

Glanz in falschen Augen – UV-Reflexion und Schutzwirkung von Augenflecken auf den Flügeln von Schmetterlingen

Sparkle in False Eyes – UV-Reflection and Protective Effect of Eyespots on the Wings of Lepidoptera

JEANNE WILBRANDT, CHRISTINA BLUT, EVA GIRGEL, DENNIS FELS & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Viele Arten der Lepidoptera tragen sogenannte Augenflecke (Ocelli) auf ihren Flügeln. Augenflecke sind Farbmuster, die aus einem dunklen, zentralen Kreis und umgebenden, kontrastierenden Ringen bestehen. Die größeren Augenflecke erhöhen die Überlebensrate durch Abschreckung von Prädatoren, hauptsächlich von Vögeln. Bisher blieb ungeklärt, ob diese Wirkung auf die Ähnlichkeit mit Wirbeltieraugen oder auf die reine Auffälligkeit des Musters zurückgeführt werden kann. In der vorliegenden Arbeit wurden Häufigkeit, Größe, Form und UV-Reflexion der Augenflecke untersucht sowie deren Glanzflecke, die hellen Bereiche im dunklen, zentralen Kreis. Alle auftretenden Glanzflecken reflektieren genauso wie die Lichtreflexe echter Augen UV-Licht und erhöhen so die Augenähnlichkeit für UV-tüchtige Betrachter. Des Weiteren führten wir Feldversuche mit Schmetterlingsattrappen durch. Das Ergebnis der Feldversuche mit den Attrappen, die gleich kontrastreiche, aber unterschiedlich augenähnliche Augenflecken trugen, deutet darauf hin, dass die Augenähnlichkeit bzw. Augenmimikry der Augenflecke bei der Abschreckung von Prädatoren entscheidend ist.

Schlüsselwörter: Abschreckung, Augenmimikry, Augenfleck, Ocellus, Lepidoptera

Summary: Many species of the Lepidoptera bear so-called eyespots (ocelli) on their wings. Eyespots are colour patterns consisting of a dark, central circle and of surrounding, contrasting rings. Larger eyespots increase the survival rate of their bearers by deterring predators, mainly birds. It is unclear whether this effect is caused by their similarity to vertebrate eyes or by the pure conspicuousness of the colour pattern. Herein we studied frequency, size, form and UV-reflection of lepidopteran eyespots as well as a special detail of eyespots, the so-called sparkle, which is a bright area within the dark, central circle. As the sparkles of eyespots like the reflections of real vertebrate eyes reflect UV light, they contribute to the similarity between eyespots and vertebrate eyes for a UV-sensitive beholder. In addition, we conducted field tests using lepidopteran dummies. The results of these tests, in which dummies carried eyespots equal in contrast, but different in resemblance with natural eyes, suggest that the similarity to eyes (eye mimicry of the eyespot) is crucial for the deterrence of predators.

Keywords: deterrence, eye mimicry, eyespot, ocellus, Lepidoptera

1. Einleitung

Die Vielfalt der Formen und Farben ist bei den Schmetterlingen (Lepidoptera) besonders groß, da sowohl Tagfalter als auch Nachtfalter ihre großflächigen Flügel

als Träger von visuellen Signalen einsetzen. Manche Muster auf den Flügeln der Schmetterlinge können für Menschen Sinngehalt haben, sie sehen zum Beispiel aus wie Buchstaben (SANDVED 1996), Tiere (MULLEN & POHLAND 2001) oder Augen (LUNAU 2011).

Viele Schmetterlinge haben runde Male auf ihren Flügelflächen, bestehend aus mehreren konzentrischen Ringen in kontrastierenden Farben, die DARWIN (1875) ohne nähere Erläuterung Ocelli, also Augenflecken, nannte. Dies zeigt, dass bereits im 19. Jahrhundert angenommen wurde, dass diese Flecken Wirbeltieraugen imitieren (Augenmimikry). Es ist ungeklärt, ob sie auch auf andere Betrachter als den Menschen, beispielsweise auf schmetterlingsfressende Vögel, wie Augen wirken, aber klar ist, dass Augenflecke Signale für visuell orientierte Empfänger sind und somit eine Rolle bei der inter- und intraspezifischen Kommunikation spielen können (KOENIG 1975).

Lange gab es keine stichhaltigen Untersuchungen zur Funktion der Augenflecke bei der interspezifischen Kommunikation, bis BLEST (1957) die einschüchternde Wirkung von größeren Augenflecken und die ablenkende oder anziehende Wirkung von kleineren Flecken auf Vögel feststellte. Er lieferte damit Anhaltspunkte für zwei der wichtigsten Hypothesen, nämlich für die Abschreckungs- und Ablenkungshypothese (intimidation and deflection hypothesis, STEVENS 2005) und für die Augenmimikryhypothese, welche die Abschreckungshypothese präzisiert (BLEST 1957; STEVENS 2005; VALLIN et al. 2005). Sie besagt, dass einzelne große Augenflecke von dem angreifenden Prädator mit den Augen des eigenen Feindes verwechselt werden, so dass der Prädator zögert oder flieht und der Träger der Augenflecke entkommen kann. Die Wirkung der Augenflecke wird dabei auf ihre Augenähnlichkeit zurückgeführt, die Abschreckung auf eine natürliche Vermeidungsreaktion der Signalempfänger (KOENIG 1975; SCAIFE 1976; JANZEN et al. 2010). STEVENS et al. (2008) hingegen zeigten mit Attrappenversuchen, dass beispielsweise ein quadratisches Muster die gleiche abschreckende Wirkung hat wie ein gleichgroßes rundes und zogen daraus den Schluss, dass der hohe Kontrast und

die Auffälligkeit des Musters, aber nicht die Augenähnlichkeit verantwortlich ist für die abschreckende Wirkung (Auffälligkeitshypothese, conspicuous signal hypothesis, als alternative Spezifizierung der Abschreckungshypothese (STEVENS 2005; STEVENS et al. 2007, 2008)). Es stellt sich also die Frage, ob die „Augengestalt“ – nach KOENIG (1975) unter anderem mit folgenden Eigenschaften: zentrale Pupille und runde Iris, Helldunkel-Effekt und Kugelgestalt – oder die Auffälligkeit, die das visuelle System der Vögel wahrnimmt (STEVENS 2005), die aversive Reaktion der Vögel auslösen.

Viele der größeren Augenflecke von Lepidopteren weisen einen Glanzfleck auf. Bei Linsenaugen treten Lichtreflexe durch eine Totalreflexion alles einfallenden Lichtes an der Grenzfläche zwischen Luft und Hornhaut auf. Glanzflecke könnten also als eine Imitation des Lichtreflexes echter Augen interpretiert werden. Glanzflecke können sowohl die Auffälligkeit eines Augenflecks als auch seine Ähnlichkeit mit natürlichen Augen verstärken. Für UV-tüchtige Beobachter sollte die Augenähnlichkeit von Ocelli durch die Reflexion von ultraviolettem (UV) Licht verbessert werden (Glanzfleckhypothese). Da die potenziellen Signalempfänger (in diesem Fall Prädatoren) wie Vögel (z. B. HART 2001) und einige „Reptilien“ (z. B. JACOBS 1992) UV-tüchtig sind, ist die UV-Reflexion des Glanzflecks relevant. Ein weiterer relevanter Punkt ist die Position des Glanzflecks im Augenfleck, welcher als Lichtreflex-Imitation in Abhängigkeit von der Orientierung des Schmetterlings die Position der Sonne als natürliche Lichtquelle wiedergeben sollte. Demnach kann die Position des Glanzflecks als ein imitierter Hinweis auf eine kugelige Gestalt ein wichtiger Teil der Augenimitation sein. Unter der Annahme, dass die Sonne von oben scheint, sollte der Glanzfleck in der oberen Hälfte der Pupille der Augenflecke bei natürlicher Sitzhaltung des Schmetterlings auftreten.

In der vorliegenden Studie haben wir diese beiden Aspekte (UV-Reflexion und Position) untersucht. Die UV-Reflexion der Glanzflecke, ihre Form und Position wurde durch UV-Fotografie ermittelt. In den Feldversuchen wurde die Position des Glanzflecks variiert.

2. Material und Methoden

2.1. UV-Fotografie

Von den rund 1500 in den Sammlungen des Aquazoo/Löbbecke-Museums Düsseldorf erfassten Schmetterlingsarten wurden insgesamt 163 Arten, darunter Tag- und Nachtfalter aus Mitteleuropa und aus den Tropen, aus 107 Gattungen und zehn Familien, die kreis- oder augenartige Muster auf ihren Flügeln tragen, fotografiert. Von je einem Schmetterling jeder Art wurden vier Aufnahmen gemacht (dorsal/ventral mit sichtbarem/UV-Licht). Die Vergleichbarkeit der Bilder wurde durch einen statischen Versuchsaufbau gesichert. Auf der Bodenplatte eines Reprosativs wurde eine mit UV-reflektierendem, weißem Papier bedeckte Styroporplatte gelegt. Darin wurden zwei Strohhalme befestigt. Auf einem Strohalm wurde mit Klebefilm ein Graukeil (1 x 2,5 cm) zum Reflexionsabgleich und als Größenmaßstab fixiert, der andere Strohalm diente als Halterung für die Schmetterlinge. Zur Beleuchtung wurden zwei Mischlichtlampen (Sylvania 230 V, 250 W, E27) in Schutzfassungen rechts und links des Stativs positioniert.

Die Bilder wurden mit einer Nikon D60 aufgenommen. Es wurde ein UV-durchlässiges Quarzglasobjektiv (Ultra-Achromatic-Takumar, 85 mm) mit einer Filterfassung verwendet, in die zwei Filter im Wechsel eingesetzt wurden, nämlich der Baader UV/IR Cut/L-Filter 2" #2459210A, der ausschließlich für sichtbares Licht durchlässig ist, und der Baader U-Filter 2" (HWB = 325-369 nm) #2458291, der ausschließlich UV-durchlässig ist. Die UV-Aufnahmen

wurden in Graustufen-Bilder umgewandelt und mit dem automatischen Weißabgleich aufgehellt (Irfan View 4.25).

Bei der Auswertung wurde überprüft, ob die zirkulären Muster nach bestimmten Kriterien einen echten Augenfleck darstellen. Diese enger gefasste Definition des Augenflecks (nach KOENIG 1975) fordert eine dunkle „Pupille“, mindestens einen kontrastierenden Ring darum („Iris“) und die Geschlossenheit der Ringe („Zirkularität“) sowie eine gewisse Größe (mindestens 1 mm Durchmesser).

2.2. Feldversuche

Es wurden drei Versuchsreihen gleichzeitig durchgeführt, um zu überprüfen, ob sich die Position des Glanzflecks auf den abschreckenden Effekt der Augenflecke auswirkt. Dazu wurden pro Versuch zwei Attrappentypen gegeneinander getestet, die sich bei gleicher Auffälligkeit (d. h. Anzahl, Form und Färbung der Elemente) nur in der Position des Glanzflecks unterschieden. Die Attrappen wurden mit MICROSOFT POWERPOINT™ 2007 erstellt, auf UV-reflektierendem Material ausgedruckt, laminiert und anschließend mit einem toten Mehlwurm als Köder in der Mitte der Attrappe versehen. Der Mehlwurm imitiert dabei den Schmetterlingskörper und diente bei der Auswertung als Indikator, d. h. ein intakter Mehlwurm deutet auf effektive, ein fehlender auf ineffektive Abschreckung durch die Augenflecke hin. Die Attrappen wurden in verschiedenen Waldstücken um Düsseldorf ausgebracht, und zwar einzeln an 20 bis 100 m voneinander entfernten Bäumen in 1 bis 3 m Höhe. Zur Darstellung der Ergebnisse wurde die durchschnittliche „Überlebensrate“ als der Prozentsatz an eingesetzten Attrappen, deren Köder zu einem bestimmten Zeitpunkt noch unverzehrt waren, berechnet. Die Auswertung erfolgte mit dem log-rank-test im Statistikprogramm R (R DEVELOPMENT CORE

TEAM 2009), der das „Überleben“ zweier Gruppen vergleicht.

In Versuchsreihe I wurden die von STEVENS et al. (2007) verwendeten Attrappen als Vorbild für unsere dreieckigen, grauen Attrappen (90 x 40 mm; maximale Breite x Höhe) genutzt. Die zwei Attrappentypen, die in der Versuchsreihe verglichen wurden, trugen Augenflecke (15 mm Gesamtdurchmesser) mit schwarzer, zentraler „Pupille“ (12 mm Durchmesser), weißer „Iris“ und einen Glanzfleck in entweder „natürlicher“ (d. h. in der oberen Hälfte der „Pupille“) oder „unnatürlicher“ (in der unteren Hälfte der „Pupille“) Position. Der Versuch wurde fünfmal wiederholt; dabei wurden jeweils 50 Attrappen (25 jedes Typs) ausgebracht und nach 4, 10 und 24 Stunden überprüft.

Die in der Versuchsreihe II verwendeten Attrappen (80 x 30 mm) wurden nach dem Vorbild des Kleinen Nachtpfauenauges (*Saturnia pavonia*) gestaltet. Die Augenflecke ähnelten denen in Versuchsreihe I, variierten aber in Größe (14/9 mm; Gesamt-/„Pupillen“-Durchmesser) und Design (Elementzusammenstellung), ein schwarzer Rand um die „Iris“ wurde hinzugefügt. Farbe und Positionen der Glanzflecke waren unverändert. Der Versuch wurde siebenmal wiederholt, dabei wurden je 50 Attrappen ausgebracht und nach 4, 24, 28, 48, 72 und 96 Stunden überprüft.

Die Attrappen der Versuchsreihe III waren denen der Versuchsreihe II sehr ähnlich, variierten aber in der Gesamtgröße (65 x 32 mm), den Augenfleck-Proportionen (12/10 mm) und der „unnatürlichen“ Position des Glanzflecks (zur Mitte orientiert). Die Versuche wurden fünfmal wiederholt, wobei je 24 (12 jedes Typs) Attrappen ausgebracht und nach 3, 12 und 24 Stunden überprüft wurden.

Für jede Versuchsreihe wurden Vorversuche durchgeführt, in denen die Wirkung von Attrappen ohne Augenflecken und Attrappen mit Augenflecken ohne Glanzfleck getestet wurden (siehe Abb. 6).

3. Ergebnisse

3.1. UV-Fotografie

Im Hinblick auf die Ausprägung von Augenflecken erfüllten bei 78 von 163 Arten die jeweils ausgewählten größten Augenflecke einer Flügelfläche die Kriterien nach KOENIG (1975).

Bei 35 der 78 Arten traten Augenflecke beidseitig dorsal und ventral auf, während 42 Arten mindestens einen Augenfleck ausschließlich ventral trugen. Die einzige Art, welche Augenflecke nur dorsal aufwies, war das Tagpfauenaug *Nymphalis io*. Insgesamt wurden also 113 größte Augenflecke festgestellt. Davon wiesen insgesamt nur fünf keinen Glanzfleck auf (*Lopinga achine*, *Yoma alyima* und *Doleschallia sciron* dorsal; *Vanessa lemonias* und *Precis orithia* ventral). Alle diese Arten besaßen jedoch auf der anderen Seite des Flügels Augenflecke mit Glanzflecken. Demnach untersuchten wir die Glanzflecken an 108 Augenflecken.

Wir konnten feststellen, dass der Glanzfleck am häufigsten als einzelner, zentraler Punkt auftritt (bei 53 % der 108 Augenflecke mit Glanzfleck; Abb. 1). Neben dieser Gruppe mit der vorherrschenden Form zentraler Glanzflecke bildeten wir drei weitere Gruppen. Die erste ist die Gruppe der sichelförmigen Glanzflecke (17 %; Abb. 2), wobei die Sichel mittig oder am Rand lag, und bei zwei Arten zum Halbkreis verbreitert war. In der zweiten Gruppe gab es mehrere Formen rundlicher (punkt-, kreisförmig und oval) Glanzflecke, die außerhalb der Zentrums in der Peripherie der „Pupille“ lagen (13 %; Abb. 3). In der dritten Gruppe traten in den einzelnen Augenflecken mehrere Glanzflecke auf, meist durch einen Farbring getrennt. Diese Häufung scheint nicht durch die Fusion von Augenflecken entstanden zu sein, wobei erwartet worden wäre, dass die Form des Augenflecks wie zwei mehr oder weniger überlappende Kreise aussähe. Auch hier konnten verschiedene Varianten von Kombinationen

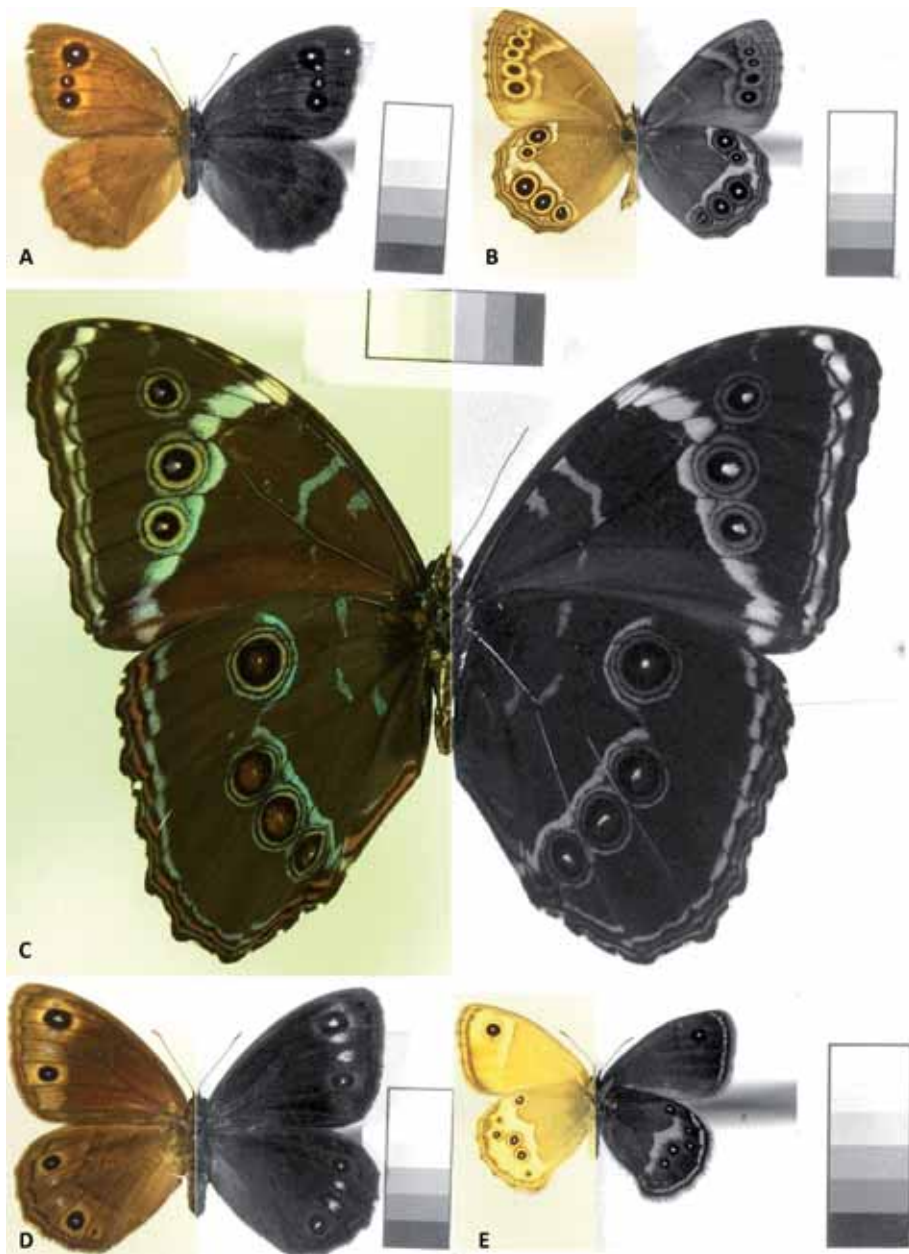


Abb. 1: Glanzfleck als zentraler Punkt. **A** *Satyrus ferula* (d); **B** *Lopinga achine* (v); **C** *Morpho trojana* (v); **D** *Berberia abdelkader* (v); **E** *Coenonympha dorus* (v). Die Abbildungen 1A bis 4E sind aus zwei Fotos zusammengesetzt, links unter sichtbarem Licht, rechts unter UV-Licht. Der Graukeil dient auch als Größenvergleich und misst 1 x 2,5 cm. d = dorsale Seite, v = ventrale Seite.

Fig. 1: The sparkle as central point. **A** *Satyrus ferula* (d); **B** *Lopinga achine* (v); **C** *Morpho trojana* (v); **D** *Berberia abdelkader* (v); **E** *Coenonympha dorus* (v). The figures 1A to 4E are composed of two photographs, on the left side under visible light, on the right under UV-light. The grey wedge is also for size comparison and measures 1 x 2.5 cm. d = dorsal side, v = ventral side.

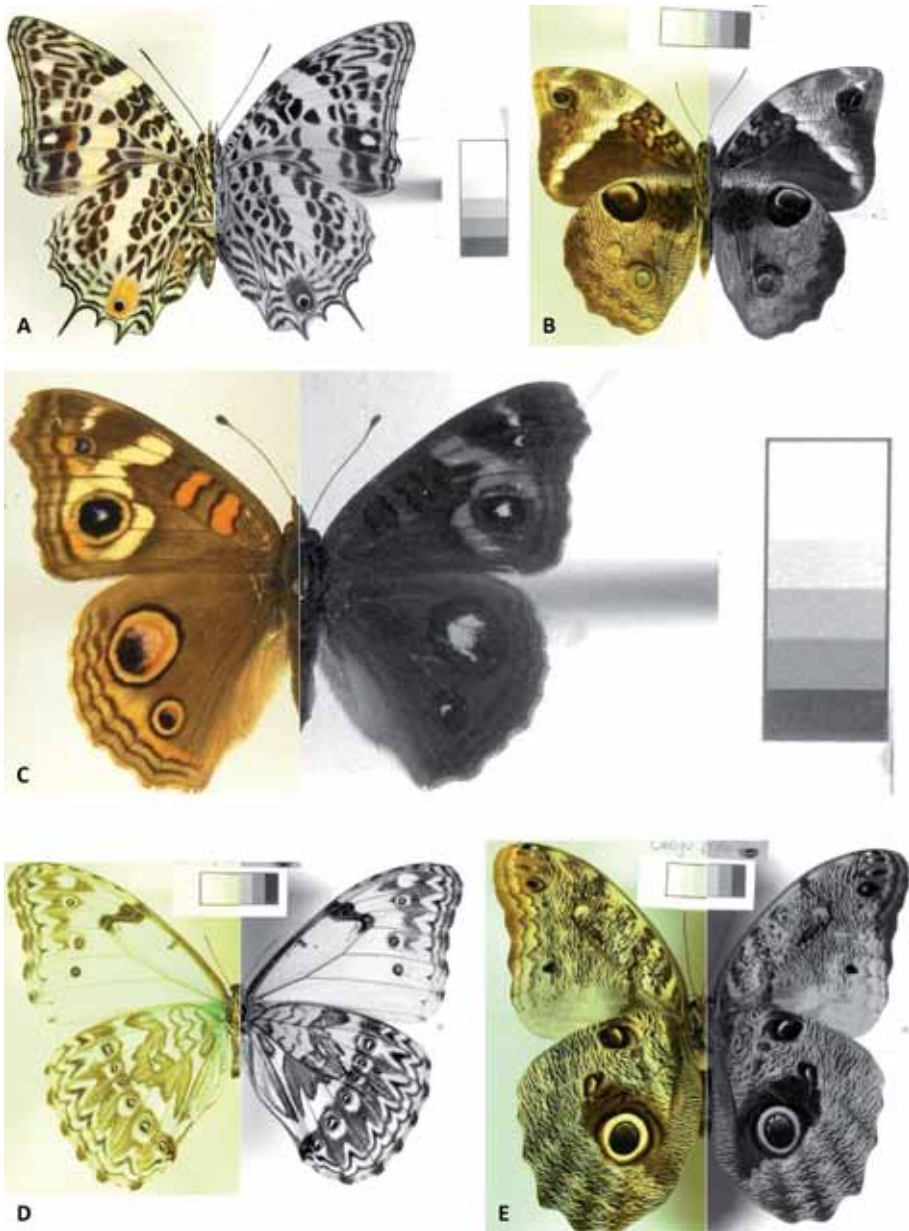


Abb. 2: Glanzfleck als Sichel oder Halbkreis. **A** *Megistanis deucalion* (Sichel; v); **B** *Opsiphanes tamarindi* (Sichel; v); **C** *Precis lavinia* (Halbkreis; d); **D** *Morpho catenarius* (zentrale Sichel; v); **E** *Caligo brasiliensis* (Sichel; v). Weitere Erklärungen siehe Abb. 1.

Fig. 2: The sparkle as crescent or half circle. **A** *Megistanis deucalion* (crescent; v); **B** *Opsiphanes tamarindi* (crescent; v); **C** *Precis lavinia* (half circle; d); **D** *Morpho catenarius* (central crescent; v); **E** *Caligo brasiliensis* (crescent; v). For further explanations see fig. 1.



Abb. 3: Rundliche periphere Glanzflecken. **A** *Apatura iris* (v); **B** *Vanessa lemonias* (d); **C** *Doleschallia rickardi* (v); **D** *Blepolensis catharinae* (v); **E** *Cynthia arsinia* (v). Weitere Erklärungen siehe Abb.1.

Fig. 3: Roundish peripheral sparkles. **A** *Apatura iris* (v); **B** *Vanessa lemonias* (d); **C** *Doleschallia rickardi* (v); **D** *Blepolensis catharinae* (v); **E** *Cynthia arsinia* (v). For further explanations see fig. 1.



Abb. 4: Mehrere Glanzflecken in einem Augenfleck. **A** *Saturnia pavonia* (Doppelte Sichel; d); **B** *Dyctyoploca japonica* (doppelte Sichel; d); **C** *Nymphalis io* (mehrere Punkte und Schimmer; d); **D** *Taenaris phorcas* (zentraler Punkt und Sichel; v); **E** *Taenaris domitilla* (zentraler Punkt und Ring; v). Weitere Erklärungen siehe Abb. 1.

Fig. 4: Multiple sparkles in a single eyespot. **A** *Saturnia pavonia* (double crescent; d); **B** *Dyctyoploca japonica* (double crescent; d); **C** *Nymphalis io* (several points and sheen; d); **D** *Taenaris phorcas* (central point and crescent; v); **E** *Taenaris domitilla* (central point and ring; v). For further explanations see fig. 1.

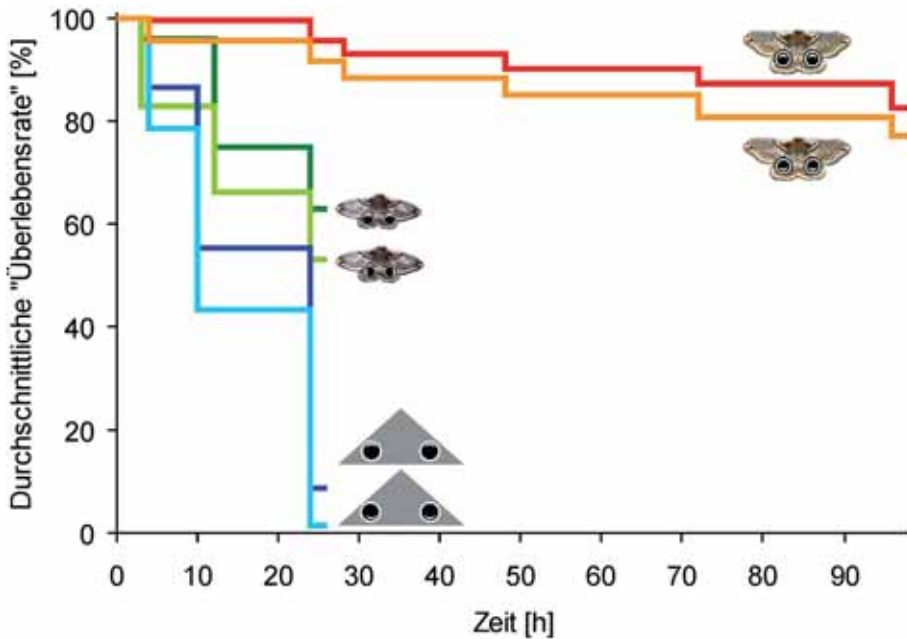


Abb. 5: Attrappentypen und Ergebnisse der Feldversuche. **Versuchsreihe I:** Dreieckige Attrappen; durchschnittliche „Überlebensrate“ der ausgebrachten Attrappen des **Typs A3** („unnatürliche“ Attrappe mit Glanzfleck unten) und des **Typs A4** („natürliche“ Attrappe mit Glanzfleck oben) zu den Kontrollzeitpunkten in Prozent (log-rank Test, $p = 0,007$). **Versuchsreihe II:** Naturnahe Attrappen 1; durchschnittliche „Überlebensrate“ der ausgebrachten Attrappen des **Typs B3** („unnatürliche“ Attrappe mit Glanzfleck unten) und des **Typs B4** („natürliche“ Attrappe mit Glanzfleck oben) zu den Kontrollzeitpunkten in Prozent (log-rank Test, $p = 0,041$). **Versuchsreihe III:** Naturnahe Attrappen 2; durchschnittliche „Überlebensrate“ der ausgebrachten Attrappen des **Typs C3** („unnatürliche“ Attrappe mit Glanzfleck lateral) und des **Typs C4** („natürliche“ Attrappe mit Glanzfleck oben) zu den Kontrollzeitpunkten in Prozent (log-rank Test, $p = 0,031$). Benennung der Attrappen siehe Abb. 6. **Fig. 5:** Dummy types and results of field study. **Trial I:** Triangular dummies; average “survival rate” of the deployed dummies of **type A3** (“non-natural” dummy with sparkle at the bottom) and of **type A4** (“natural” dummy with sparkle at the top) at times of control in percent (log-rank test, $p = 0.007$). **Trial II:** Semi-natural dummies 1; average “survival rate” of the deployed dummies of **type B3** (“non-natural” dummy with sparkle at the bottom) and of **type B4** (“natural” dummy with sparkle at the top) at times of control in percent (log-rank test, $p = 0.041$). **Trial III:** Semi-natural dummies 2; average “survival rate” of the deployed dummies of **type C3** (“non-natural” dummy with lateral sparkle) and of **type C4** (“unnatural” dummy with sparkle at the top) at times of control in percent (log-rank test, $p = 0.031$). For the naming of dummies see fig. 6)

von Glanzflecken zusammengefasst werden, nämlich die Kombinationen von zentralem, punktförmigen Glanzfleck mit einer Sichel oder einem Ring, zwei Sichel, eine Sichel mit Ring und die besondere Kombination von mehreren peripheren Punkten und hellblauem Schimmer bei *Nymphalis io* (17 %; Abb. 4).

Alle Glanzflecke reflektierten in hohem Maße UV-Licht. In den meisten Fällen stachen sie deutlich aus der restlichen Musterung des Flügels hervor, beispielsweise durch stärkere Reflexion oder Abgrenzung von anderen Mustern durch anders gefärbte Banden oder ähnliches.

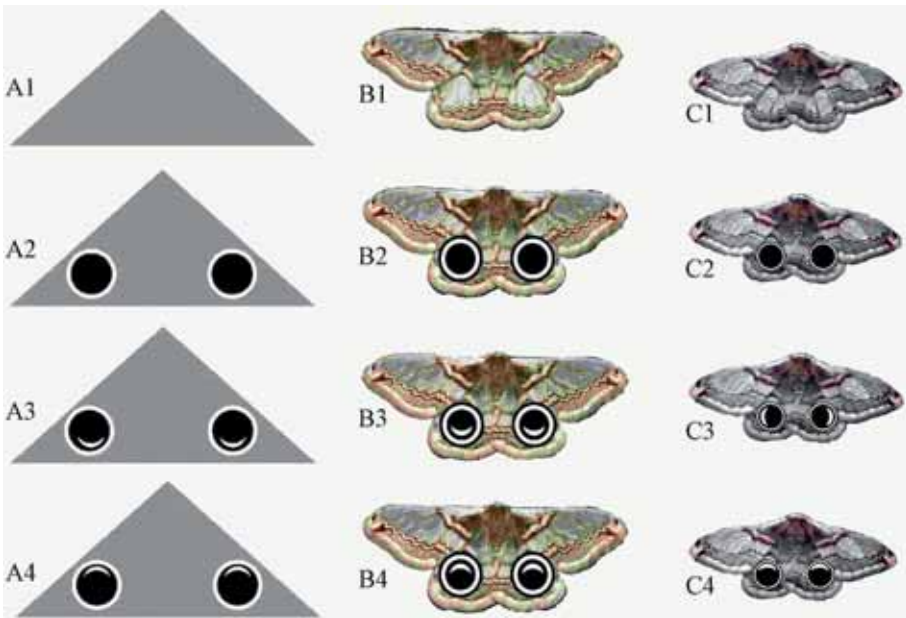


Abb. 6: Attrappentypen der Feldversuche. **Versuchsreihe I:** Dreieckige Attrappen ohne Augenflecke (A1), mit Augenflecken ohne Glanzfleck (A2), mit Augenflecken mit Glanzfleck in unnatürlicher Position (A3), mit Augenflecken mit Glanzfleck in natürlicher Position (A4). **Versuchsreihe II:** Naturnahe Attrappen ohne Augenflecke (B1), mit Augenflecken ohne Glanzfleck (B2), mit Augenflecken mit Glanzfleck in unnatürlicher Position (B3), mit Augenflecken mit Glanzfleck in natürlicher Position (B4). **Versuchsreihe III:** Naturnahe Attrappen ohne Augenflecke (C1), mit Augenflecken ohne Glanzfleck (C2), mit Augenflecken mit Glanzfleck in unnatürlicher Position (C3), mit Augenflecken mit Glanzfleck in natürlicher Position (C4).

Fig. 6: Dummy types of field trials: **Trial I:** Triangular dummies without eyespots (A1), with eyespots without sparkle (A2), with eyespots with sparkle in non-natural position (A3), with eyespots with sparkle in natural position (A4). **Trial II:** Triangular dummies without eyespots (B1), with eyespots without sparkle (B2), with eyespots with sparkle in non-natural position (B3), with eyespots with sparkle in natural position (B4). **Trial III:** Triangular dummies without eyespots (C1), with eyespots without sparkle (C2), with eyespots with sparkle in non-natural position (C3), with eyespots with sparkle in natural position (C4).

3.2. Feldversuche

In allen drei Versuchsreihen hatten die Attrappen mit Glanzflecken in „natürlicher“ Position eine signifikant höhere „Überlebensrate“ (Abb. 5). Eine höhere „Überlebensrate“ der Attrappen mit Augenflecken und Glanzfleck in „natürlicher“ Position gegenüber den Attrappen mit Augenflecken und Glanzfleck in „unnatürlicher“ Position trat in allen 17 Wiederholungen auf.

In den Vorversuchen zeigte sich zudem, das Attrappen ohne Augenflecken und Attrappen mit Augenflecken ohne Glanzfleck eine geringere „Überlebensrate“ haben als Attrappen mit Augenflecken, die einen Glanzfleck aufweisen. Einige der Vorversuche wurden unter Bedingungen durchgeführt, die offenbar ungünstig waren wie beispielsweise zu geringer Abstand der Attrappen voneinander (B1 vs B2; Abb. 6, Tab. 1); in den eigentlichen Feldversuchen wurden diese Bedingungen geändert.

Tab. 1: Ergebnisse der Feldversuche. Es werden nur die Ergebnisse für eine Expositionszeit von 24 h angezeigt. Die Bezeichnungen der Attrappen sind Abb. 6 entnommen. P-Werte werden für eine Analyse mit einem einseitigen Fisher's Exact Test für gepoolte Daten der einzelnen Versuchsreihen angegeben.

Tab. 1: Results of the field experiments. Only the results for an exposure time of 24 h are reported here. The numbering of the dummies follows those shown in fig. 6. P-values are given for pooled data tested with one-sided Fisher's Exact test.

Attrappentyp	Anzahl der Versuche	Anzahl der Attrappen pro Versuch	Expositionszeit (Stunden)	Anzahl „überlebender“ Attrappen	„Überlebensrate“ (%)	P-Wert
A1 vs A2	1	50 : 50	24	14 : 33	28 : 66	< 0,05
A2 vs A4	2	50 : 50	24	73 : 84	73 : 84	> 0,05
A3 vs A4	5	25 : 25	10	54 : 69	43 : 55	> 0,05
B1 vs B2	1	12 : 12	24	8 : 8	66 : 66	> 0,05
B2 vs B4	2	12 : 12	24	4 : 4	17 : 17	> 0,05
B3 vs B4	7	50 : 50	24	320 : 333	91 : 95	> 0,05
C1 vs C4	1	50 : 50	24	0 : 40	0 : 80	< 0,01
C2 vs C4	2	50 : 50	24	40 : 87	40 : 87	< 0,01
C3 vs C4	5	12 : 12	24	28 : 38	47 : 63	> 0,05

4. Diskussion

In dieser Studie blieben wichtige Faktoren wie das Habitat und die geographische Herkunft, die natürliche Ruheposition der Falter und der mögliche Hauptprädatör der einzelnen Schmetterlinge unberücksichtigt. Je nach Habitat sind verschiedene Lichtbedingungen gegeben, welche Einfluss auf die natürlicherweise auftretenden Glanzlichter echter Augen haben. Im Falle einer weit fortgeschrittenen Anpassung einer Art an ihren Lebensraum wäre zu erwarten, dass der imitierte Glanzfleck den natürlichen physikalischen Bedingungen des Lebensraumes in Position, Ausdehnung und Farbgebung entspricht.

Die Lichtbedingungen und der Anteil von UV im Licht beeinflussen das Verhalten UV-tüchtiger Prädatoren, insbesondere Vögeln bei der Nahrungssuche (CHURCH et al. 1998; SIITARI et al. 1999). So stellten OLOFSSON et al. (2010) fest, dass in der Morgendämmerung, der Hauptjagdzeit kleiner Singvögel wie der Kohlmeise (*Parus major*), ein hoher Anteil an kurzweiligem Licht bei geringer Lichtintensität den Kontrast zwischen UV-reflektierendem Glanzfleck

von ablenkenden Augenflecken und absorbierendem Hintergrund verstärkt und dadurch die Schutzwirkung hergestellt wird. Diese Schutzwirkung konnte in anderen Studien (z. B. LYYTINEN et al. 2004), die die Lichtbedingungen außer Acht ließen, nicht nachgewiesen werden. Die geringe morgendliche Umgebungstemperatur, welche die Flucht der Schmetterlinge durch Flug verhindert, macht diesen Effekt besonders wichtig (OLOFSSON et al. 2010).

Die Ruheposition verrät, ob die Augenflecke eines Falters permanent zu sehen sind, was wiederum auf die Art der Verteidigung schließen lässt. Von *Nymphalis io* zum Beispiel ist bekannt, dass die dorsalen Augenflecke in Ruhe verborgen sind – die ventrale Flügelfläche ist kryptisch gefärbt – und nur bei einer Störung aggressiv präsentiert werden (sekundäre Verteidigung; s. BLEST 1957; VALLIN et al. 2005). Da *N. io* allerdings hinsichtlich der Glanzflecke und auch der Position der Augenflecke in unserer Studie einzigartig war, drängt sich die Frage auf, inwieweit Verhaltensstudien mit dieser Spezies auf andere bezogen werden können. Das Verhalten des Falters ist für gewöhnlich auf das Verhalten seiner Prädatoren abgestimmt, da das Vertei-

digungsverhalten ebenso wie der Augenfleck selbst unter Selektionsdruck stehen. Insofern könnte die Ruheposition Hinweise auf den passenden Signalempfänger geben (vgl. STRADLING 1976). Bei den ausgebrachten Attrappen dienten die Augenflecke also der primären Verteidigung. Es ist unklar, ob die Augenflecke der Attrappen schon von weitem als solche zu erkennen waren – angenommen die Sinnesleistung des Prädatoren reichte aus – und ob deren permanente Sichtbarkeit dem abschreckenden Effekt abträglich war, da das Überraschungselement fehlte. Allerdings konnten JONES (1980) und SCAIFE (1976) zeigen, dass naive Küken (*Gallus gallus*) keiner Überraschung bedürfen, um aversive Reaktionen gegen Augenflecke zu zeigen.

Nach BLEST (1957) ist die Dreidimensionalität einer Augenimitation ein Faktor, der die abschreckende Wirkung von Augenflecken verbessert. Es ist zu bedenken, dass der Mensch binokular und stereoskopisch sieht, wodurch Tiefenwahrnehmung ermöglicht wird. Viele Vögel und andere Vertebraten haben hingegen seitlich am Kopf gelegene Augen, d. h. sie sehen weitgehend monokular. Da dies die direkte Wahrnehmung der Dreidimensionalität von Objekten nicht zulässt, ist anzunehmen, dass statt der plastischen Form andere sichtbare Eigenschaften des Objekts zur Einschätzung der Tiefe genutzt werden, wie zum Beispiel Schattierungen oder Lichtreflexe. Als Mensch geht man davon aus, dass ein sichelförmiger Glanzfleck am oberen Rand – wenn sich die Lichtquelle wie beispielsweise die Sonne oberhalb des reflektierenden Objektes, in dem Fall des Augenflecks, befindet – eines Augenflecks einen plastischen Eindruck erweckt. Es ist schwer feststellbar, wie stark die Tiefenwahrnehmung einer Vogelart ausgeprägt ist und ob der für uns zur Tiefenwahrnehmung wichtige, sichelförmige Glanzfleck bei monokular sehenden Vögeln ebenfalls den Eindruck „vorgewölbt“ impliziert. Die Ergebnisse der Feldversuche zeigen allerdings deutlich, dass für Prädatoren die Kombination von

Form (Sichel) und „natürlicher“ Position des Glanzflecks den abschreckenden Effekt von Augenflecken unterstützt oder sogar verstärkt, jedoch nicht, ob sichelförmige Glanzflecke eine andere Wirkung besitzen als punktförmige Glanzflecke.

4.1. Augenmimikryhypothese

Alle von uns untersuchten Glanzflecke reflektieren UV-Licht, was darauf hindeutet, dass sie die Genauigkeit der Augenmimikry erhöhen und so sehr wahrscheinlich die Überlebenschancen des Trägers verbessern. Gleichzeitig erhöht die UV-Reflexion aber auch den Kontrast innerhalb des Augenflecks, was nicht nur die Detektion begünstigt, sondern auch als Argument für STEVENS' Auffälligkeitshypothese (2005) verwendet werden kann. Da nur die Glanzflecken der Attrappen der Versuchsreihe III stark UV-Licht reflektiert haben, können wir auf Grund unserer Ergebnisse noch keine Aussage treffen, ob die UV-Reflexion der Glanzflecke den abschreckenden Effekt verstärkt. Dafür wäre ein Versuch notwendig, in dem die UV-Reflexion des Glanzflecks als Versuchsvariable getestet wird.

Die Hypothese der Abschreckung durch Augenmimikry wurde lange ohne Hinterfragung akzeptiert, vielleicht auch mangels einer ernst zu nehmenden Alternative. Die Ergebnisse von BLEST (1957) wurden anerkannt, obwohl durchaus methodische Mängel kritisiert werden können. BLEST (1957) zog die Anzahl der Fluchtreaktionen der tatsächlichen Überlebensrate als Indikator der effektiven Abwehr vor, gab aber den Versuchstieren keine Chance, tatsächlich zu entkommen. Dieser unnatürliche Zwang in Kombination mit zu geringer Stichprobengröße und Pseudoreplikation (VALLIN et al. 2005) führte BLEST zu induktiven Schlüssen. STEVENS (2005) weist darauf hin, dass BLESTs Ergebnisse auf Neophobie (COPPINGER 1969, 1970) zurückgeführt werden könnten. Außerdem könnte das Ablösen der

Schuppen von den Schmetterlingsflügeln durch Reibung neben der offensichtlichen Farbmanipulation auch das Verhalten der Schmetterlinge verändert haben, d. h. BLESTS Schlüsse wären durch die Manipulation, die er selbst anwendete, verfälscht.

4.2. Auffälligkeitshypothese

Die von STEVENS (2005) formulierte Hypothese der Auffälligkeit ist als Gegenargument zur Augenmimikryhypothese berechtigt, obwohl die von ihm und seinen Mitarbeitern (STEVENS et al. 2007, 2008) durchgeführten Experimente ebenfalls zu kritisieren sind. Die verwendeten Attrappen waren schon allein durch ihre Unnatürlichkeit auffällig. Zudem konnten Prädatoren nicht identifiziert werden (KODANDARAMAIAH et al. 2009) noch war eine Aussage möglich, ob die Attrappen als Beute wahrgenommen werden konnten. JONES (1980) konnte zeigen, dass die wichtigsten Erkennungsmerkmale der „Augengestalt“ horizontale Orientierung, Auftreten als Augenpaar und das Vorhandensein von „Pupille“ und „Iris“ sind. Das steht im direkten Gegensatz zu den Merkmalen, die von STEVENS et al. (2007) als am wichtigsten klassifiziert wurden, nämlich Größe, Anzahl der Augenfleck-Stimuli und Kontrast. Dabei konnten STEVENS et al. (2007) nur mit der Fraßrate und nicht mit dem tatsächlichen Verhalten der Prädatoren argumentieren. KOENIG (1975) erklärt die bessere Wirkung von mehr als einem Augenfleck damit, dass der an Augenpaare gewöhnte Empfänger überrascht zögert, da er sich über die Einordnung des „Gesichts“ nicht schlüssig wird. STEVENS et al. (2007) beachteten zwar den Kontrast und stellten dessen Wichtigkeit heraus, beachteten aber nur das für Menschen sichtbare Spektrum. Ihre Attrappen hatten nicht nur keinen Kontrast im UV-Bereich zwischen Augenfleck und Hintergrund, was durchaus häufig vorkommt, sondern auch keinen Glanzfleck. Es wurden daher nicht alle Möglichkeiten des Kontrastes ausgeschöpft und kontrolliert.

Dies schmälert die Allgemeingültigkeit der Befunde dieser Arbeitsgruppe.

Das Design unserer Attrappen – jeweils gleich viele kontrastierende Elemente und unterschiedliche Augenähnlichkeit durch die verschiedenen Glanzfleckpositionen – ermöglicht es, für beide Hypothesen unterschiedliche Vorhersagen zu formulieren. Demnach haben wir gemäß der Auffälligkeitshypothese keinen Unterschied bei den Reaktionen der Prädatoren erwartet, d. h. in der „Überlebensrate“ der Attrappen. Da aber, wie für die Augenmimikryhypothese vorhergesagt, Attrappen mit Glanzfleck in „natürlicher“ Position häufiger „überlebt“ haben, können wir – obwohl nur ein Teil unserer Attrappen UV-Licht reflektierten und wir keine Prädatoren beim Fressen der Mehlwürmer beobachten konnten – die Augenmimikryhypothese unterstützen. Weitere Untersuchungen sind nötig, um die volle Bedeutung der Augenflecke und der UV-Reflexion in der interspezifischen Kommunikation zu verstehen. Die hier außer Acht gelassene intraspezifische Kommunikation könnte ebenfalls zur Augenfleckselektion beigetragen haben und ist daher als wichtiger Faktor nicht zu vergessen. Die Ergebnisse der Vorversuche zeigen, dass möglicherweise einzelne Komponenten der Augenflecke unabhängig zu ihrer abschreckenden Wirkung beitragen.

Danksagung

Wir danken dem Aquazoo/Löbbecke-Museum Düsseldorf, insbesondere Frau Dr. SILKE STOLL und Herrn Dr. WOLFGANG GETTMANN, für tatkräftige Unterstützung.

Literatur

- BLEST, A.D. (1957): The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209-256.
 CHURCH, S.C., BENNETT, A.T.D., CUTHILL, I.C., & PARTRIDGE, J.C. (1998): Ultraviolet cues affect foraging behaviour of blue tits. *Pro-*

- ceedings of the Royal Society London B 265: 1509-1514.
- COPPINGER, R. P. (1969): The effect of experience and novelty on avian feeding behaviour with reference to the evolution of warning colouration in butterflies. Part I: Reactions of wildcaught adult blue jays to novel insects. *Behaviour* 35: 45-60.
- COPPINGER, R.P. (1970): The effect of experience and novelty on avian feeding behaviour with reference to the evolution of warning colouration in butterflies. Part II: Reactions of naive birds to novel insects. *American Naturalist* 104: 323-335.
- DARWIN, C. (1875): *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl*, 1. Band. Schweizerbart, Stuttgart.
- HART, N.S. (2001): The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 675-703.
- JACOBS, G.H. (1992): Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* 32: 544-554.
- JANZEN, D.H., HALLWACHS, W., & BURNS, J.M. (2010): A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proceedings of the National Academy of the United States of America* 107: 11659-11665.
- JONES, R.B. (1980): Reactions of male domestic chicks to two-dimensional eye-like shapes. *Animal Behaviour* 28: 212-218.
- KODANDARAMAIAH, U., VALLIN, A., & WIKLUND, C. (2009): Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour* 77: 1415-1419.
- KOENIG, O. (1975): *Urmotiv Auge*. Piper & Co.; München.
- LUNAU, K. (2011): *Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft; Darmstadt.
- LYYTINEN, A., LINDSTRÖM, L., & MAPPES, J. (2004): Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behavioral Ecology* 15: 982-987.
- MULLEN, P., & POHLAND, G. (2001) *Gauklermimikry bei Schmetterlingen (Lepidoptera)*. Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2000: 233-253.
- OLOFSSON, M., VALLIN, A., JAKOBSSON, S., & WIKLUND, C. (2010): Marginal eyespots on butterfly wings deflect bird attacks under low light intensities with UV wavelengths. *PloS ONE* 5, e10798.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2009) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Wien, Österreich.
- SANDVED, K.B. (1996): *The Butterfly Alphabet*. Scholastic; New York.
- SCAIFE, M. (1976): The response to eye-like shapes by birds. II. The importance of staring, pairedness and shape. *Animal Behaviour* 24: 200-206.
- SIITARI, H., HONKAVAARA, J., & VIITALA, J. (1999): Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceedings of the Royal Society London B* 266: 2125-2129.
- STEVENS, M. (2005): The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Review* 80: 573-588.
- STEVENS, M., HOPKINS, E., HINDE, W., ADCOCK, A., CONOLLY, Y., TROSCIANKO, T., & CUTHILL, I.C. (2007): Field experiments on the effectiveness of 'eyespots' as predator deterrents. *Animal Behaviour* 74: 1215-1227.
- STEVENS, M., HARDMAN, C.J., & STUBBINS, C.L. (2008): Conspicuousness, not eye mimicry, makes "eyespots" effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19: 525-531.
- STRADLING, D.J. (1976): The nature of mimetic patterns of the brassolid genera, *Caligo* and *Eryphanis*. *Ecological Entomology* 1: 135-138.
- VALLIN, A., JAKOBSON, S., LIND, J., & WIKLUND, C. (2005): Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1203-1207.

BSc Jeanne Wilbrandt

BSc Christina Blut

BSc Eva Gírgel

BSc Dennis Fels

Prof. Dr. Klaus Lunau

Institut für Sinnesökologie

Department Biologie

Heinrich-Heine Universität Düsseldorf

Universitätsstraße 1

D - 40225 Düsseldorf

E-Mail: lunau@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Wilbrandt Jeanne, Blut Christina, Girgel Eva, Fels Dennis,
Lunau Klaus

Artikel/Article: [Glanz in falschen Augen – UV-Reflexion und Schutzwirkung von Augenflecken auf den Flügeln von Schmetterlingen. Sparkle in False Eyes – UV-Reflection and Protective Effect of Eyespots on the Wings of Lepidoptera 103-116](#)