecsaládnál nagy méretű, külső „erényővek”, ún. szfrágiszok egymástól függetlenül alakultak ki az evolúció során. Jellemzően szfrágiszt viselő fajoknál ezek hiányát, valamint „félkész” szfrágiszokat is leírtak néhány egyed esetében. A korábbi kutatásokkal ellentétben, amelyekben több faj néhány egyedének vizsgálata alapján írták le az egyes fajokra jellemző képleteket, mi egyetlen faj különböző párörzési képleteit vizsgáltuk; ezek magyar nyelvű nevezéktanának bevezetése is célunk. Ehhez hat egymást követő évben végeztünk megfigyeléses vizsgálatot egy kis apollólepké- (*Parnassius mnemosyne*) populáción. Összesen három különböző képletet találtunk 492 nőtényen, a filamentumot, a plombát és a pajzsot (a szfrágisz egyik része), ebben a sorrendben növekvő mérettel és szerkezeti komplexitással, ami ennek megfelelő növekvő mértékű hím befektetést és párörzési hatékonyságot feltételez. A pajzsméretekben, színükben és alakjukban nagy változatosságot találtunk. A pajzsok sokkal gyakoribbak voltak a többi képletnél. A párörzést szolgáló képletek egy része elveszett. Ritkán megfigyeltük, amint a hímek eltávolították azokat, ami rámutat a hím ivarszerv egyes részeinek néhány funkciójára. Értékeljük a képletek változatosságának lehetséges okait, a képlet-eltávolítási próbálkozások szerepét, valamint mindkét ivarnál a lehetséges költség-haszon összefüggéseket.

Kulcsszavak: Ditrystia, jelölés-visszalátás, Papilionidae, párzási rendszer, párzási viselkedés, PárzóNyílás-Függelék

Elfogadva: 2023.09.03.

Elektromikusan megjelent: 2023.09.27.

Bevezetés

Az ivari konfliktus az ivarok eltérő evolúciós érdekéből ered, és abból származtatjuk, hogy a hímek sok, kis méretű, míg a nőstények kevés, nagy méretű, tápanyagban gazdag ivarsejtet termelnek (PARKER 1979, PARTRIDGE & HURST 1998, ARNQVIST & ROWE 2002, MARTIN & HOSKEN 2003, PARKER 2006, TREGENZA *et al.* 2006). Mindkét ivar saját fitneszének maximalizálásában érdekelt, de az eltérő allokáció a gamétákba más-más optimális párzási stratégiához vezet, ami adaptációk és ellenadaptációk sorozatát eredményezi (PARKER 1979, CHAPMAN *et al.* 2003, PARKER 2006, DANCHIN *et al.* 2008, LEHTONEN *et al.* 2016). Míg a hímek általában minél több nősténnyel próbálnak párosodni életük során, addig a nőstények minőség alapján válogatnak, így a legtöbb fajnál a hímek versengenek a párosodásért (CHAPMAN *et al.* 2003, EDWARD *et al.* 2015). Ez a versengés hajtja részben a hímek azon tulajdonságainak evolúcióját, amelyekkel hatékonyan képesek monopolizálni a nőstényeket, azaz biztosítani apaságukat – ugyanakkor ezek a tulajdonságok csökkenthetik a nőstény fitneszét (KAWAGOE *et al.* 2001, REINHARDT *et al.* 2003, EDWARD *et al.* 2015, DOUGHERTY & SIMMONS 2017, OKADA *et al.* 2021). Mivel általában a hímek versengenek a párosodásért, a hím párörzés általánosan elterjedt (ALCOCK 1994), de a nőstény párörzés sem ismeretlen (EENS & PINXTEN 1995). Hím párörzés számos taxonnál fellelhető, kezdve a kerekesebőgőtől (SCHRÖDER 2003) egészen a főemlősökig (ALBERTS *et al.* 1996), és beszélhetünk párzás előtti (JORMALAINEN 1998), valamint párzás utáni párörzésről (SAKALUK 1991) is.

A pár őrzésének számos költsége lehet, például az őrző túlélésének vagy szaporodási sikerének csökkenése, a táplálkozásra vagy másik pár keresésére fordítható idő csökkenésén keresztül. (PARKER 1974, ALCOCK 1994). Amennyiben az őrző képes olyan képletet készíteni, amely elzárja az őrzött párzónylását, akkor az őrző hiányában az időben kiterjesztett párörzés előnyös lehet (KING & FISCHER 2005). Ilyen képletek a nőstények párzónylásába helyezett párzási dugók, amik gátolják a nőstények további párosodását (STOCKLEY *et al.* 2020). A párzási dugók számos taxonnál ismertek egészen a fonálférgektől (TIMMERMEYER *et al.* 2010) a főemlősökig (DIXSON & ANDERSON 2002, DANZY *et al.* 2009, DUNHAM & RUDOLF 2009). A legtöbb lepkénél általánosan elterjedtek a belső dugók (ORR 1995, MATSUMOTO & SUZUKI 1995), míg két nappalilepke-családnál (Nymphalidae, Papilionidae) nagyméretű, a párzónylást kívülről elzáró, szabad szemmel jól látható, taxonra jellemző formájú szfrágiszok egymástól függetlenül alakultak ki az evolúció során (CARVALHO *et al.* 2017). A „szfrágisz” szó görög eredetű, jelentése: pecsét; angolul: sphragis; a magyar „erényöv” kifejezést antropomorfnek találjuk, használatát nem javasoljuk. A szfrágisz teljes mértékben elzárja a párzónylást, és a nőstények egész élete során fennmaradhat (ORR 1995, MATSUMOTO & SUZUKI 1995, CARVALHO *et al.* 2017). Ezek a párörzést segítő képletek a tojásrakást nem akadályozzák meg, mivel a legtöbb lepke kettős ivarnylású (Ditrysia), azaz a párzó- és a tojónyílás különálló (SCOBLE 1992). Lepkéknél a belső dugóktól egészen a nagy, kiterjedt szfrágiszokig számos fajra jellemző forma létezik, amelyek testmérethez viszonyított méretükben, alakjukban, színükben, valamint a készítés és rögzítés módjában jelentősen különbözhetnek (CARVALHO *et al.* 2017).

A korábbi kutatások elsősorban a taxonspecifikus szfrágiszok leírására és összehasonlítására, valamint azok készítésére és evolúciójára koncentráltak (MATSUMOTO 1987, ORR 1988, 1995, 2002, MATSUMOTO & SUZUKI 1995, CARVALHO *et al.* 2017, CARVALHO *et al.* 2019).

Több tanulmány is beszámolt a szfrágisz hiányáról néhány egyed esetében olyan fajoknál, amelyeknél a nőtények többsége szfrágiszt visel (MARSHALL 1901, PETERSEN 1928). Ezt részben annak tulajdonítják, hogy egy hím eltávolította azokat (MATSUMOTO & SUZUKI 1992, MATSUMOTO & SUZUKI 1995, VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009), részben annak, hogy nem rögzültek elég erősen a nőtényben, és ezért spontán elvesztek (PIERRE 1985, VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009). Néhány fajnál „félkész” szfrágiszokat is találtak, amelyek amorfak és sokkal kisebbek voltak a fajra jellemző, „kész” szfrágiszokhoz képest (MATSUMOTO 1987, ORR 1988, 2002, CARVALHO *et al.* 2017). Ha ezek a „félkész” és „kész” szfrágiszok párhuzamosan jelen vannak populációkban (CARVALHO *et al.* 2019), vizsgálataikkal betekintést nyerhetünk az ivari konfliktus éppen zajló evolúciós folyamataiba, valamint a hím és nőtény párzási stratégiákba. Nagy méretű szfrágiszba fektetni előnyösebb lehet, mintha csak kisebb, „félkész” szfrágisz vagy semmilyen képlet sem készülne, amennyiben a szfrágisz hatékonyan gátolja a nőtény párosodását, és nem akadályozza jelentősen a nőtényt a megtermékenyített tojások lerakásában. Természetes populációkban a „félkész” szfrágiszok és a kis méretű dugók nehezen észrevehetők, illetve ha ritkák, akkor a kis mintaelemszámú tanulmányokba nem feltétlenül kerülnek be.

A sok faj kevés egyedére koncentráló kutatásokkal szemben a mi célunk az volt, hogy egyetlen, szfrágiszt viselő fajon részletesen tanulmányozzuk és definiáljuk a párórzést szolgáló képleteket, kialakítva ezek magyar nevezéktanát. Úgy gondoljuk, hogy a különböző típusok jól mutatják egy populáción belül a hímek döntését a pár őrzésébe való befektetéséről (ORR 1988, 1995, 2002, MATSUMOTO & SUZUKI 1995, MATSUMOTO 1987, MATSUMOTO *et al.* 2018). A legtöbb faj nőténye visel szfrágiszt az apollólepkénél (*Parnassius LATREILLE*, 1804, Papilionidae; kivéve a *Sachaia KORSHUNOV*, 1988 alnemet; CARVALHO *et al.* 2017). Azonban a *P. mnemosyne* (LINNAEUS, 1758) (VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009), *P. clodius* (MÉNÉTRIES, 1855) (AUCKLAND *et al.* 2004, CALABRESE *et al.* 2008) és *P. smintheus* (DOUBLEDAY, [1847]) (CALABRESE *et al.* 2008, MATTER *et al.* 2012) fajok természetes populációiban a nőtények egy kis hányadánál nem találtak szfrágiszokat.

A fenti mintázatra alapozva részletes megfigyeléses vizsgálatot végeztünk egy természetes kis apollólepke (*P. mnemosyne*) -populáción hat egymást követő évben. Magyarországon a kis apollólepke gyakori a számára megfelelő élőhelyeken, és általában kisebb, zárt populációkat alkot, amelyekben a nőtények többsége megfogható és megvizsgálható. Mindezek alapján a kis apollólepke kiváló modellfajként szolgál arra, hogy tanulmányozzuk a hímek egyedenként eltérő befektetését a párosodást követő párórzésbe. Összefoglalva: célunk, hogy a kis apollólepkénél (i) a párórzést szolgáló képleteket definiáljuk és feltárjuk összefüggéseiket az ivarszervekkel, valamint hogy (ii) ezek magyar nevezéktanát kialakítsuk.

Naponta felmértük a nőtényeket a teljes repülési időszakban és megvizsgáltuk a párzónyílásukat a párórzést szolgáló képletek után kutatva. Részletes leírásokat adunk a talált képletekről és értékeltük ezek kapcsolatát a nőtény és hím ivarszervek anatómiájával. Vizsgáltuk a szfrágiszok méretének változatosságát az egyes repülési időszakokon belül, illetve azok között. Továbbá videófelvételeket készítettünk a hímek ritkán látható szfrágisz-eltávolítási próbálkozásairól, hogy megismerjük a hím ivarszerv ebben játszott szerepét.

A kis apollólepke Magyarországon gyakori domb- és hegyvidéki faj, egyetlen nemzedéke április közepétől június végéig repül (GERGELY *et al.* 2018). A felnőtt lepkénél az ivarok jól elkülöníthetők: a hímeknél a tor és a potroh háti oldala sűrűn szőrözött, míg

a nőstények majdnem csupaszok, de sárga pikkelyek borítják a potroh oldalait, valamint a fej hátulsó részét; ez a hímeken teljesen hiányzik (GÓR *et al.* 2023). A kis apollólepke protandriás, azaz a hímek átlagosan korábban kelnek ki a bábból a repülési időszak során, mint a nőstények (VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009, SZIGETI *et al.* 2019). A hímek gyakran őrrátoznak a nőstényeket keresve; a párzás végéhez közeledve a nőstényeknek szfrágiszot készíthetnek (KONVIČKA & KURAS 1999, KONVIČKA *et al.* 2001). A párosodást követően a nőstények életük során több alkalommal, darabonként rakják le tojásaikat (MEGLÉCZ *et al.* 1999).

Anyag és módszer

Helyszín és időszak

Vizsgálatunk a Visegrádi-hegységben, a Hegyesden (47°45'22,62"É; 19°02'49,54"K, 295 m tengerszint feletti magasság, 0,5 hektár) 2015 és 2020 között hat éven keresztül zajlott. Megfigyeléseink az első kis apollólepke megjelenésével (április második fele) kezdődtek és egészen az utolsó egyed repüléséig (május vége–június eleje) tartottak. A mintavételezést a repülési időszak alatt minden nap 9:00 és 18:00 között végeztük időjárástól függően, a lepkék aktivitásának megfelelően.

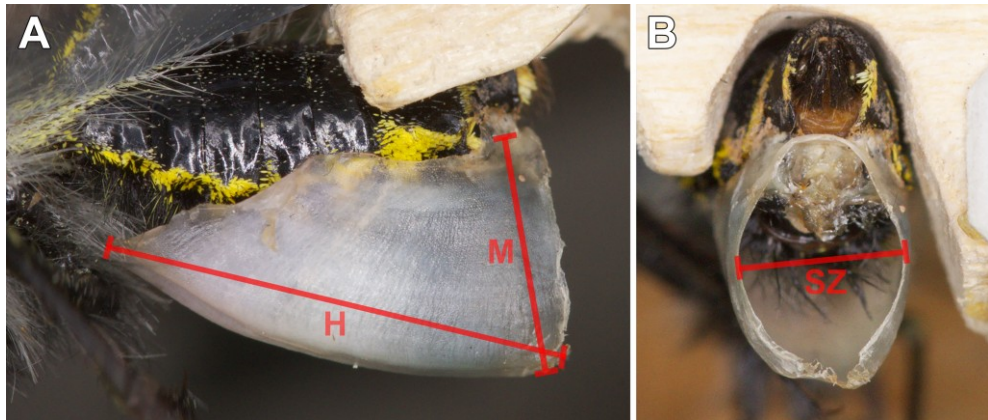
Kis apollólepkék nyomon követése

A lepkék nyomon követését jelölés-visszalátás módszerrel végeztük. Lassú tempóban, naponta több alkalommal körbejártuk a teljes területet. A mintavétel során a réten állandó, keskeny ösvényeket használtunk, hogy mérsékeljük a taposást (SZIGETI *et al.* 2016). Az összes észlelt kis apollólepkét feljegyeztük. A jelöletlen példányokat befogtuk és egyedileg jelöltük. A jelölést részben egy egyedi azonosítószám alkotta, amelyet a hátsó szárny fonákjára fekete alkoholos filctollal írtunk, részben egy három pöttyből álló színkód, amelyet edding® lakkrosttal festettünk az elülső szárny felszínének csúcsi részére, ahol átlátzó a szárny, így a kód mind a szárny felszínéről, mind fonákjáról távcsővel leolvasható volt (SZIGETI *et al.* 2018). A szám a befogás során leolvasható biztonsági jelölés az elülső szárnycsúcs sérülésének esetén. Továbbá a nőstényeken újonnan talált szfrágiszokat kívül (láthatóság miatt) és belül (tartósság miatt) is megjelöltük alkoholos filctollal készített fekete pöttyökkel, hogy azok egyedileg nyomon követhetők legyenek. Nem észleltük, hogy az általunk használt jelölés a lepkék viselkedését vagy túlélését befolyásolta volna.

Mérések, fényképek és feldolgozásuk

Vizsgálataink során a szfrágisz pajzsának (a szfrágisz nagy részét képező üreges képlet; 1. ábra) több méretét is feljegyeztük. Vékony mérőcsőrű tolómérővel megmértük azok hosszát, magasságát és szélességét kétszer egymás után. Később a két mérés átlagát használtuk a leíró statisztikákhoz, amit az R 4.2.1 statisztikai környezetben (R CORE TEAM 2022) végeztünk. A pajzs hosszát az elülső csúcs és a hasi hátulsó csúcs közötti legnagyobb távolság adta (1. ábra A). A pajzs magasságát a hasi hátulsó csúcs és a nőstény potrohvégének hasi

lemeze közötti legnagyobb távolságként (1. ábra A) határoztuk meg, míg a szélesség a két oldalsó pajzsfal közötti távolság volt (1. ábra B). Továbbá makrofényképeket készítettünk a szfrágiszokról oldalsó és hátulsó nézetből is, valamint különböző szögekből lefotóztuk a párzónyílás környékét a szfrágiszt nem viselő nőstények esetén. A fényképek készítése alatt a lepkéket kis falpra rögzítettük, részben a lepkék sérülésének elkerülése, részben a fényképek standardizálása végett.



1. ábra. A szfrágisz pajzsrészének mérése. **A:** a pajzs hosszát (H) az elülső csúcs és a hasi hátulsó csúcs közötti legnagyobb távolság adta, a pajzs magassága (M) a hasi hátulsó csúcs és a nőstény potrohvégeinek hasi lemeze közötti legnagyobb távolság., **B:** a szélesség (SZ) a két oldalsó pajzsfal közötti távolság volt.

Figure 1: Measurements on the shield of the sphragis. **A:** length (H) was the longest distance between the anterior tip and the posterior-ventral end of the shield, height (M) was the largest distance from the posterior-ventral tip of the shield until the female's body. **B:** width (SZ) was the largest distance between its lateral walls.

Eredmények

2015 és 2020 között összesen 492 nőstény kis apollólepkét vizsgáltunk meg. A repülési időszakok hossza évenként változott. A leghosszabb 2019-ben 45 napos, míg a legrövidebb 2018-ban 26 napos volt. A legtöbb nőstényt 2018-ban figyeltük meg (116 egyed), a legkevesebbet pedig 2020-ban (34 egyed), amikor a populáció egyedszáma drasztikusan lecsökkent (GÓR *et al.* 2023).

Terminológia

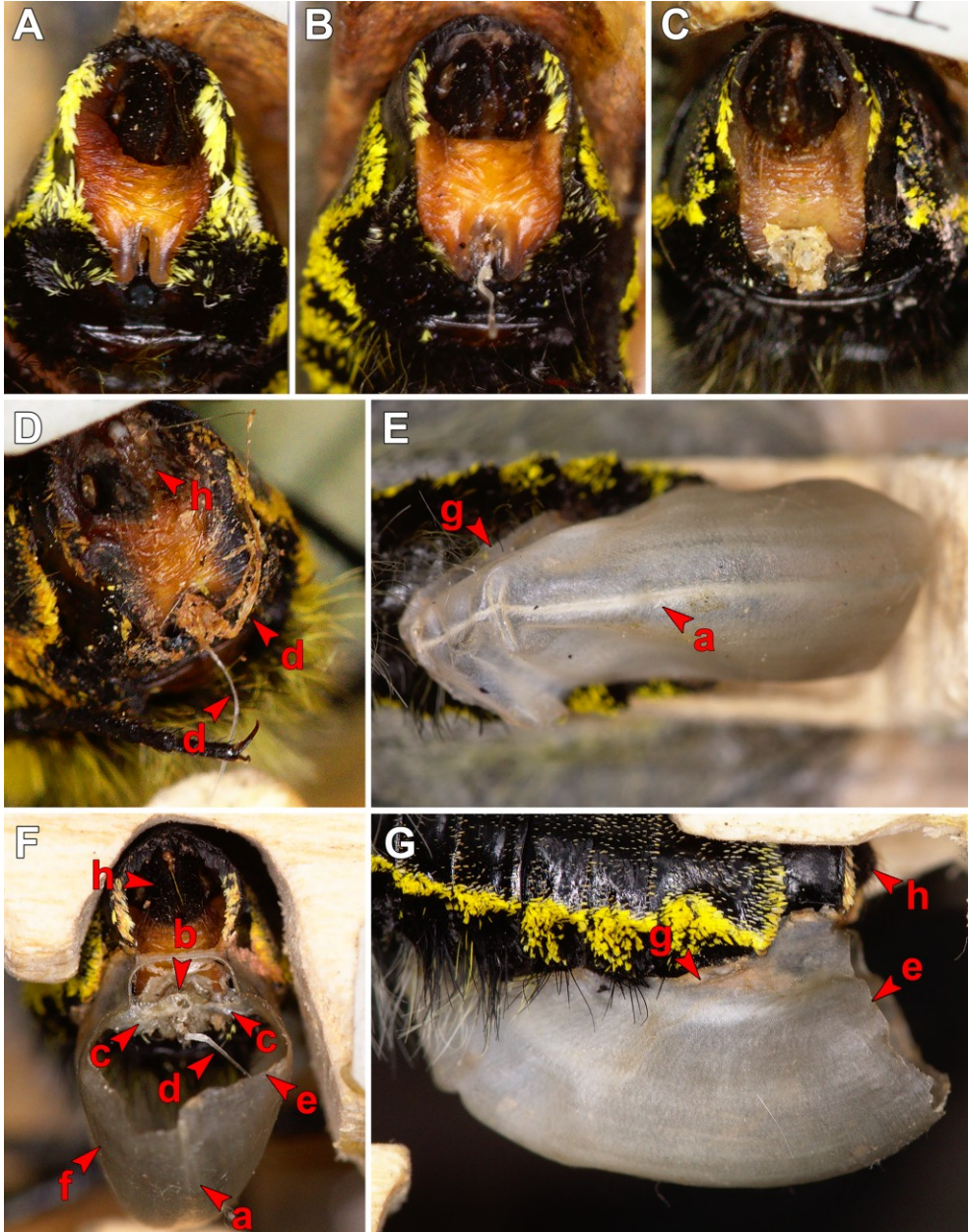
Három morfológiailag különböző, a nőstény párzónyíláshoz rögzített képletet írtunk le (2. ábra), amelyeket összefoglaló néven PárzóNyílás-Függelékeknek (PNyF) hívunk. Leírtunk egy negyedik esetet is, amikor a nőstény párzónyílásának szinusz (ostium bursae; a sekély öböl, amiben a párzónyílás helyezkedik el; SCOBLE 1992, CARVALHO *et al.* 2017) tiszta, nem látható függelék. Ezt az állapotot „nincs PNyF”-nek nevezzük, röviden nPNyF

(2. ábra A). Minden PNyF részben vagy teljes egészében elzárja a párzónylást, és megfigyeléssel könnyen azonosítható. A legkisebb PNyF a (i) filamentum, amely vékony, a párzónylásból kiálló, fonálszerű függelék, és a szinusz nem tölti ki (2. ábra B). Hossza változékony; lehet nagyon rövid is, ami alig látszik; egy $\sim 10\times$ -es nagyító szükséges lehet a biztos felismeréséhez. A második PNyF a (ii) plomba, amely érzékelhetően nagyobb, és részben vagy teljesen kitölti a szinusz (2. ábra C). A plomba kompakt és amorf, kiterjedhet a párzónylás köré, valamint 1–3 filamentum is előfordulhat rajta (2. ábra D); a kisebbek észleléséhez is szükséges lehet egy $\sim 10\times$ -es nagyító. A filamentumot és a plombát együttesen „kis PNyF”-nek (kPNyF) nevezzük, mivel a pajzsnál sokkal kisebb méretük miatt megkülönböztetésük bizonyos helyzetekben szükségtelen. A (iii) pajzs a plomához hidakkal rögzített, ráépített, hajlított és a plombát környező lemez; mérete jóval nagyobb, mint a plombáé, és szabad szemmel is jól látható (2. ábra E–G). Kiterjedhet a hasi potrohlemezekre, azokat fedheti és előrenyúlhat egészen a torig, habár néhány esetben olyan rövid, hogy csak az utolsó potrohlemezt takarja. Időnként a filamentumhoz hasonló, fonálszerű függelékek a pajzzsal körülvelt plombán is megfigyelhetők (2. ábra F). Egy pajzzsal körülvelt plomba nagyjából megegyezik a nagy méretű, üreges típusú szfrágisszal (CARVALHO *et al.* 2017, ORR 1995). Innentől a pajzs kifejezést használjuk, hogy utaljunk annak méreteire, valamint hogy hangsúlyozzuk a különbségeket és összefüggéseket a három PNyF között; a „pajzs” és a „szfrágisz” kifejezések kapcsolatát részletesebben tárgyaljuk az Értékelésben. A plomba és a pajzs együttesére, illetve más lepkefajok esetében továbbra is a szfrágisz kifejezést használjuk a nemzetközi irodalomnak megfelelően.

A filamentumok és plombák alak- és méretbeli változatossága, továbbá a pajzsokra helyezett jelölések lehetővé tették azok egyedi nyomon követését, azaz esetleges cserélődésük megfigyelését. Természetesen két egymást követő nPNyF állapotot nem tudtunk elkülöníteni. Egyes nőstények élete során egyetlen vagy kevés PNyF-et figyeltünk meg, míg másokon számos különböző PNyF cserélődött.

2. ábra (jobbra). Párzónylás-Függelék (PNyF) -típusok kis apollólepkéknél (A–G). **A:** nincs függelék a párzónylásban (poszterior-ventrális nézet). **B:** filamentum; a párzónylás öble (sinus vaginalis) nem kitöltött (poszterior-ventrális nézet). **C:** Plomba; a párzónylást az öböllel együtt teljesen takarja (poszterior-ventrális nézet). **D:** Plomba három filamentummal (d) és a tojócső helyzete (h). **E:** Ugyanaz a pajzs ventrális, **F:** poszterior és **G:** baloldali nézetből. A pajzson lévő középső varrat (a), a pajzst (f) és a plombát (b) összekötő hidak (c) jól láthatók. A pajzzsal körülvelt plombán előfordulhat filamentum (d) is. A pajzs felső (g) és hátsó pereme (e). A tojócsövet (h) nem takarja a pajzs; ez teszi lehetővé a nőstények egy életen át tartó lezárását (Ditrysia).

Figure 2 (right). Copulatory opening APpendix (CAP) types in Clouded Apollos (A–G). **A:** no appendix can be seen in the copulatory opening (posterior-ventral view). **B:** filament; the sinus vaginalis is not filled (posterior-ventral view). **C:** stopple; the sinus vaginalis is fully covered (posterior-ventral view). **D:** stopple with three filaments (d) and the position of the ovipositor (h). **E:** the same shield from ventral, **F:** posterior and **G:** lateral views. The shield's medial suture (a) and the bridges (c) connecting the stopple (b) and the shield (f) are clearly visible. A shielded stopple can bear filaments (d). The top (g) and the hind rim (e) of the shield. The shield does not cover the ovipositor (h), allowing females to be capped for life (Ditrysia).



Párosodási viselkedés

Vizsgálatunk alatt megfigyeltünk életük során többször párosodott hímeket és nőstényeket is. A kis apollólepkék hímei udvarlás nélkül, erőszakkal párosodnak, ahogyan a rokon fajok is (MCCORKLE & HAMMOND 1985, ORR 1988, 1995, 2002, ORR & RUTOWSKI 1991, KAWAGOE *et al.* 2001, MATSUMOTO *et al.* 2018). Amikor egy őjrátározó hím észrevesz egy nőstényt, megközelíti, majd a nőstény potrohát lábaival próbálja megragadni, hogy a párosodásnak megfelelő pozícióba kerüljön. A hímek sokszor repülnek más hímek után, akár meg is ragadhatják azokat, de az esetek túlnyomó többségében továbbállnak, amint érzékelik, hogy egy másik hímrel találkoztak. Ha párokat találunk, időnként előfordul, hogy a már párosodó hím megpróbálja lábaikkal eltolni a nősténytől, hogy átvegyék a helyét. Ezzel szemben a frissen előbújt, még sárgás-narancssárgás szárnyú nőstényeket nem veszik észre, vagy nem vesznek tudomást róluk. Miután a hím megragadja a nőstényt, a „párzási háromszög” pozíciót (3. ábra A) próbálja felvenni, ami a legtöbb nappali lepkére jellemző. Ilyenkor a két lepké ellentétes irányba néz, és potrohuk hátulsó végével kapcsolódnak. A nőstény gyakran mozog a párzás alatt, magával hurcolja a rajta lógó, mozdulatlan hímét, esetenként lefelé a sűrű aljnövényzetbe, vagy éppen felfelé a növények csúcsára. A párzás néhány tíz perctől kezdve órákon át is tarthat, amely során a hímek különböző PNyF-eket készíthetnek. A délután kezdődő párzások másnap reggelig is tarthatnak, valószínűleg azért, mert az éjszaka közeledtével a lepkék kihűlnek, és a párzási pozícióban maradnak. A pajzs a hím valvák (a kis apollólepkénél a hím ivarszerv hasi helyzetű, páros, erősen szklerotizált „lapátja”; 4. ábra A–C) körül keletkezik, és azonnal szilárdul, miközben azt a hím készíti. Néhány alkalommal a hímeken is megfigyeltünk pajzsokat vagy -maradványokat (3. ábra B).

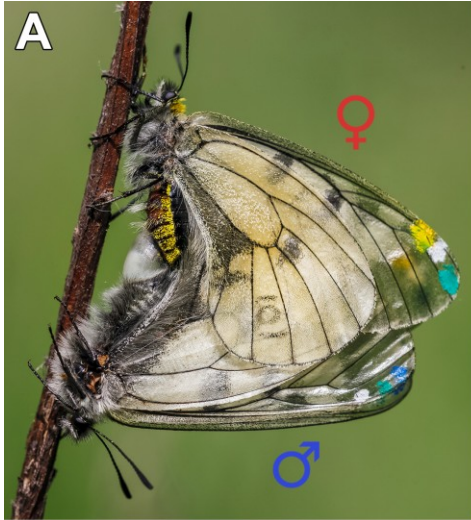
Tojásrakás

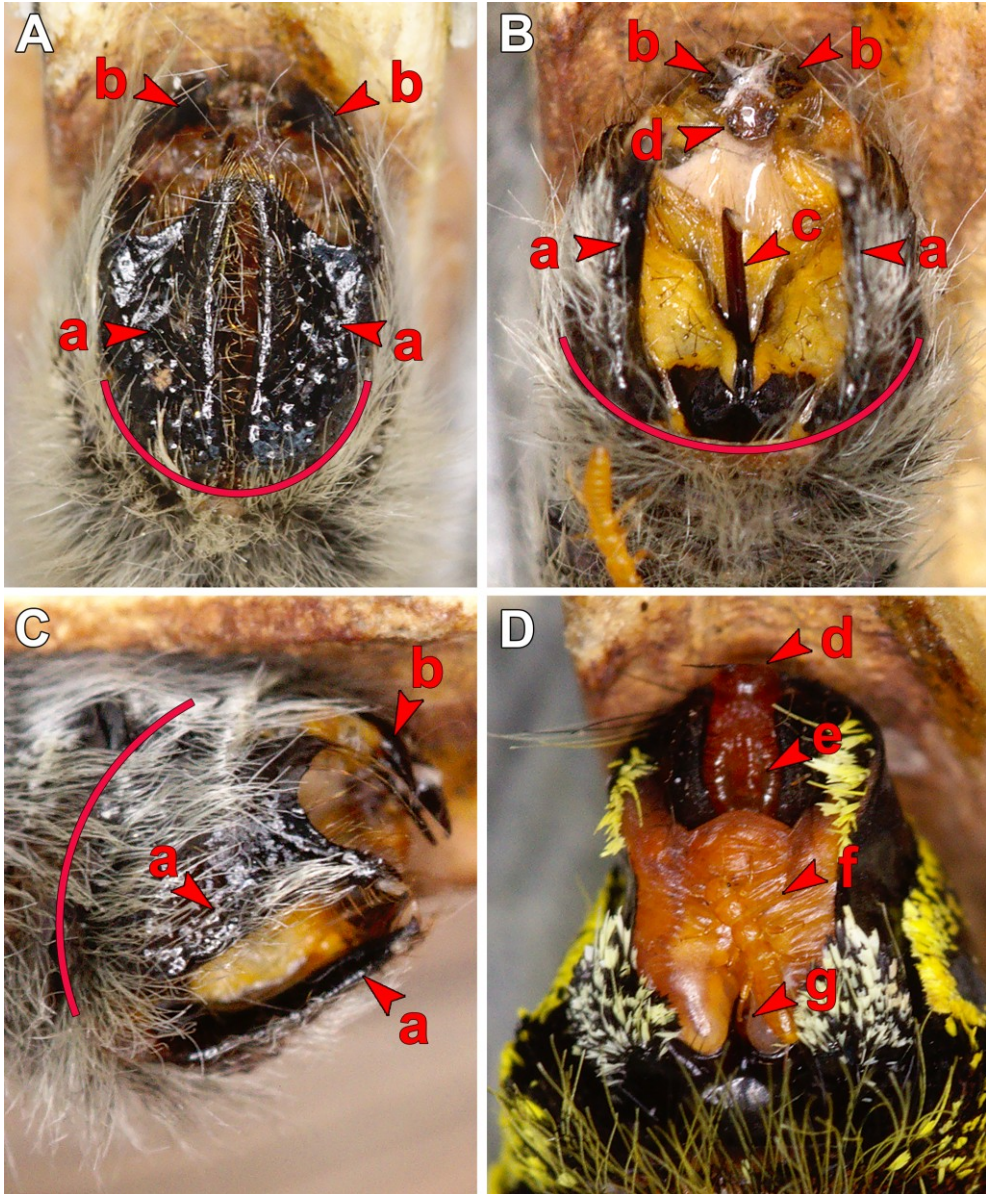
A párosodott nőstény egyed keltike-fajokban (*Corydalis* DC. spp.), azaz a hernyókori tápnövényekben gazdag élőhelyfoltokat keres. A nőstények számottevő időt töltenek el a gyepszintben vagy avarban közlekedve, hogy megfelelő felületeket (avar, fű vagy kéreg) találjanak, amelyekre tojásaikat egyesével ragaszthatják. Egy alkalommal csak néhány tojást raknak, mivel szükségük van napozásra, mielőtt a következő adagot elhelyezik. Megfigyeléseink alátámasztják, hogy a pajzsok időnként nehezítik a tojásrakást, mivel miattuk a tojócsővel körülményesebb elérni és kiválasztani a megfelelő felületet. Továbbá találtunk tojásokat pajzsok felületére ragadva (GÓR *et al.* 2023).

3. ábra (jobbra). **A:** kis apollólepkék „párzási háromszög” pozíciója éppen készülő pajzsral. A szárnyakon a jelöléseink láthatók. **B:** a hím valváira ragadt pajzsanyag. **C:** egy jellegzetes pajzs. **D:** egy rövid és erősen deformált „félkész” pajzs. **E:** a pajzsra látható lyukak átmérője hasonló az aedeaguséhoz (hím párzószerv). **F:** egy, valószínűleg eltávolítási kísérlet során megsérült pajzs. A fekete pöttyök a pajzsokon a jelöléseink.

Figure 3 (right). **A:** ‘mating triangle’ position in Clouded Apollons during shield production. Our markings on the wings can be seen. **B:** shield material stuck on the male valvae. **C:** an average shield. **D:** a short, malformed ‘incomplete’ shield. **E:** holes on the shield made by a device similar in diameter to that of the aedeagus (male copulatory organ). **F:** a damaged shield probably after a removal attempt. Black dots on the shields are our markings.

HÍM PÁRÓRZÉS KIS APOLLÓLEPKÉNÉL





A PNyF eltávolítása

Vizsgálatunk során megfigyeltünk és videón rögzítettünk hét pajzseltávolítást és eltávolítási kísérletet (GÓR *et al.* 2023). Ezek során a hímek lábaikkal próbálják megragadni a nőtény testét, és valvaikkal igyekeznek megfogni a pajzsot (5. ábra A). Ezután megpróbálják felemelni a pajzs elülső végét valvaikkal és uncusaikkal (kis apollólepkénél két pár, erősen szklerotizált hátulsó fogókarom a hím ivarszerven). Ezzel párhuzamosan a valvák lassan nyomkodják a pajzsot. Mindezek alatt az erősen szklerotizált, hegyes páرزószervükkel (aedeagus) szurkálnak a nőtény páرزónylása körül, ahol a szfrágisz rögzül (4. ábra B, 5. ábra A). A szfrágisz elfordulhat a plomba nyaka körül, amikor kellőképpen meglazul, ezután a hím először megpróbálja leválasztani a szfrágisz pajzsát úgy, hogy a plomba nyakát levágja a belső dugóról a valvák hegyes csúcaival (4. ábra A–C). A pajzs leválasztása után a valvakkal megfogja és eltávolítja a belső dugót a nőtény páرزónylásától potrohmozdulatok segítségével. A sikeres eltávolítás után a hím valvái és az aedeagus a nőtény páرزónylása körül mozognak, mielőtt a párzási háromszög pozíció kialakul (5. ábra B). A hímek egy idő után feladhatják az eltávolítási kísérletet. Továbbá, néhány nőtény esetén 1–5 lyukat (3. ábra E), letöréseket vagy gyűrődést találtunk a pajzsokon vagy éppenséggel törött vagy lógó pajzsokat észleltünk (3. ábra F). Ezek valószínűleg eltávolítási próbálkozások eredményei.

A PNyF variabilitása

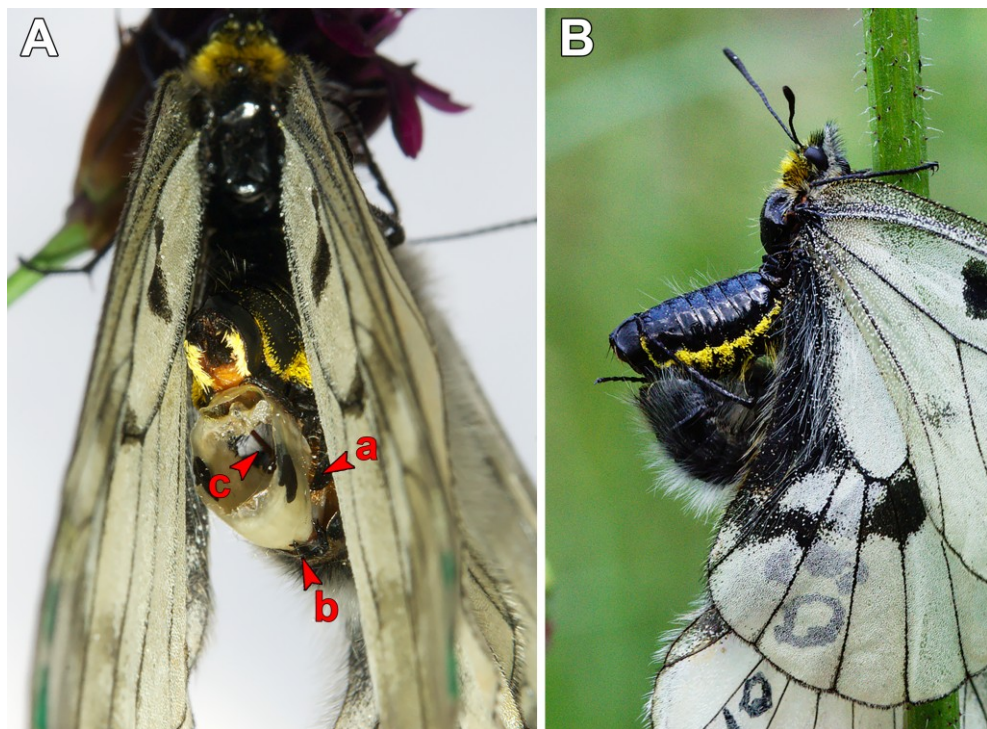
A hat év során összesen 154 nPNyF állapotot, 127 filamentumot, 120 plombát és 356 pajzsot figyeltünk meg. A függelékek száma évek között változatos volt, csakúgy, mint a pajzsot viselő nőtények százalékos aránya a pajzsot nem viselőkhöz képest. Ennek minimuma 67,9%, maximuma pedig 80,0% volt. Összesen 23 pajzs veszett el (GÓR *et al.* 2023).

Vizsgálatunk alatt 348 nőtény 356 pajzsát mértük le. Igen nagy változatosságot találtunk a pajzshosszokban (min–max: 3,78–13,00 mm; átlag $\pm$ SD: 9,47 $\pm$ 1,36 mm), a magasságokban (min–max: 2,35–5,23 mm; átlag $\pm$ SD: 4,29 $\pm$ 0,43 mm) és a szélességekben (min–max: 1,98–3,93 mm; átlag $\pm$ SD: 3,21 $\pm$ 0,25 mm) is. A minimum és maximum méretek közötti különbségek feltűnően nagyok voltak az átlagokhoz képest (hosszúságtartomány 9,22 mm; 97%-a az átlagnak; magasságtartomány 2,88 mm; 67%-a az átlagnak; szélességtartomány 1,95 mm; 61%-a az átlagnak). A pajzshossz nem változott szignifikánsan az évek között, azonban a magasság és a szélesség igen (GÓR *et al.* 2023).

4. ábra (balra). A hím (A–C) és nőtény külső ivarszerv (D) kis apollólepkénél. A: a valvák (a; singular: valva, in Clouded Apollos, a ventral pair of sclerotised claspers of the male genitalia) and the unci (b; singular: uncus, in Clouded Apollos, two posterior pairs of sclerotised claspers of the male genitalia) are closed, B: open. The position of the aedeagus (c; male copulatory organ) and the anus. C: lateral view of the male genitalia with the valvae (a) and the unci (b). Red lines show the place of the shield material release (A–C). D: the position of the anus (d), the ovipositor (e) and the externalised sterigma (f; the sclerotised membrane around the copulatory opening) bearing the sinus vaginalis (g) in which the female copulatory opening is situated.

Figure 4 (left). Male (A–C) and female (D) external genitalia in the Clouded Apollo butterfly. A: the valvae (a; singular: valva, in Clouded Apollos, a ventral pair of sclerotised claspers of the male genitalia) and the unci (b; singular: uncus, in Clouded Apollos, two posterior pairs of sclerotised claspers of the male genitalia) are closed, B: open. The position of the aedeagus (c; male copulatory organ) and the anus. C: lateral view of the male genitalia with the valvae (a) and the unci (b). Red lines show the place of the shield material release (A–C). D: the position of the anus (d), the ovipositor (e) and the externalised sterigma (f; the sclerotised membrane around the copulatory opening) bearing the sinus vaginalis (g) in which the female copulatory opening is situated.

Terepi megfigyeléseink során jelentős változatosságot találtunk a filamentumok, plombák és pajzsok alakjában, méretében és színében, valamint számos deformitást is észleltünk (3. ábra C–D). A filamentumok között találtunk rövid, vastagokat és nagyon vékony, hosszúakat is. A plombák között voltak kis méretű dugók és nagy, pecsétszerű függelékek is, amelyek beborították az egész párzónyílás szinuszát. A pajzs színe az elefántcsontszínűtől egészen a szürkés-feketéig változott rózsás/sárgás/zöldes behintésekkel, és lehetett áttetsző is (6. ábra).

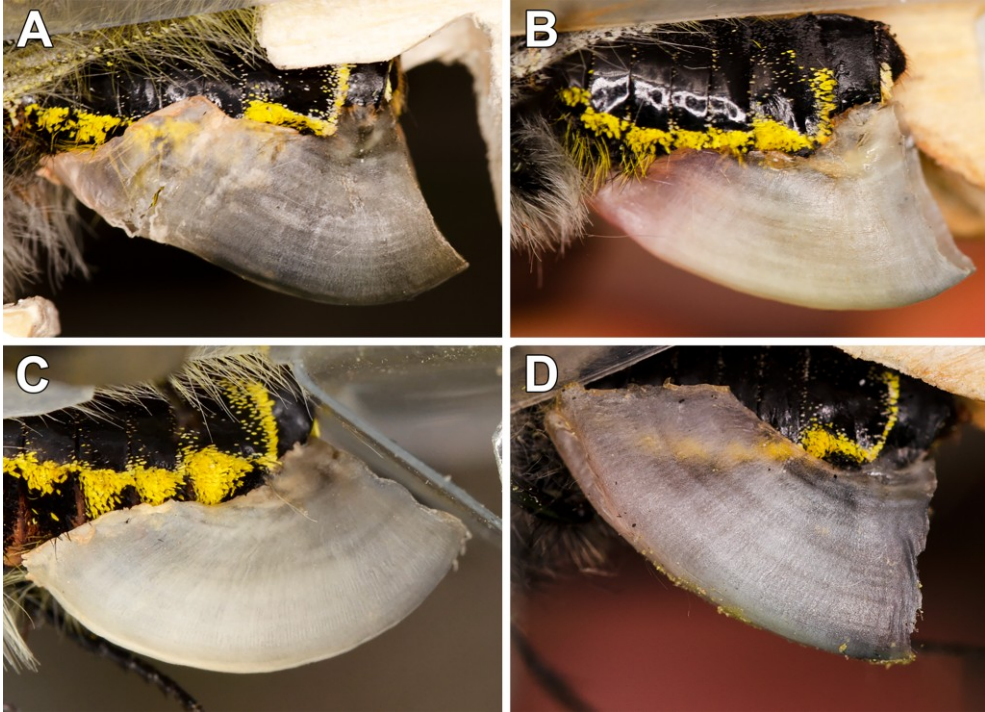


5. ábra. A: hím kis apollólepke próbálja eltávolítani a pajzsot a nőténnyről, hátulnézetben. A valvákcal (a) és az uncusokkal (b) tartja a pajzsot, miközben az aedeagusszal (c) döfködi a plomba környékét. B: hím kis apollólepke próbálja eltávolítani a nőtény párzónyílásában lévő plombát, oldalnézetben.

Figure 5. A: a male Clouded Apollo attempts to remove the shield from the female, rear view. The valvae (a) and the unci (b) hold the shield, while the aedeagus (c) is thrusting towards the stopple neck. B: a male Clouded Apollo attempts to remove the stopple from the female copulatory opening, lateral view.

Értékelés

Három különböző párörzési függeléket különítettünk el a 492 megfigyelt kis apollólepke nőténnyen. Számos nőtényt függelékek nélkül is megfigyeltünk életük egy szakaszában. Egyes esetekben egymás után különböző típusokat lehetett azonosítani egyetlen nőténnyen. Az eltűnt függelékek jelentős része a hímek párosodási kísérletének tudható be. Nagy különbségeket találtunk mind a pajzsméreteken, mind a PNyF-típusok alakjában.



6. ábra. A pajzs színének változatossága. **A:** sötét pajzs, **B:** rózsaszínes, sárgás pajzs, **C:** tövén elefántcsontszínű, végén szürkés pajzs, **D:** sötét színű, áttetsző pajzs rózsaszínes behintéssel.

Figure 6. Variability in shield colouration. **A:** mostly dark shield, **B:** shield with rose and yellowish perfusion, **C:** shield with ivory colour at the anterior, and greyish at the posterior end, **D:** a dark shield with pinkish perfusion.

Terminológia

Bevezettük a PárzóNyílás-Függelék (PNyF) kifejezést, amelynek három típusát: a filamentumot, a plombát és a pajzsot különböztettük meg (2. ábra). Ezek a kategóriák elsősorban (i) természetes populációkon nem invazív, külső vizsgálaton alapuló munkák során alkalmazhatók, (ii) segítik megérteni a kis apollólepke hímek párórzésbe történő befektetésének változatosságát, (iii) hangsúlyozzák a függelékek közötti kapcsolatokat, valamint (iv) kiküszöbölik az általános kifejezések kétértelműségét, amelyeket leginkább fajspecifikus képletekre használnak sok taxon esetén. Például a párzási dugó kifejezést általánosságban használják olyan képletekre, amik megakadályozzák a további párzást, és sok taxonnál megtalálhatók egészen a fonálférgektől (TIMMERMEYER *et al.* 2010) a főemlősökig (DUNHAM & RUDOLF 2009). Ezek formájukban, eredetükben, valamint anyagukban jelentősen eltérhetnek. Továbbá lehetnek belső (pl. Lepidoptera: Papilionini; MATSUMOTO & SUZUKI 1995), valamint külső dugók is (pl. Nematoda: *Rhabditis regina*; CANALES-LAZCANO *et al.* 2019). A szfrágisz CARVALHO *et al.* (2017) definíciója szerint a hím járulékos ivari mirigyéből származó külső képződmény, amelyet egy meghatározott, fajspecifikus struktúra jellemez, és a nőstény potrohához kapcsolódik, ahol a párzónyílást zárja el.

Ez számos változatos struktúrát lefed. A kis apollólepkéknél mi azt emeljük ki, hogy a három PNYF-típus tekintélyes méret- és alakbeli változatosságot mutatott. A plomba átfed a „párzási dugó” kifejezéssel, de a nagyobb plombák inkább a „csökevényes szfrágisszal” (CARVALHO *et al.* 2017) azonosíthatók. A pajzs az üreges típusú szfrágisz (CARVALHO *et al.* 2017, ORR 1995) térfogatának legnagyobb részét kitölti. A szfrágiszt a filamentumokkal és plombákkal ellentétben már sokat tanulmányozták (ORR 1988, 1995, VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009). ORR (1995) feltételezése szerint a pillangóknál (Papilionidae) a szfrágisz a spermatoforból származik, nem pedig megnagyobbodott párzási dugó. Mi azt emeljük ki, hogy a három típus méretbeli és formai változatossága a pár őrzésébe történő hím befektetés folytonos átmenetére utal. Úgy gondoljuk, hogy mindezek indokolják az itt javasolt nevezéktan bevezetését. Jelenleg ez a terminológia csak a kis apollólepkékre használható, habár valószínűleg kiterjeszthető legalább néhány, de leginkább a kis apollólepkét is magába foglaló *Driopa* KORSHUNOV, 1988 alnem egyéb fajaira is (CONDAMINE *et al.* 2018, ZHENG *et al.* 2018). Ez persze csak e fajok részletes tanulmányozásával lehetséges. Fontos, hogy mindhárom PNYF-típust megtaláltuk más magyarországi populációknál, akár egyazon hegyvidéken, akár távolabbi tájakon, több éven keresztül, minden megfigyelési alkalommal (GÓR *et al.* 2023). E megfigyelések azt mutatják, hogy a három PNYF-típus a kis apollólepké populációinak jellemzője.

PNyF-ek anyaga és eredete

Úgy tűnik, hogy a három PNYF-típus egyazon anyagból készül, habár ennek megállapításához kémiai vizsgálatokra lenne szükség, amelyeket mi nem végeztünk. A pajzs a valvák körül keletkezik, amit sosem figyeltünk meg, amikor a hímek csak filamentumot vagy plombát készítettek. Ez egy többszörös rendszert feltételez, amely a plomba anyagát az aedeaguson, míg a pajzs anyagát sok vékony csatornán keresztül vezeti, amelyek a valvák elülső szélei és a 8. haslemez (a potroh kutikulájának hasoldali szegmense; ORR 1995) közötti membrán mentén nyílnak. A pajzs felületének elülső-hátulsó görbülete mentén látható bordázottság (2. ábra E, G) alátámasztja azt a hipotézist, hogy az anyag szűk nyílások sorozatán keresztül választódik ki. A valvák öntőformaként szolgálhatnak a pajzs kialakításához. Ezt igazolja a pajzson található középső varrat (2. ábra E), amelyet a páros valva középső élei közötti kis hasadék képezhet, ahol a valvák összeérnek (4. ábra A–C). Valószínűleg minden PNYF belső dugóval rögzül a nőtényi vaginájába (ORR 1988, 1995).

PNyF-készítés

Az anyag hasonlóság, az összes PNYF-típus méretének változatossága, valamint a plombákon (pajzsos vagy nem) a filamentumokhoz hasonló szálak gyakori jelenléte befektetés-től függő folyamatos átmenetre utalnak a filamentumoktól a plombáig és a plombáktól a pajzsokig, amelyek látszólag megegyező folyamatok során készülnek. Feltételezzük, hogy a hímek párőrzésbe való befektetésével növekszik az ehhez szükséges anyagmennyiség és idő, és így a nőtényi hüvelyében lévő esetleges belső dugókat tovább építhetik filamentumokká, plombákká, majd pajzsokká. Ezt a következő érvек támasztják alá: (i) filamentum készülhet akkor, amikor a hím visszahúzza aedeagusát a hüvelyből a hegyén még meg nem szilárdult PNYF-anyaggal. Ez megmagyarázhatja, hogy miért nemcsak a párzónyílásban találhatók szálak, hanem gyakran a plomba tetején is, még akkor is, ha a plombát pajzs veszi

körül. Ez arra utal, hogy az aedeagusnak fontos szerepe van a plombák kialakításában. (ii) Az amorf plomba akkor készülhet, amikor a hímek képesek és hajlandók többször befedtetni a pár őrzésébe. A plomba hatékonyabban akadályozza a riválisok számára a hüvelybe hatolást, mintha csak egy belső dugó akadályozná az aedeagus bejutását, mivel a plomba kitölti a párzónylás szinuszát (ostium bursae), gyakran teljesen lezárva azt. A kettő vagy három szálat viselő plombák azt mutatják, hogy a hímek megpróbálhatnak behatolni a plomba mellett vagy azon keresztül, és ezzel létrehozhatnak egy másikat (DICKINSON & RUTOWSKI 1989, MATSUMOTO & SUZUKI 1995). (iii) A PNYF eltávolításának lehetősége fenntarthatja a hímek befektetésének evolúcióját úgy, hogy a hímek egyre több erőforrást használtak a plomba körüli pajzsok előállítására azért, hogy akadályozzák annak eltávolítását. Feltételezzük, hogy az anyagbeli befektetés mértéke arányos a PNYF hatékonyságával, azaz a párórzés sikerességével. A filamentumok egyszerűen jelezhetik a kis méretű, könnyen eltávolítható belső dugókat, míg a plombák a filamentumoknál hatékonyabb védelmet nyújthatnak, a pajzsok pedig többnyire élethosszig tartanak.

Több lepkefajnál „félkész” szfrágiszokat figyeltek meg (MATSUMOTO 1987, ORR 1988, CARVALHO *et al.* 2017). A kis apollólepkék esetében ezek megegyezhetnek a plombákkal és a filamentumokkal, amelyek könnyen elkerülhetik a figyelmet a nem erre irányuló jelölés-visszalátásos vizsgálatokban (VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009). Találtunk néhány nagyon rövid pajzsú szfrágiszt is, amelyek „félkésznek” tekinthetők (3. ábra D). Hangsúlyozzuk azonban, hogy a folytonos befektetési elmélet jobban segít megérteni a PNYF-ek változátosságát, mint egy „kész” pajzs létrehozásának feltételezett célja. Bármilyen párosodási kísérletnél a végső PNYF típusát a hímek PNYF-re költethető anyag- és energiatartalékai, a párok egymáshoz viszonyított kondíciója, erőnléte és zavaró tényezők, például a riválisok vagy a ragadozók közbeavatkozása is meghatározhatja.

A szfrágisz hiánya és a PNYF eltávolítása

A kis apollólepke (VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009), a *P. clodius* (AUCLAND *et al.* 2004, CALABRESE *et al.* 2008) és a *P. smintheus* (CALABRESE *et al.* 2008, MATTER *et al.* 2012) természetes populációiban a nőtények egy kis hányadánál nem találtak szfrágiszt. Ezeket az egyedeket többnyire nem párosodottnak tekintették, de VLAŠÁNEK & KONVIČKA (2009) feltételezték, hogy ezek a nőtények akár el is veszíthették a szfrágiszukat. Ezen felül mi azt feltételezzük, hogy néhány nőtény kPNyF-et viselhetett, amelyeket a megfigyelők nem vettek észre. Vizsgálatunkban a repülés korai szakaszában a frissen kelt nőtényeket, valamint a PNYF-et viselő, de később azt elvesztő nőtényeket nPNyF-ként jegyeztük fel. Ez egyértelműen azt jelzi, hogy a PNYF hiánya nem tájékoztat a nőtény hüvelyében lévő belső dugó jelenlétéről, így értelemszerűen a szüzességről sem.

Néhány esetben mások is feljegyezték a szfrágisz elvesztését (PETERSEN 1928, MARSHALL 1901), amit részben annak tulajdonítottak, hogy azt egy hím eltávolította (MATSUMOTO & SUZUKI 1992, MATSUMOTO & SUZUKI 1995, VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009), részben annak, hogy spontán elveszett (PIERRE 1985, VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009). Egy viszonylag rövid pajzsú szfrágisz leesett, amikor egy nőtényt mértünk, ami arra utal, hogy a lazán rögzített szfrágiszok valóban spontán elveszhetnek. Esetenként megfigyeltünk olyan szfrágisz-eltávolítást is, amely során a hím valvaival és uncusaival megragadta a pajzsot (5. ábra A), és olyan folyadékot választott ki, amely valószínűleg felpuhítja a pajzs anyagát (ORR 1988). A folyamat során a pajzs alakja jelentősen eltorzulhat (3. ábra

D), ami nem történhetne meg puhítás nélkül. Olykor elszakadt pajzsokat is találtunk (3. ábra F), amelyeket valószínűleg nem puhítottak fel. Ha a pajzsfal vékony, akkor a valvák elszakíthatják, bár erre nincs közvetlen bizonyítékunk. Mivel a pajzs alapvetően akadályozza az aedeagus megfigyelését, nehéz felmérni annak szerepét a pajzssal körülvett plomba eltávolításában. Lyukakat is találtunk néhány pajzson (3. ábra E), amelyek alakja arra utal, hogy azokat kívülről az aedeagushoz hasonló átmérőjű szervvel fúrták ki a pajzs felpuhított állapotában. Úgy gondoljuk azonban, hogy ezek a próbálkozások eredménytelenek lehetnek, mivel a pajzs kellőképpen távol tartja az aedeagust a párzónyílástól ahhoz, hogy elegendő erőt fejtsen ki a hüvelyből történő kifeszetegetéséhez. Valószínűleg az aedeagus fűrőként is szolgálhat, amely áthatol a belső dugókon vagy a pajzs nélküli plombákon, valamint emelőként is szerepet játszhat a pajzs nélküli plombák hüvelyből történő kifeszetegetésében (ORR 1995). A valvák szerepe azonban egyértelműnek tűnik. Amikor a szfrágisz kellőképpen meglazult, néha elforgatják azt eredeti pozíciójából, és ezután valvaik harapófogó-szerű csúcsával megpróbálják levágni a plomba nyakát, ezzel eltávolítva a pajzssal körülvett plombát. A valvák kapirgáló mozgása a nőtény párzónyílás közelében a plombás nőtényekkel való párzási kísérletek során vagy a sikeres pajzseltávolítások után arra utal, hogy a hímek ezeket használják a nagy plombák vagy a hüvelyben lévő bármely PNyF-maradvány eltávolítására.

Megfigyeltük, hogy a legtöbb lepkével ellentétben a kis apollólepkénél a valvák szembetűnőek, viszonylag nagy méretük és ritkás pikkelyfedettségük miatt (4. ábra A–C), illetve idővel kopaszodnak, valószínűleg az intenzív használat miatt (GÓR *et al.* 2023). Ez a valvák különleges szerepét jelezheti, és felveti azt a hipotézist, hogy azon fajoknál, amelyeknél a plombák, szfrágiszok eltávolítása viszonylag gyakori más, esetleg szintén szfrágiszt viselő fajokhoz képest (v.ö. *Parnassius davydovi* (CHURKIN, 2006); GÓR *et al.* 2023), a valvák megnagyobbodtak, szklerotizálódtak és részben elvesztették pikkelyborításukat az evolúció során. A valvák durva sörtéket viselnek, különösen a hátsó végükön, amelyek még az idős hímeken is látszanak, akkor is, ha a pikkelyek már lekoptak (GÓR *et al.* 2023). A sörték talán mechano- és/vagy szaglőreceptorokat hordozhatnak (Prof. JEAN-FRANÇOIS PICIMBON személyes közlése), amelyek valószínűleg kulcsfontosságúak a nőtény párzónyílásában lévő PNyF-ek azonosításában, a valvák mozgásának irányításában és a hím tájékoztatásában arról, hogy kitartson-e a nőtény mellett vagy otthagyja-e.

A PNyF variabilitása

A kevés pajzsvesztés (GÓR *et al.* 2023) a pajzsok teljes számához viszonyítva azt jelenti, hogy eltávolítása költségesebb lehet, mint a kPNyF-ek eltávolítása. A pajzs eltávolítása akár több óráig is eltarthat, míg a pajzs levágása után a megmaradt dugót néhány percen belül eltávolítják a hímek, bár e folyamatok hosszáról nincs elegendő adatunk ahhoz, hogy megbízható becsléseket adjunk. Azt is feltételezzük, hogy a pajzs eltávolításának magas az energiaköltsége, beleértve a nőtény pozícióban tartását is. A pajzsméretet az mutatják, hogy a pajzsok között jelentős eltérések vannak hosszban, magasságban és szélességben is, néhány szélsőséggel kiegészítve. Ez a változatosság származhat a hím erőforrások közötti különbségekből (MATSUMOTO 1987, ORR 2002), a hímek befektetési döntéséből vagy a rivális hímek, a párosodni nem hajlandó nőtények (a szerzők megfigyelése), esetleg ragadozók által okozott zavarásokból. A pajzs alakja és mérete fontos szerepet játszhat a szfrágisz-eltávolítási kísérletekben, mivel a nagyobb pajzsokat nehezebb lehet a valvakkal megra-

gadni, és így a plomba nyakát nehezebb elérni. A hímek a valvák segítségével alkotják a pajzsot, ezért a méretek talán részben függhetnek a valvák méretétől, és/vagy a hímek a nőtény minősége alapján dönthetnek arról, hogy milyen és mekkora PNYF-et készítsenek. A nőtény rovaroknál a kisebb testméret általában alacsonyabb termékenységgel jár, és utódaik túlélése is alacsonyabb (HONĚK 1993), így mérete alapján elvileg felmérhető a nőtény minősége.

Hím költség és haszon

Feltételezzük, hogy egy pajzs előállítása sokkal költségesebb, mint a kPNyF-ek készítése, mivel ezek a pajzsok nagyobb anyagmennyiséget és előállítási időt igényelnek. Nem tudtuk megbecsülni, hogy egy hím hány pajzsot tud készíteni élete során, de a laboratóriumi körülmények között megfigyelt, különböző szfrágiszt viselő lepkefajoknál a hímek kimerülése, ami „félkész” szfrágiszt eredményez, azt jelzi, hogy a nagy szfrágiszok magas költséggel járnak (MATSUMOTO & SUZUKI 1995, ORR 1995). Ezenkívül a pajzs előállítására (vagy eltávolítására) használt idő nem fordítható arra, hogy más nőtényekkel párosodjanak vagy hogy táplálkozással pótolják felhasznált erőforrásaikat.

Néhány hím és nőtény párosodását többször is megfigyeltük. Az ilyen promiszkuus párzási rendszerekben a párosodásért folytatott erős hím–hím versengés és az ivari dimorfizmus várhatóan erős ivari konfliktust eredményez (PARKER 1979). A PNYF-ek arányának éves változása (GÓR *et al.* 2023) olyan ingadozó feltételeket jelez, amelyek befolyásolják egy adott PNYF-típus előállításából származó hím hasznát. Ennek oka lehet a felnőttkori ivararány éves ingadozása (SZIGETI *et al.* 2019), ami eltérő mértékű hím versengéssel járhat. Más tanulmányokhoz hasonlóan (kis apollólepke: VLAŠÁNEK & KONVIČKA 2009; más apollólepkék: AUCKLAND *et al.* 2004, CALABRESE *et al.* 2008, MATTER *et al.* 2012), eredményeink is azt mutatják, hogy a legtöbb nőtény pajzsos (GÓR *et al.* 2023), ami arra utal, hogy a hím nagyobb befektetése hatékonyabb, és általában szükséges az apaság biztosításához. Rovaroknál gyakran az utolsóként párosodott hím termékenyíti meg a többször párosodott nőtény petéinek nagy részét (BOGGS & WATT 1981, SIMMONS 2001, de lásd TREGENZA & WEDELL 2002), így azon hímek, amelyek egy életre monopolizálnak egy nőtényt, szelektív előnyre tehetnek szert riválisaikkal szemben (ALCOCK 1994).

Nőtény költség és haszon

A nőtények számára is előnyös lehet az életre való lezárás, ha a pajzsok és a nagy plombák vizuális (ORR & RUTOWSKI 1991, ORR 1995) és tapintási jelzéseként szolgálnak (MATSUMOTO 1987, ORR 1988), megóvva őket a hímek további zaklatásától. A legtöbb esetben azt figyeltük meg, hogy a hímek azonnal otthagyják a nőtényeket, miután észlelték a pajzsot. Néhány esetben azonban egyszerre több hímet is észleltünk, amint lábaikkal megragadják ugyanazt a nőtényt, egymást a lábaikkal eltolva, és részben lábaikat, részben valváikat is használva tartják meg a nőtény potrohát. Ez a folyamat nagy valószínűséggel sérüléseket okozhat a nőtényben. A pajzsok mechanikai védelmet nyújthatnak az esetleges sérülésekkel szemben, amelyek abból fakadnak, hogy a hímek megpróbálhatják kipiszkálni a plombákat a hegyes aedeagusukkal és valváikkal. Néhány rovarcsoportnál ismert, hogy a hímek megsebesíthetik a nőtényeket párzás közben (STUTT & SIVA-JOTHY 2001, RÖNN

et al. 2007). A zaklatás megelőzésével időt nyerhetnek a nőtények, amelyet táplálékkérésre, napozásra vagy tojásrakásra fordíthatnak.

A szfrágiszok nagy és nehéz függelékek [a nőtény testtömegének akár 3–5%-a is lehet (a szerzők nem publikált adatai)], amelyek nagyobb szárnyterhelést (FRIC *et al.* 2006), és a tojásrakás során hosszabb kezelési időt eredményezhetnek. A nagy pajzsok megnehezíthetik a megfelelő felület megtalálását a tojásrakásnál, ami növeli annak időbeli költségét. Ezen túlmenően az élethosszig lezárt nőtények utódainak genetikai variációjának csökkenése fitneszköltségekkel járhat, mivel kevésbé valószínű, hogy túlél egy homogénebb utód-csoport, mint a több hímrel párosodni képes nőtények utódai, különösen erősen változó környezetben (JENNIONS & PETRIE 2000). A nőtény termékenysége csökken a hím–hím versengés fokozódásával; a természetes szelekció csökkenti a szexuálisan szelektált szélsőséges hím tulajdonságok extremitását, és növeli a nőtények termékenységét (OKADA *et al.* 2021). Ilyen szexuálisan szelektált tulajdonság lehet a hím valvák extrém mérete és szklerotizálódása, ami a PNyF-ek eltávolításában betöltött szerepükre utalhat.

Összefoglalás

A kis apollólepkéknél a nagy pajzsok mellett a hímek rendszeresen készítenek kisebb függelékeket is a nőtény lepkék monopolizálásához. Feltételezzük, hogy a PNyF mérete arányos annak hatékonyságával, valamint a hímek befektetési költségeivel. A nagy pajzsok (szfrágiszok) valószínűleg egy életen át megmaradnak a nőtényeken, ennek ellenére néhány esetben észleltük azok elvesztését, valamint hímek általi eltávolítását. A pajzshosszban talált nagy változatosság magyarázhatja az elvesztéseket, mivel a nagyobb pajzsú szfrágisz hosszabb ideig fennmaradhat. Közvetlen megfigyelések és videofelvételek mutatják a valvák és az aedeagus különböző szerepeit a PNyF-ek létrehozásában, rögzítésében és eltávolításában. A kis apollólepkékhez hasonlóan más szfrágiszt viselő lepkéknél is érdemes lenne részleteiben vizsgálni a lehetséges alternatív párörzést szolgáló képleteket.

Köszönetnyilvánítás. Köszönjük a terepi mintavételben nyújtott segítségét KÖRÖSI ÁDÁMnak és az ÁTE Biológia BSc- és Biológus MSc-szakos hallgatóinak. Az ÁTE Doktori Iskolája GÓR ÁDÁM és a MATE Biológiai tudományi Doktori Iskolája PÁSZTOR KATA részére biztosított PhD-ösztöndíjakat a terepi mintavétel, valamint a kézirat megírása során. PEREGOVITS LÁSZLÓ és NAGY Z. LÁSZLÓ logisztikai segítséget nyújtottak. DR. BAKONYI GÁBOR és DR. HORNING ERZSÉBET észrevételei jelentősen segítettek a kézirat megfogalmazásában. A Természetvédelmi Hatóság engedélye: KTF 31430/2014. Az elemzésekhez és a kézirat elkészítéséhez szabad és szabadon felhasználható szoftvereket használtunk (Zotero, R, RStudio, Darktable, LibreOffice, GoogleDocs, LinuxMint).

Irodalomjegyzék

- ALBERTS S.C., ALTMANN J. & WILSON M.L. (1996): Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, 51: 1269–1277. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0131>
- ALCOCK J. (1994): Postinsemination associations between males and females in insects: The mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39: 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.39.1.1>
- ARNQVIST G. & ROWE L. (2002): Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature*, 415: 787–789. <https://doi.org/10.1038/415787a>
- AUCKLAND J.N., DEBINSKI D.M. & CLARK W.R. (2004): Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. *Ecological Entomology*, 29: 139–149. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00581.x>
- BOGGS C.L. & WATT W.B. (1981): Population structure of pierid butterflies IV. Genetic and physiological investment in offspring by male *Colias*. *Oecologia*, 50: 320–324. <https://doi.org/10.1007/BF00344970>
- CALABRESE J.M., RIES L., MATTER S.F., DEBINSKI D.M., AUCKLAND J.N., ROLAND J. & FAGAN W.F. (2008): Reproductive asynchrony in natural butterfly populations and its consequences for female matelessness. *Journal of Animal Ecology*, 77: 746–756. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01385.x>
- CANALES-LAZCANO J., CONTRERAS-GARDUÑO J. & CORDERO C. (2019): Strategic adjustment of copulatory plug size in a nematode. *Current Zoology*, 65: 571–577. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy067>
- CARVALHO A.P.S., MOTA L.L. & KAWAHARA A.Y. (2019): Intersexual ‘Arms Race’ and the evolution of the sphragis in *Pteronymia* butterflies. *Insect Systematics and Diversity*, 3: 1–13. <https://doi.org/10.1093/isd/ixy021>
- CARVALHO A.P.S., ORR A.G. & KAWAHARA A.Y. (2017): A review of the occurrence and diversity of the sphragis in butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *ZooKeys*, 694: 41–70. <https://doi.org/10.3897/zookeys.694.13097>
- CHAPMAN T., BANGHAM J., VINTI G., SEIFRIED B., LUNG O., WOLFNER M.F., SMITH H.K. & PARTRIDGE L. (2003): The sex peptide of *Drosophila melanogaster*: Female post-mating responses analyzed by using RNA interference. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 9923–9928. <https://doi.org/10.1073/pnas.1631635100>
- CONDAMINE F.L., ROLLAND J., HÖHNA S., SPERLING F.A.H. & SANMARTÍN I. (2018): Testing the role of the Red Queen and Court Jester as drivers of the macroevolution of Apollo butterflies. *Systematic Biology*, 67: 940–964. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy009>
- DANCHIN E.G.J., GIRALDEAU L.-A. & CÉZILLY F. (2008, eds.): *Behavioural ecology*. Oxford University Press, Oxford. 874 pp. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00361253>
- DANZY J., GUTIERREZ V., PAMPUSH J. & CAMPBELL B. (2009): Factors affecting the distribution of copulatory plugs in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Folia Primatologica*, 80: 264–274. <https://doi.org/10.1159/000252585>
- DICKINSON J.L. & RUTOWSKI R.L. (1989): The function of the mating plug in the chalcid checkerspot butterfly. *Animal Behaviour*, 38: 154–162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80074-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80074-0)
- DIXSON A.F. & ANDERSON M.J. (2002): Sexual selection, seminal coagulation and copulatory plug formation in primates. *Folia Primatologica*, 73: 63–69. <https://doi.org/10.1159/000064784>

- DOUGHERTY L.R. & SIMMONS L.W. (2017): X-ray micro-CT scanning reveals temporal separation of male harm and female kicking during traumatic mating in seed beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284: 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0550>
- DUNHAM A.E. & RUDOLF V.H.W. (2009): Evolution of sexual size monomorphism: The influence of passive mate guarding. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01768.x>
- EDWARD D.A. (2015): The description of mate choice. *Behavioral Ecology*, 26: 301–310. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru142>
- EENS M. & PINXTEN R. (1995): Inter-sexual conflicts over copulations in the European starling: Evidence for the female mate-guarding hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 71–81. <https://doi.org/10.1007/BF00170711>
- FRIC Z., KLIMOVA M. & KONVIČKA M. (2006): Mechanical design indicates differences in mobility among butterfly generations. *Evolutionary Ecology Research*, 8: 1511–1522.
- GERGELY P., GÓR Á., HUDÁK T., ILONCZAI Z. & SZOMBATHELYI E. (2018): *Nappali lepkéink – Határozó terepre és természetfotókhoz (Második, javított kiadás)*. Kitaibel Kiadó, Biatorbágy, 264 pp.
- GÓR Á., FÓNAGY A., PÁSZTOR K., SZIGETI V., LANG Z. & KIS J. (2023): Facultative male investment in prolonged mate-guarding in a butterfly. *Behaviour*, 160: 515–557. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10219>
- HONÉK A. (1993): Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos*, 66: 483–492. <https://doi.org/10.2307/3544943>
- JENNIONS M.D. & PETRIE M. (2000): Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, 75: 21–64. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00040.x>
- JORMALAINEN V. (1998): Precopulatory mate guarding in crustaceans: Male competitive strategy and intersexual conflict. *Quarterly Review of Biology*, 73: 275–304. <https://doi.org/10.1086/420306>
- KAWAGOE T., SUZUKI N. & MATSUMOTO K. (2001): Multiple mating reduces longevity of females of the windmill butterfly *Atrophaneura alcinous*. *Ecological Entomology*, 26: 258–262. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00326.x>
- KING B.H. & FISCHER C.R. (2005): Males mate guard in absentia through extended effects of postcopulatory courtship in the parasitoid wasp *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Insect Physiology*, 51: 1340–1345. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.08.004>
- KONVIČKA M., DUCHOSLAV M., HARAŠTOVÁ M., BENEŠ J., FOLDYNOVÁ S., JIRKŮ M. & KURAS T. (2001): Habitat utilization and behaviour of adult *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in the Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Nota Lepidopterologica*, 24: 39–51.
- KONVIČKA M. & KURAS T. (1999): Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Journal of Insect Conservation*, 3: 211–223. <https://doi.org/10.1023/A:1009641618795>
- LEHTONEN T.K., SVENSSON P.A. & WONG B.B.M. (2016): The influence of recent social experience and physical environment on courtship and male aggression evolutionary ecology and behaviour. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0584-5>
- MARSHALL G.A.K. (1901): On the female pouch in *Acraea*. *The Entomologist*, 34: 73–75.
- MATSUMOTO K. (1987): Mating patterns of a sphragis-bearing butterfly, *Luehdorfia japonica* LEECH (Lepidoptera: Papilionidae), with descriptions of mating behavior. *Researches on Population Ecology*, 29: 97–110. <https://doi.org/10.1007/BF02515428>

- MATSUMOTO K., ORR A.G. & YAGO M. (2018): The occurrence and function of the sphragis in the Zerynthiine genera *Zerynthia*, *Allancastris* and *Bhutanitis* (Lepidoptera: Papilionoidea: Papilionidae). *Journal of Natural History*, 52: 1351–1376. <https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1464228>
- MATSUMOTO K. & SUZUKI N. (1992): Effectiveness of the mating plug in *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 157–163. <https://doi.org/10.1007/BF00166698>
- MATSUMOTO K. & SUZUKI N. (1995): The nature of mating plugs and the probability of reinsemination in Japanese Papilionidae. In: SCHRIBER J. M., TSUBAKI Y. & LEDERHOUS R. C. (eds.): *Swallowtail Butterflies: Their Ecology and Evolutionary Biology*. Scientific Publishers, Gainesville, pp. 145–154.
- MATTER S.F., REED B., ILLERBRUN K., DOYLE A., MCPIKE S. & ROLAND J. (2012): Young love? Mating of *Parnassius smintheus* Doubleday (Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 66: 111–113. <https://doi.org/10.18473/lepi.v66i2.a4>
- MCCORKLE D.V. & HAMMOND P.C. (1985): Observations on the biology of *Parnassius clodius* (Papilionidae) in the Pacific Northwest. *Journal of the Lepidopterists Society*, 39: 156–162.
- MEGLÉCZ E., NÈVE G., PECSENYE K. & VARGA Z. (1999): Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in north-east Hungary: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 89: 251–259. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00006-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00006-3)
- OKADA K., KATSUKI M., SHARMA M.D., KIYOSE K., SEKO T., OKADA Y., WILSON A.J. & HOSKEN D.J. (2021): Natural selection increases female fitness by reversing the exaggeration of a male sexually selected trait. *Nature Communications*, 12: 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23804-7>
- ORR A.G. (1988): *Mate conflict and the evolution of the sphragis in butterflies*. Doktori disszertáció. School of Australian Environmental Studies, Griffith University, 348 pp.
- ORR A.G. (1995): The evolution of the sphragis in the Papilionidae and other butterflies. In: SCHRIBER J.M., TSUBAKI Y. & LEDERHOUS R.C. (eds.): *Swallowtail Butterflies: Their Ecology and Evolutionary Biology*. Scientific Publishers, Gainesville, pp. 155–164.
- ORR A.G. (2002): The sphragis of *Heteronympha penelope* WATERHOUSE (Lepidoptera: Satyridae): Its structure, formation and role in sperm guarding. *Journal of Natural History*, 36: 185–196. <https://doi.org/10.1080/00222930010022926>
- ORR A.G. & RUTOWSKI R.L. (1991): The function of the sphragis in *Cressida cressida* (FAB.) (Lepidoptera, Papilionidae): A visual deterrent to copulation attempts. *Journal of Natural History*, 25: 703–710. <https://doi.org/10.1080/00222939100770461>
- PARKER G.A. (1974): Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223–243. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(74\)90111-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(74)90111-8)
- PARKER G.A. (2006): Sexual conflict over mating and fertilization: An overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361: 235–259. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1785>
- PARTRIDGE L. & HURST L.D. (1998): Sex and conflict. *Science*, 281: 2003–2008. <https://doi.org/10.1126/science.281.5385.2003>
- PETERSEN W. (1929): Über die sphragis und das spermatophragma der tagfaltergattung *Parnassius* (Lep.). *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 5: 407–413. <https://doi.org/10.1002/MMND.192919280506>

- PIERRE J. (1985): Le sphragis chez les Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae) [The sphragis in the Acraeinae (Lepidoptera Nymphalidae)]. *Annales de La Société Entomologique de France*, 21: 393–398.
- R CORE TEAM. (2022): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- REINHARDT K., NAYLOR R. & SIVA-JOTHY M.T. (2003): Reducing a cost of traumatic insemination: Female bedbugs evolve a unique organ. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 2371–2375. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2515>
- RÖNN J., KATVALA M. & ARNQVIST G. (2007): Coevolution between harmful male genitalia and female resistance in seed beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 10921–10925. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701170104>
- SAKALUK S.K. (1991): Post-copulatory mate guarding in decorated crickets. *Animal Behaviour*, 41: 207–216. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80472-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80472-5)
- SCHRÖDER T. (2003): Precopulatory mate guarding and mating behaviour in the rotifer *Epiphanes senta* (Monogononta: Rotifera). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 1965–1970. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2466>
- SCOBLE M.J. (1992): *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press, Oxford, 404 pp.
- SETTELE J., KUDRNA O., HARPKE A., KÜHN I., VAN SWAAY C., VEROVNIK R., WARREN M., WIEMERS M., HANSPACH J., HICKLER T., KÜHN E., VAN HALDER I., VELING K., Vliegenthart A., WYNHOFF I. & SCHWEIGER O. (2008): *Climatic risk atlas of European butterflies* (Vol. 1). Pensoft. <http://biorisk.pensoft.net/articles.php?id=1821>
- SIMMONS L.W. (2001): The evolution of polyandry: An examination of the genetic incompatibility and good-sperm hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 585–594. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00309.x>
- STOCKLEY P., FRANCO C., CLAYDON A.J., DAVIDSON A., HAMMOND D.E., BROWNRIDGE P.J., HURST J.L. & BEYNON R.J. (2020): Revealing mechanisms of mating plug function under sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117: 27465–27473. <https://doi.org/10.1073/pnas.1920526117>
- STUTT A.D. & SIVA-JOTHY M.T. (2001): Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 5683–5687. <https://doi.org/10.1073/pnas.101440698>
- VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., LÓPEZ MUNGUIRA M., ŠAŠIĆ M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOFF I. (2010): *European Red List of butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 47 pp.
- SZIGETI V., KÖRÖSI Á., HARNOS A. & KIS J. (2019): Lifelong foraging and individual specialisation are influenced by temporal changes of resource availability. *Oikos* 128: 649–658. <https://doi.org/10.1111/OIK.05400>
- SZIGETI V., KÖRÖSI Á., HARNOS A. & KIS J. (2018): Temporal changes in floral resource availability and flower visitation in a butterfly. *Arthropod-Plant Interactions*, 12: 177–189. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9585-6>
- SZIGETI V., KÖRÖSI Á., HARNOS A., NAGY J. & KIS J. (2016): Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats. *Annales de La Société Entomologique de France*, 52: 289–299. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1261003>

- TIMMERMEYER N., GERLACH T., GUEMPEL C., KNOCHÉ J., PFANN J.F., SCHLISSMANN D. & MICHIELS N.K. (2010): The function of copulatory plugs in *Caenorhabditis remanei*: Hints for female benefits. *Frontiers in Zoology*, 7: 1–7. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-28>
- TREGENZA T. & WEDELL N. (2002): Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, 415: 71–73. <https://doi.org/10.1038/415071a>
- TREGENZA T., WEDELL N. & CHAPMAN T. (2006.): Introduction. Sexual conflict: A new paradigm? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361: 229–234. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1796>
- VLAŠÁNEK P. & KONVIČKA M. (2009): Sphragis in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae): Male-derived insemination plugs loose efficiency with progress of female flight. *Biologia*, 64: 1206–1211. <https://doi.org/10.2478/s11756-009-0207-3>
- ZHENG B., WANG Y., XIA C., HUANG D., CAO Y., HAO J. & ZHU C. (2018): The complete mitochondrial genome of *Parnassius actius* (Lepidoptera: Papilionidae: Parnassinae) with the related phylogenetic analysis. *Zoological Systematics*, 43: 1–17. <https://doi.org/10.11865/ZS.201801>

Variable male investment in devices impeding female remating in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758))

ÁDÁM GÓR^{1*}, ADRIEN FÓNAGY², KATA PÁSZTOR³, VIKTOR SZIGETI⁴,
ZSOLT LANG⁵ & JÁNOS KIS⁶

¹ Doctoral School of Veterinary Science, University of Veterinary Medicine Budapest, István utca 2. 1078 Budapest, Hungary

² Department of Zoology, Plant Protection Institute, Centre for Agricultural Research, ELKH (Eötvös Lóránd Research Network), Herman Ottó út 15., 1022 Budapest, Hungary

³ Doctoral School of Biological Sciences, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences, Páter Károly utca 1., 2100 Gödöllő, Hungary

⁴ Lendület Ecosystem Services Research Group, Institute of Ecology and Botany, Centre for Ecological Research, ELKH (Eötvös Lóránd Research Network), Alkotmány út 2–4., 2163 Vácrátót, Hungary

⁵ Department of Biostatistics, University of Veterinary Medicine Budapest, István utca 2., 1078 Budapest, Hungary

⁶ Department of Zoology, University of Veterinary Medicine Budapest, Rottenbiller utca 50., 1077 Budapest, Hungary

*E-mail: info@jasius.hu

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2023) 108(1–2): 33–56.

Abstract. Sexual conflict over mating may induce prolonged male mate-guarding in time in the absence of males to prevent female remating via devices such as mating plugs, widespread in insects. In most Lepidoptera, internal plugs are common, while in two butterfly families large external devices, called sphragides, evolved independently. The lack of, or incomplete sphragides in a few individuals were reported in sphragis-bearing species. Previous studies focused on typifying species-specific devices in many species based on a few specimens. In contrast, we investigated alternative mate-guarding devices in detail of a sphragis-bearing butterfly and aimed to introduce their Hungarian terminology. We conducted a six-year observational field study in a Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* population. Inspecting 492 females, we identified three different devices, filament, stopple and shield (a part of the sphragis), increasing in size and structure complexity, implying differential male investment and effectiveness in securing paternity. Shield dimensions, colour and all devices' shapes varied considerably. Shields were far more frequent than other devices. Some devices were lost, and a few were video-recorded when removed by males, showing some roles of different parts of the male external genitalia. We discuss potential causes of device variation and the role of removal attempts, and assess potential costs and benefits for both sexes.

Keywords: Copulatory opening APpendix, Ditrysia, mark-release-recapture, mating behaviour, Papilionidae, reproductive system

Accepted: 03.09.2023

Published online: 27.09.2023