

Schreckwirkung als Detailarbeit – Das Glanzlicht im Augenfleck von Schmetterlingen (Lepidoptera)

Fine-Tuned Deterrent Effect – The Sparkle in Butterfly Eyespots (Lepidoptera)

CHRISTINA BLUT & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Zirkuläre Zeichnungsmuster auf den Flügeln vieler Schmetterlinge, Augenflecken genannt, haben eine Schutzfunktion vor Prädatoren. Große Augenflecke erfüllen diese Schutzfunktion, indem sie die Prädatoren, hauptsächlich Vögel, abschrecken und so die Überlebensrate der Träger, der Schmetterlinge, erhöhen. Die Augenähnlichkeit der Augenflecke mit Wirbeltieraugen, aber auch die Auffälligkeit der Augenflecke sind für diese abschreckende Wirkung verantwortlich. Der „Glanz-fleck“, ein kleiner weißer, kreis- bis sichelförmiger Bereich in der „Pupille“ des Augenflecks, spielt eine Rolle bei der Abschreckung von Vögeln. In dieser Studie haben wir den Einfluss der Form und der UV-Reflexion des „Glanz-flecks“ auf die abschreckende Wirkung der Augenflecke untersucht. Wir führten Feldversuche mit Schmetterlingsattrappen mit verschiedenen künstlichen Augenflecken und wilden Vögeln als Prädatoren durch und verglichen die Überlebensrate dieser Attrappen zueinander. Die Augenflecke der Attrappen unterschieden sich in Bezug auf die Form und die UV-Reflexion des „Glanz-flecks“. Das Ergebnis dieser Feldversuche zeigte, dass die UV-Reflexion des „Glanz-flecks“ keinen nachweisbaren Effekt auf die abschreckende Wirkung der Augenflecke hat, obwohl vermutet werden kann, dass UV-reflektierende „Glanz-flecke“ Vögeln natürlicher erscheinen. Die Form der „Glanz-flecke“ hat nachweislich einen positiven Effekt auf die abschreckende Wirkung der Augenflecke, wobei natürliche Formen der „Glanz-flecke“ stärker abschreckend wirken.

Schlüsselwörter: Augenfleck, Glanzfleck, Augenmimikry, UV-Reflexion, Lepidoptera

Summary: Circular patterns, called eyespots, on the wings of many butterflies have a protective function against predators. Large eyespots fulfil this protective function by deterring predators, mainly birds, and thus enhance the survival rate of its bearers, the butterflies. The eyespots' similarity to real vertebrate eyes as well as their conspicuousness are responsible for the deterring effect. The “sparkle”, a small white, circular to crescent-shaped area in the eyespots' “pupil” plays a particular role in the deterring effect of eyespots. In this work we tested the influence of the “sparkle's” shape and its UV-reflection properties on the deterring effect of eyespots. We conducted field trials with butterfly dummies with different artificial eyespots and wild birds as predators and compared the survival rate of these dummies to each other. The eyespots differed with respect to their “sparkle's” shape and UV-reflexion properties. The results of the field trials showed that the “sparkle's” ultraviolet reflection properties has no detectable influence on the deterrent effect of the eyespots. The form of the “sparkles” impacts the deterrent effect of the eyespots with natural forms having a more deterrent effect.

Keywords: Eyespot, sparkle, eye mimicry, UV-reflection, Lepidoptera

1. Einleitung

Die Farben und Muster auf den Flügeln von Schmetterlingen sind sehr divers; dennoch

haben viele dieser Flügelmuster meist eines gemeinsam. Sie tragen zirkuläre und häufig vielfarbige Zeichnungsmuster, die im Vergleich zu ihrem Hintergrund sehr auf-

fällig sind. Dem Menschen erscheinen die meisten dieser sogenannten Augenflecke in Form und Farbgebung einem Wirbeltierauge sehr ähnlich insbesondere auch durch das kreisrunde und dunkle, einer Pupille ähnliche Zentrum. Dies veranlasste bereits im 19. Jahrhundert POULTON (1890) zu der Annahme, dass die Augenflecken der Lepidoptera eine Augenmimikry darstellen könnten. Im Vergleich zu einem Linsenauge eines Wirbeltieres lassen sich tatsächlich typische Merkmale eines Linsenauges in einem Augenfleck wieder erkennen. So kann eine dunkle „Pupille“ (die imitierten Strukturen werden hier in Anführungszeichen hervorgehoben), eine diese umgebende helle „Iris“ und in vielen Augenflecken sogar ein „Glanzleck“ gefunden werden. Bei echten Augen entsteht ein Glanzleck durch eine winkelabhängige Totalreflexion des einfallenden Lichtes auf einer begrenzten Fläche der gewölbten Hornhaut. Er reflektiert also Licht unabhängig von seiner Wellenlänge. Glanzflecken echter Augen erscheinen uns Menschen daher wie das Sonnenlicht weiß. Da für Vögel auch ultraviolettes Licht sichtbar ist, weisen durch Totalreflexion entstandene Glanzflecke eine zusätzliche Komponente im UV-Bereich auf (BURKHARDT 1982). Wie die Glanzflecken solcher echten Augen reflektieren auch die „Glanzflecken“ der Lepidoptera-Augenflecken ultraviolettes Licht (BLUT et al. 2012). Bereits BLEST (1957) erwähnte, dass viele Augenflecken „highlights“ enthalten, die den Anschein einer Lichtreflexion auf einem sphärischen Objekt geben. Diesem kleinen, aber häufig vorzufindenden Detail des Augenflecks wurde bis vor kurzem jedoch keine Beachtung in Untersuchungen zur abschreckenden Funktion von Augenflecken beigemessen.

Viele Untersuchungen zur Funktion der Augenflecke bei Lepidoptera zeigen, dass diese auffälligen und zirkulären Zeichnungen auf Vögel eine ablenkende oder sogar

abschreckende Wirkung haben (VALLIN et al. 2005, 2007; KODANDARAMAIAH et al. 2009; OLOFSSON et al. 2010). Augenflecke haben somit eine antiprädatorische Funktion. Kleine Augenflecke, wie solche auf den Flügeln vieler Bläulinge (Lepidoptera, Lycaenidae), schützen ihren Träger, indem sie den Angriff eines Prädators auf weniger lebenswichtige Körperteile, nämlich die Flügelränder, ablenken und dem Schmetterling so eine Chance zur Flucht geben (FLUCHTCHANCE) (ROBBINS 1981). Größere Augenflecke, wie die des Tagpfauenauges *Inachis io* (Nymphalidae) oder die Augenflecke der Schmetterlingsgattung *Caligo* (Nymphalidae), erfüllen eine Schutzfunktion, indem sie den Angriff eines Feindes durch Abschreckung verhindern. In einem Versuch mit Kohlmeisen als Prädatoren und dem Schmetterling *Junonia almana* (Nymphalidae) als Beutetier wurden die Vögel durch die großen Augenflecken des Schmetterlings abgeschreckt und fraßen die Schmetterlinge somit nicht (ABSCHRECKUNG) (KODANDARAMAIAH et al. 2009). Schmetterlinge derselben Art, jedoch mit übermalten Augenflecken, fraßen die Kohlmeisen dagegen ohne zu zögern. Warum größere Augenflecken auf Vögel abschreckend wirken, ist nicht völlig klar. STEVENS et al. (2007) vermuten, dass die Augenflecken aufgrund ihrer starken Auffälligkeit und nicht aufgrund einer Augenähnlichkeit abschreckend wirken. STEVENS et al. (2007, 2008) zeigten, dass kreisförmige Augenflecken den gleichen Abschreckungseffekt auf Vögel haben wie rechteckige Augenflecken. Auch Augenflecken, die einem Auge farblich unähnlich waren, nämlich eine weiße „Pupille“ oder eine blaue oder rote „Iris“ besaßen, unterschieden sich in ihrer abschreckenden Wirkung nicht (STEVENS et al. 2008, 2009). Die Augenähnlichkeit des Augenflecks scheint demnach also keinen Einfluss auf die antiprädatorische Wirkung zu haben. STEVENS et al. (2007, 2008, 2009) vernachlässigten jedoch bei ihren Untersuchungen den „Glanzleck“. Da die meisten

größeren Augenflecke jedoch einen „Glanz-fleck“ besitzen, nahmen WILBRANDT et al. (2011) an, dass dieser einen Einfluss auf die abschreckende Wirkung von Augenflecken haben könnte. In Feldversuchen testeten sie das „Überleben“ von Attrappen mit gleich auffälligen, aber sich in ihrer Ähnlichkeit zu Wirbeltieraugen unterscheidenden Augenflecken, indem sie erfassten, von welchen mit einem toten Mehlwurm beköderten Attrappen der Köder nicht gefressen wurde. Die Augenflecke erhielten einen „Glanz-fleck“, dessen Position innerhalb der „Pupille“ variiert wurde. Ausgehend davon, dass in der Natur die Lichtquelle immer von oben auf ein Objekt scheint, sollte sich für einen Betrachter auf Augenhöhe der Glanzfleck immer im oberen Teil der Pupille befinden. Ein Augenfleck mit einem „Glanz-fleck“ im oberen Teil der „Pupille“ sollte also im Vergleich zu einem Augenfleck, dessen „Glanz-fleck“ sich im unteren Teil der „Pupille“ befindet, augenähnlicher und damit auf Vögel abschreckender wirken. WILBRANDT et al. (2011) konnten tatsächlich feststellen, dass Attrappen mit Augenflecken mit einem „Glanz-fleck“ im oberen Teil der „Pupille“ deutlich häufiger ihren Mehlwurmköder behielten. Sie zeigten damit als erste, dass die Ähnlichkeit zu Wirbeltieraugen und nicht die Auffälligkeit der Augenflecken ausschlaggebend für die abschreckende Wirkung auf Vögel ist. Der „Glanz-fleck“ spielt also bei der abschreckenden Funktion der Augenflecke eine wesentliche Rolle.

Die Reaktion der Vögel auf die Augenflecken ist vermutlich angeboren, denn bereits naive Vögel reagieren darauf mit Vermeidung (VALLIN et al. 2005, 2007; KODANDARAMAIAH et al. 2009). JANZEN et al. (2010) betonen, dass die Vorsicht der schmetterlingsfressenden Vögel dadurch verständlich wird, dass es für sie nur um eine kleine Mahlzeit geht, jedoch für den Schmetterling um das Überleben. Einfache Signale, wie Farbkontrast oder das Vorhandensein eines „Glanz-flecks“, könnten demnach

Bestandteile des Auslösers der angeborenen Fluchtreaktion bei Vögeln sein.

Wir haben in der vorliegenden Studie den Einfluss zweier Details des „Glanz-flecks“, seine Form und die UV-Reflexion, auf die abschreckende Wirkung von Augenflecken getestet. In Attrappenversuchen im Freiland wurden Schmetterlingsattrappen mit verschiedenen künstlichen Augenflecken wilden Vögeln angeboten und das „Überleben“ dieser beköderten Attrappen getestet und verglichen.

2. Material und Methoden

In zwei Feldversuchen wurde die Wirkung des „Glanz-flecks“ auf den abschreckenden Effekt der Augenflecke getestet. Dazu wurden künstliche Lepidoptera-Attrappen mit verschiedenen Typen von künstlichen Augenflecken simultan ausgebracht und ihre Wirkung gegeneinander getestet. Die Attrappen wurden mit dem Programm MICROSOFT POWERPOINT 2007 erstellt, auf UV-reflektierendes oder UV-absorbierendes Material ausgedruckt und mit einem toten Mehlwurm als Köder versehen. Der Mehlwurm war so angebracht, dass er den Schmetterlingskörper imitierte und zum Nachweis erfolgter bzw. nicht erfolgter Prädation diente, d. h. ein fehlender Mehlwurm deutete auf eine ineffektive, ein vorhandener Mehlwurm auf eine effektive Abschreckung durch die Augenflecke hin. Die Attrappen wurden einzeln an 10 bis 20 m voneinander entfernten Bäumen in einer Höhe von 1,5 bis 2 m in einem Waldstück in Niederkrüchten (51°13'02.12" N, 6°07'59.96" O), 35 km westlich von Düsseldorf angebracht. Über zwei bis drei Tage wurde zu verschiedenen Kontrollzeitpunkten das Vorhandensein bzw. Fehlen des Mehlwurms kontrolliert. Die Auswertung der Daten erfolgte mit dem log-Rang Test im Statistikprogramm R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2012).

Im ersten Feldversuch wurde der Einfluss der Form des „Glanz-flecks“ untersucht.

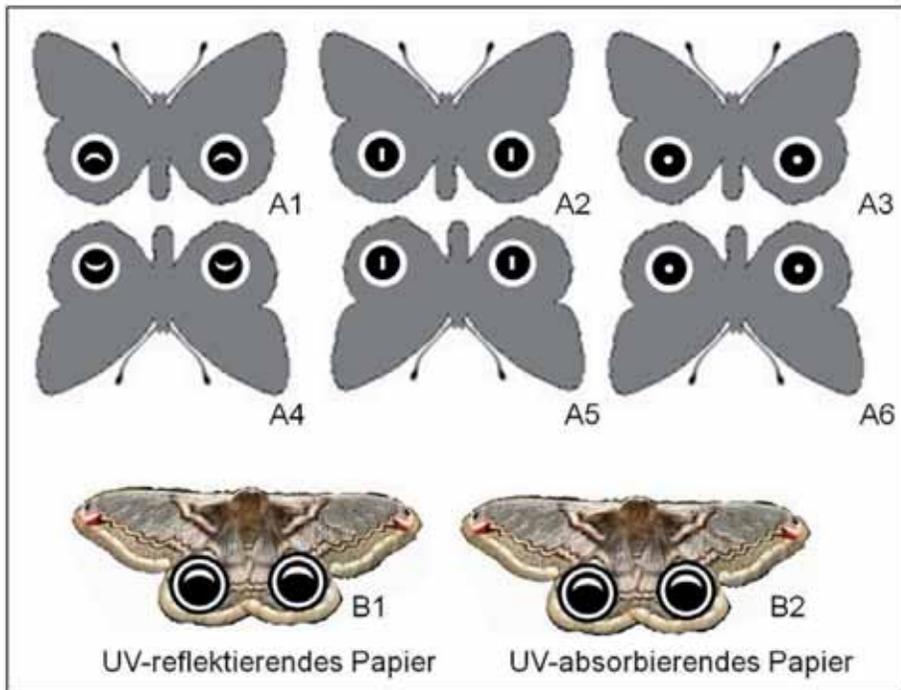


Abb. 1: Attrappen. **A** Attrappen des ersten Versuchs mit Augenflecken mit sichelförmigen, rechteckigen und kreisförmigen „Glanzflecken“. Jeweils die Hälfte der Attrappen wurde im Wald mit nach oben oder unten ausgereichtem Kopf ausgebracht, um den Effekt des nach oben geöffneten, sichelförmigen „Glanzflecks“ zu testen. **B** Attrappen des zweiten Versuchs. Diese wurden auf UV-reflektierendem und UV-absorbierendem Papier gedruckt, um Augenflecken mit UV-reflektierenden oder UV-absorbierenden „Glanzflecken“ zu erhalten.

Fig. 1: Dummies. **A** Dummies of the first experiment with eyespots with crescent-shaped, square and circular “sparkles”. Half of the dummies were pinned to trees with their “head” pointing upwards and downwards to test the effect of the crescent-shaped “sparkles” alignment. **B** Dummies of the second experiment. Dummies were printed on either UV-reflecting or UV-absorbing paper to create eyespots with UV-reflecting or UV-absorbing “sparkles”.

Hierzu wurden einfarbig graue Attrappen (55 x 40 mm) in Form eines Schmetterlings, die keiner speziellen Art ähneln sollten, verwendet (Abb. 1). Die Attrappen wurden auf UV-reflektierendes Material gedruckt (Avery Zweckform Foto Paper Superior, 200 g) und unterschieden sich nur in Bezug auf die Form ihres „Glanzflecks“ innerhalb der „Pupille“. Sie unterschieden sich nicht in ihrer Auffälligkeit. Attrappen hatten entweder kreisförmige, sichelförmige oder rechteckige „Glanzflecken“. Da der sichelförmige „Glanzleck“ durch seine Form verschiedene Möglichkeiten der Ausrichtung

innerhalb der „Pupille“ erlaubt, wurden zwei verschiedene Ausrichtungen, eine natürliche und eine unnatürliche, getestet. Als natürlich wurde eine nach unten geöffnete und als unnatürlich eine nach oben geöffnete Sichel bezeichnet. Um eine nach oben bzw. nach unten geöffnete Sichel zu erhalten, wurde jeweils die Hälfte der Attrappen mit nach oben bzw. nach unten ausgereichtem „Kopf“ an den Bäumen angebracht. So konnten zwei natürliche Formen des „Glanzflecks“, kreisförmige und sichelförmige, nach unten geöffnete „Glanzflecken“, und zwei unnatürliche Formen, rechteckige und sichelför-

Tab. 1: Ergebnisse der Feldversuche. Die Bezeichnungen der Attrappen sind Abb. 1 entnommen. P-Werte werden für eine Analyse mit einem log-Rang Test angegeben.

Tab. 1: Results of the field experiments. The numbering of the dummies follows those shown in fig. 1. P-values are given for data tested with log-rang test.

Attrappentyp	Anzahl der Attrappen pro Versuche	Expositionszeit (Stunden)	Durchschnittliche „Überlebensrate“ (%)	P-Wert
A1 + A3 + A6 vs. A2 + A4 + A5	228 : 228	29	74 : 64	< 0,01
A1 vs. A3	38 : 38	29	77 : 73	> 0,05
A2 vs. A3	38 : 38	29	67 : 73	< 0,05
A3 vs. A4	38 : 38	29	73 : 60	< 0,05
A1 vs. A2	38 : 38	29	77 : 67	< 0,01
A5 vs. A6	38 : 38	29	64 : 71	< 0,05
A4 vs. A6	38 : 38	29	60 : 71	> 0,05
B1 vs. B2	80 : 80	54	77 : 77	> 0,05

mige, nach oben geöffnete „Glanzflecken“, getestet werden.

Im zweiten Feldversuch wurde der Effekt der UV-Reflexion des „Glanzflecks“ auf die abschreckende Wirkung der Augenflecke untersucht. Hierzu wurden Attrappen (80 x 30 mm) nach dem Vorbild des Kleinen Nachtpfauenauges (*Saturnia pavonia*) gestaltet (Abb. 1). Attrappen wurden entweder auf UV-reflektierendes Filterpapier (Whatman Filter Papier) oder auf UV-absorbierendes Papier (HP Home & Office Paper, 80 g) gedruckt, um Attrappen zu erhalten, die entweder UV-reflektierende oder UV-absorbierende „Glanzflecken“ besaßen.

3. Ergebnisse

Der erste Feldversuch zeigte, dass Attrappen mit Augenflecken mit natürlichen „Glanzleckformen“, kreisförmig und sichelförmig, nach unten geöffnet, besser „überlebten“ als Attrappen mit Augenflecken mit unnatürlichen „Glanzleckformen“, rechteckig und sichelförmig, nach oben geöffnet ($\chi^2 = 15,1$, d.f. = 1, $p = 0,0001$; $n = 456$; Tab. 1). Am besten „überlebten“ Attrappen mit Augenflecken mit sichelförmigen, nach unten geöffneten

„Glanzflecken“, wohingegen Attrappen mit Augenflecken mit sichelförmigen, nach oben geöffneten, also unnatürlichen „Glanzflecken“ am schlechtesten „überlebten“. Attrappen mit Augenflecken mit kreisförmigen „Glanzflecken“ „überlebten“ unabhängig von der Ausrichtung des Attrappenkopfes signifikant besser als Attrappen mit Augenflecken mit rechteckigen „Glanzflecken“ (‘Kopf’ nach oben: $\chi^2 = 4,8$, d.f. = 1, $p = 0,028$; $n = 76$; ‘Kopf’ nach unten: $\chi^2 = 4,1$, d.f. = 1, $p = 0,0418$; $n = 76$; Abb. 2; Tab. 1). Im Vergleich zu Attrappen mit Augenflecken mit sichelförmigen „Glanzflecken“ „überlebten“ Attrappen mit Augenflecken mit kreisförmigen „Glanzflecken“ nur dann signifikant besser, wenn die Sichel nach oben geöffnet war ($\chi^2 = 4,9$, d.f. = 1, $p = 0,0266$; $n = 76$; Abb. 2; Tab. 1). War die Sichel nach unten geöffnet, der „Glanzleck“ also natürlich, gab es keinen signifikanten Unterschied im „Überleben“ der Attrappen mit Augenflecken mit sichel- und kreisförmigen „Glanzflecken“ ($\chi^2 = 0,1$, d.f. = 1, $p = 0,713$; $n = 76$; Abb. 2; Tab. 1). Attrappen mit Augenflecken mit rechteckigen „Glanzflecken“ „überlebten“ signifikant schlechter als Attrappen mit

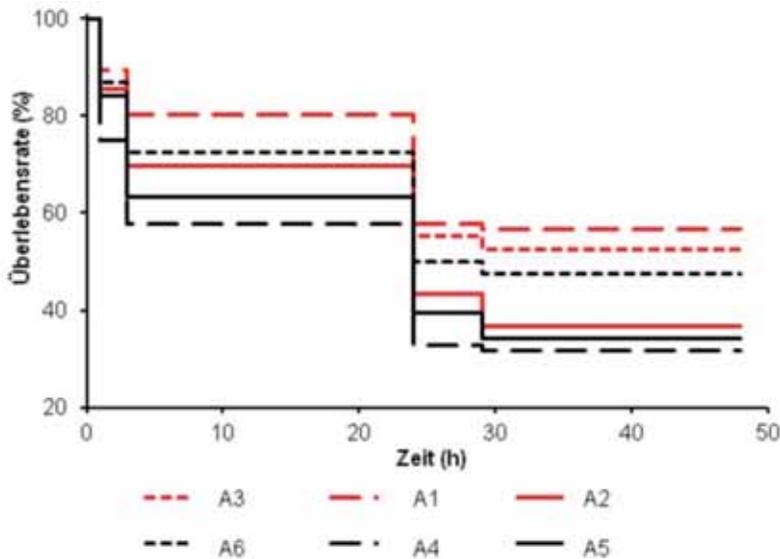


Abb. 2: Überlebensrate der Attrappen mit Augenflecken mit kreisförmigen, sichelförmigen und rechteckigen „Glanzflecken“ zu den Kontrollzeiten in Prozent. Die roten Linien stellen jeweils die Überlebensrate der Attrappen mit nach oben ausgerichtetem Kopf dar, während die schwarzen Linien die Überlebensrate der Attrappen mit nach unten ausgerichtetem Kopf darstellen. Nach unten geöffnete, sichelförmige und kreisförmige „Glanzflecken“ wurden als natürliche Formen angesehen und nach oben geöffnete, sichelförmige und rechteckige „Glanzflecken“ wurden als unnatürliche Formen angesehen.

Fig. 2: Survival rate of dummies with eyespots with circular, crescent-shaped and square “sparkles” at time of control in percent. Red lines illustrate the survival rate of dummies with their head pointing upwards and black lines illustrate the survival rate of dummies with their head pointing downwards. Opened downwards crescent-shaped and circular “sparkles” were considered naturally shaped “sparkles” and opened upwards, crescent-shaped and square “sparkles” were considered unnaturally shaped “sparkles”.

Augenflecken mit sichelförmigen, nach unten geöffneten „Glanzflecken“ ($\chi^2 = 6,9$, d.f. = 1, $p = 0,0087$; $n = 76$; Abb. 2; Tab. 1), wohingegen es keinen signifikanten Unterschied im „Überleben“ der Attrappen mit Augenflecken mit rechteckigen und sichelförmigen, nach oben geöffneten „Glanzflecken“ gab ($\chi^2 = 0,1$, d.f. = 1, $p = 0,812$; $n = 76$; Abb. 2; Tab. 1). Die Auswertung des zweiten Feldversuchs ergab, dass Attrappen mit UV-reflektierenden „Glanzflecken“ nicht signifikant besser „überlebten“ als Attrappen mit UV-absorbierenden „Glanzflecken“ ($\chi^2 = 0,2$, d.f. = 1, $p = 0,678$, $n = 160$; Abb. 3; Tab. 1).

4. Diskussion

Es gibt überzeugende Belege dafür, dass die Augenflecke der Lepidoptera eine antiprädatorische Funktion haben (ROBBINS 1981; VALLIN et al. 2005, 2007; KODANDARAMAIAH et al. 2009). Sicher ist auch, dass größere Augenflecken, wie die des Tagpfaunauges *Inachis io* (Nymphalidae) oder des Peacock Pansy *Junonia almana* (Nymphalidae), ihre antiprädatorische Schutzfunktion durch Abschreckung des Prädators erfüllen (VALLIN et al. 2005, 2007; KODANDARAMAIAH et al. 2009). Unklar ist jedoch noch, in welchen Maßen die Auffälligkeit und die Augenähnlichkeit der Augenflecke Einfluss auf

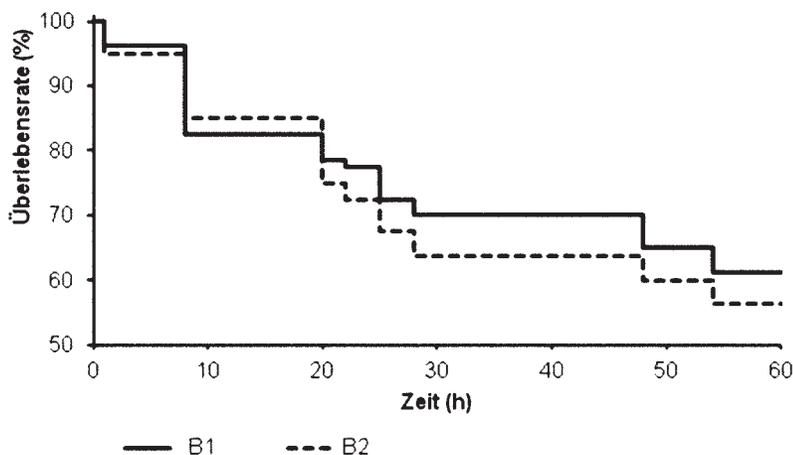


Abb. 3: Überlebensrate von Attrappen mit Augenflecken mit UV-reflektierenden und UV-absorbierenden „Glanzflecken“ zu den Kontrollzeitpunkten in Prozent. Für UV-sensitive Betrachter unterscheiden sich die beiden Attrappen in ihrem Aussehen.

Fig. 3: Survival rate of dummies with eyespots with UV-reflecting and UV-absorbing “sparkles” at time of control in percent. For UV-sensitive beholders both dummies differ in their appearance.

diese abschreckende Wirkung haben. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung deuten darauf, dass der „Glanzleck“ und die mit diesem zusammenhängende Augenähnlichkeit der Augenflecke ein bedeutender Faktor für die antiprädatorische Wirkung auf Vögel ist. Die Form des „Glanzlecks“ ist bedeutend für die Schutzfunktion der Augenflecke, da diese dem Augenfleck seine Augenähnlichkeit gibt.

Es wird angenommen, dass unter natürlichen Lichtverhältnissen keine rechteckigen Glanzflecken entstehen und diese Form damit unnatürlich ist. Auch sichelförmige Glanzflecken, die so ausgerichtet sind, dass sich die Sichel nach oben öffnet, sind bei natürlichen Lichtquellen unwahrscheinlich. Eine natürliche Lichtquelle wird nämlich immer von oben auf ein Objekt scheinen und somit höchstwahrscheinlich einen sichelförmigen Glanzleck entstehen lassen, dessen Sichel durch die Wölbung der Oberfläche, z. B. der Cornea, nach unten geöffnet sein wird. Augenflecken mit natürlichen „Glanzleckformen“, also kreisrunde oder sichelförmige, nach unten geöffnete, werden einem

Wirbeltierauge somit ähnlicher sein. Ein kleines Detail, wie der „Glanzleck“, spielt als Signal bei der Erkennung und Entstehung der Fluchtreaktion von Augenflecken also eine bedeutende Rolle, wie unsere Versuche zeigen. Dabei ist es kein Zufall, dass die „Glanzlecken“ der Augenflecke so geformt und positioniert sind, dass sie den Augenfleck einem Wirbeltierauge ähnlich erscheinen lassen. Sichelförmige „Glanzlecken“ auf dem Flügel eines Schmetterlings sind wahrscheinlich aufwändiger zu produzieren als kreisrunde (MONTEIRO et al. 1997; SAENKO et al. 2011). Dennoch ist der sichelförmige „Glanzleck“ bei den Schmetterlingen recht häufig. WILBRANDT et al. (2011) fanden bei 17 % der von ihnen untersuchten 108 Augenflecken von insgesamt 78 Schmetterlingsarten sichelförmige „Glanzlecken“. Die Ähnlichkeit der Augenflecke zu Wirbeltieraugen scheint also nicht zufällig zu sein. Auch ist es bemerkenswert, dass unerfahrene Vögel Beutetiere mit Warnfärbungen attackieren, jedoch Beutetiere mit großen Augenflecken vermeiden (BLEST 1957; BROWER 1958; MERILAITA et al. 2011).

Es ist bekannt, dass die Reaktion der Vögel auf die Warnfarben auf Erfahrung beruht (BROWER 1958). Dahingegen scheint die Reaktion auf Augenflecken angeboren zu sein, da bereits naive Vögel auf Augenflecken mit Flucht reagieren (BLEST 1957; MERILAITA et al. 2011). Der „Glanzfleck“ scheint eines der Signale zu sein, das diese angeborene Reaktion bei Vögeln auslösen kann. Es gibt nur wenig Hinweise dafür, dass auch andere Signalempfänger als Vögel als Adressaten in Frage kommen. STRADLING (1976) vermutete eine abschreckende Wirkung der beeindruckenden Augenflecken von neotropischen Schmetterlingen der Gattungen *Caligo* und *Eryphanis* auf Echsen und Amphibien, da er neben der Augenimitation auch Nachahmungen der Silhouetten dieser Prädatoren auf den Flügelunterseiten der Falter erkannte.

Einen möglichen Einfluss auf die Augenähnlichkeit der Augenflecke könnte die Illusion einer Dreidimensionalität haben, die durch den „Glanzfleck“, speziell den sichelförmigen „Glanzfleck“, entstehen könnte. Augenflecken mit einem sichelförmigen, nach unten geöffneten „Glanzfleck“ erscheinen leicht vorgewölbt und könnten die Augenmimikry verbessern (LUNAU 2011). Augenflecken mit sichelförmigen, nach oben geöffneten „Glanzfleck“ erscheinen dahingegen nicht vorgewölbt und könnten eine weniger wirksame Augenmimikry darstellen. Bereits BLEST (1957) nahm an, dass die Illusion einer Dreidimensionalität, die durch „Glanzflecken“ erzeugt wird, die Plastizität eines Wirbeltierauges vortäuschen könnte. Da das Sehsystem des Vogels sich von dem des Menschen unterscheidet, ist nicht bekannt, ob Vögel räumliche Tiefe so wahrnehmen, wie Menschen es tun. Die laterale Lage der Augen und die hohe Anzahl der sich kreuzenden Fasern im Chiasma opticum der Vögel reduziert das binokulare Sehfeld, welches für die Entstehung räumlicher Tiefe notwendig ist (HOWARD & ROGERS 1995; JEFFREY et al. 2005;

MARTIN 2009). Dies bedeutet jedoch nicht zwangsläufig, dass Vögel keine räumliche Tiefe wahrnehmen können. Andere, monokulare Mechanismen, wie Verdeckung, relative Größe und Schatten, werden von Tauben und Hühnern zur Tiefenwahrnehmung genutzt (FORKMAN 1998; CAVOTO & COOK 2006; SCZEPEK 2011). Somit könnten monokular wahrgenommene Reize, wie die Form, Position und Ausrichtung eines „Glanzflecks“ innerhalb eines Augenflecks, für Vögel von größerer Bedeutung sein als binokular wahrgenommene Reize, wie die Plastizität eines Objektes.

Nicht nur die Wahrnehmung räumlicher Tiefe unterscheidet sich bei Vögeln und Menschen, sondern auch die Farbwahrnehmung. Das von Vögeln wahrgenommen Farbspektrum reicht bis in den ultravioletten Bereich des Lichts (HART 2001); demzufolge können Vögel neben rotem, grünem und blauem auch ultraviolettes Licht wahrnehmen. Da es sich bei den Glanzflecken natürlicher Augen um eine Totalreflektion an der Corneaoberfläche handelt, kann angenommen werden, dass alle Wellenlängen des einfallenden Lichts, also auch die ultravioletten Wellenlängen, reflektiert werden. Auch die „Glanzflecken“ der Lepidoptera reflektieren das ultraviolette Licht, wie BLUT et al. (2012) an 117 Augenflecken von 78 Lepidoptera-Arten zeigten. Da die Augenähnlichkeit für die abschreckende Wirkung von Augenflecken von Bedeutung ist, nehmen wir an, dass auch die UV-Reflexion des „Glanzflecks“ einen Beitrag zur abschreckenden Funktion der Augenflecke leistet, indem er die Augenmimikry umso echter wirken lässt. Die UV-Reflexion des „Glanzflecks“ könnte somit als Signal fungieren. Ein weißer und UV-absorbierender „Glanzfleck“ könnte in den Augen eines UV-sensitiven Vogels unnatürlich erscheinen, da er möglicherweise dem Vogel nicht (vogel-)weiß, sondern farbig, nämlich vogel-blau-grün-rot erscheint. Ein weißer und UV-reflektierender „Glanzfleck“ hingegen könnte einem Vogel (vogel-)

weiß erscheinen und so einem natürlichen Glanzfleck zum Verwechseln ähneln. Die UV-Reflexion des „Glanzflecks“ hat jedoch keinen Einfluss auf die abschreckende Wirkung der Augenflecke, wie unsere Versuche zeigen. Vögel scheinen nicht zwischen Augenflecken mit UV-reflektierenden und UV-absorbierenden „Glanzflecken“ zu unterscheiden, da keine der beiden Attrappen signifikant besser „überlebte“. Es ist jedoch erwähnenswert, dass die Attrappen mit UV-reflektierenden „Glanzflecken“ während der frühen Morgenstunden besser „überlebten“ als die Attrappen mit UV-absorbierenden „Glanzflecken“, wenn auch dieser Unterschied nicht signifikant ist. Versuche von OLOFSSON et al. (2010) mit dem Gelbringfalter *Lopinga achine* (Nymphalidae, Satyrinae) und der Blaumeise als Prädator deuten an, dass die Tageszeit die Schutzwirkung der Augenflecke beeinflusst. Die ablenkende Funktion der marginalen Augenflecke des Schmetterlings war zu Tageszeiten größer, an denen die Lichtintensität niedrig, aber die UV-Komponente des Lichts hoch war. Unsere Ergebnisse ähneln diesem Befund und legen nahe, dass die abschreckende Wirkung von Augenflecken von der Lichtintensität und besonders der UV-Komponente des Lichts beeinflusst werden könnte. Dies ist jedoch nur eine Vermutung und weitere Versuche zur Funktion der UV-Reflexion des „Glanzflecks“ sind notwendig.

Vermutlich spielt die UV-Reflexion der „Glanzflecken“ bei der Partnerwahl mancher Lepidoptera eine bedeutendere Rolle. Untersuchungen haben zeigen können, dass Schmetterlinge ihre Partner abhängig von der UV-Reflexion oder der UV-Absorption der Augenflecken wählen (KNÜTTEL & FIEDLER 2001; BREUKER et al. 2002; ROBERTSON et al. 2005).

Unsere Versuche zeigen, dass nicht alle Komponenten, die als Teil eines natürlichen Auges erachtet werden, für eine funktionale Augenmimikry notwendig sind. Dennoch scheint die Augenähnlichkeit für die anti-

prädatorische Wirkung der Augenflecke von Bedeutung zu sein.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. RALPH TOLLRIAN, Ruhr-Universität Bochum, für seine Unterstützung, sowie Herrn HEINRICH LENHSEN und Herrn HANS WILLI SLAWSKI für die Erlaubnis zur Nutzung ihrer Wälder.

Literatur

- BLEST, A.D. (1957): The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209-256.
- BLUT, C., WILBRANDT, J., FELS, D., GIRGEL, E.I., & LUNAU, K. (2012): The 'sparkle' in fake eyes – the protective effect of mimic eyespots in Lepidoptera. *Entomologia experimentalis et applicata* 14: 231-244.
- BROWER, J.V. (1958): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limenitis archippus archippus*. *Evolution* 12: 32-47.
- BREUKER, C.J., & BRAKEFIELD, P.M. (2002): Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society London B* 296: 1233-1239.
- BURKHARDT, D. (1982): Birds, berries and UV. A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 69: 153-157.
- CAVOTO, B.R., & COOK, R.G. (2006): The contribution of monocular depth cues to scene perception by pigeons. *The Journal of Physiological Science* 17: 628-634.
- FORKMAN, B. (1998): Hens use occlusion to judge depth in a two-dimensional picture. *Perception* 27: 861-867.
- HART, N.S. (2001): The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 675-703.
- HOWARD, I.P., & ROGERS, B.J. (1995): *Binocular vision and stereopsis*. Oxford University Press; New York.
- 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.

- JEFFERY, G., & ERSKINE, L. (2005): Variations in the architecture and development of the vertebrate optic chiasm. *Progress in Retinal and Eye Research* 24: 721-753.
- KNÜTTEL, H., & FIEDLER, K. (2001): Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. *Journal of Experimental Biology* 204: 2447-2459.
- KODANDARAMAIAH, U., VALLIN, A., & WIKLUND, C. (2009): Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour* 77: 1415-1419.
- LUNAU, K. (2011): Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch. Wissenschaftliche Buchgesellschaft; Darmstadt.
- MARTIN, G.R. (2009): What is binocular vision for? A birds' eye view. *Journal of Vision* 9: 1-19.
- MERILAITA, S., VALLIN, A., KODANDARAMAIAH, U., DIMITROVA, M., RUUSKANEN, S., & LAAKSONEN, T. (2011): Number of eyespots and their intimidating effect on naïve predators in the peacock butterfly. *Behavioural Ecology* 22: 1326-1331.
- MONTEIRO, A., BRAKEFIELD, P.M., & FRENCH, V. (1997): Butterfly eyespots: The genetics and development of the color rings. *Evolution* 51: 1207-1216.
- 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.
- POULTON, E.B. (1890): *The colours of animals: Their meaning and use, especially considered in the case of insects.* Appleton; New York.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2012): *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- ROBBINS, R.K. (1981): The „false head“ hypothesis: Predator and wing pattern variation of Lycaenid butterflies. *American Naturalist* 118: 770-775.
- ROBERTSON, K.A., & MONTEIRO, A. (2005): Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1541-1546.
- SAENKO, S.V., MARIALVA, M.S.P., & BELDADE, P. (2011): Involvement of the conserved Hox gene *Antennapedia* in the development and evolution of a novel trait. *Evolution and Development* 2: 9.
- SCZEPEK, J. (2011): *Visuelle Wahrnehmung: Einführung in die Konzepte Bildentstehung, Helligkeit und Farbe, Raumtiefe, Größe, Kontrast und Schärfe.* Books on Demand GmbH, Norderstadt.
- 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, L. (2008): Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyespots” effective antipredator signals. *Behavioural Ecology* 19: 525-531.
- STEVENS, M., CANTOR, A., GRAHAM, J., & WINNEY, I.S. (2009): The function of animal ‘eyesps’: Conspicuousness but not eye mimicry is the key. *Current Zoology* 55: 319-326.
- STRADLING, D.J. (1976): The nature of the mimetic patterns of the brassolid genera, *Caligo* and *Eryphanis*. *Ecological Entomology* 1: 135-138.
- VALLIN, A., JAKOBSSON, 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.
- VALLIN, A., JAKOBSSON, S., LIND, J., & WIKLUND, C. (2007): “An eye for an eye?”- on the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 61: 1419-1424.
- WILBRANDT, J., BLUT, C., GIRGEL, E., FELS, D., & LUNAU, K. (2011): Glanz in falschen Augen – UV-Reflexion und Schutzwirkung von Augenflecken auf den Flügeln von Schmetterlingen. *Entomologie heute* 23: 103-116.

MSc Christina Blut
 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: 2013

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Blut Christina, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Schreckwirkung als Detailarbeit – Das Glanzlicht im Augenfleck von Schmetterlingen \(Lepidoptera\). Fine-Tuned Deterrent Effect – The Sparkle in Butterfly Eyespots \(Lepidoptera\) 127-136](#)