

Polyfenismus a ultrafialová reflektance křídel *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)

Polyphenism and ultraviolet reflectance in *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)

RADOMÍR BLAŽEK¹, DAVID STELLA²

¹ Hvězdoslavova 1070, SK-015 01 Rajec; e-mail: radom.blazek@gmail.com, ² Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Katedra filozofie a dějin přírodních věd, Viničná 7, CZ-120 00 Praha; e-mail: david.stella@natur.cuni.cz

Publikováno on-line 2. 4. 2020

Abstract: This study presents a brief summary of knowledge of ultraviolet (UV) reflectance in butterflies and moths (Lepidoptera), focusing mainly on the distribution of this phenomenon in various forms of the European Map Butterfly - *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758). Furthermore, we provide available information regarding the reproduction and heredity of some forms of butterflies. The genus *Araschnia* was not studied for UV reflectance phenomenon, therefore representative patterns were selected from 45 forms of *A. levana* and photographed under UV light with peak emission at 365 nm. Comparison of UV and visible light photographs revealed that white colour has wing pattern the highest level of UV reflectance. Mid grey colours were found to relate to rusty red and orange colours. The lowest reflectance was recorded in various shades of brown. Iridescent bright purple patches possess a high level of UV reflectance. The configuration of UV patterns in the studied species forms was not consistent. For that reason, we conclude that the importance of UV reflectance in *A. levana* in its inter- and/or intraspecific traits remains unclear.

Keywords: *Araschnia levana*, UV reflectance, reproductive process, Lepidoptera, phenotypic plasticity

ÚVOD

Motýli jsou jedna z nejbarevnějších živočišných skupin na zemi. Na svých křídlech disponují celou škálou barev a odlesků pozorovatelných nejen ve viditelném světle (dále VIS), ale i v ultrafialové části spektra (dále UV). Barva křídel může být dána přítomností organických pigmentů, z velké části patřících do skupin melaninů, ommochromů, pterinů, méně často flavonidů, případně jiných barviv. Barevnost může být způsobena též interferencí světla na povrchových útvarech dutých poloprůsvitných šupinek nebo i kombinací pigmentů a interference (Obenberger 1964, Wilts et al. 2011). Nutno dodat, že plochy odrážející UV jsou na křídlech někdy patrné z různého úhlu s různou intenzitou odrazu, což souvisí převážně s tvarem a polohou šupinek na křídlech (Wilts et al. 2011, Kemp et Rutowski 2011). Výskyt UV reflektancí byl v minulosti sledován především u druhů motýlů čeledi Pieridae, méně u Lycaenidae a ostatních.

Přestože jsou feromony považovány za nejdůležitější složku při páření, vizuální signály jsou u motýlů též důležitým prvkem iniciace vzájemné komunikace. Imafuku (2013) uvádí, že největší citlivost motýlů k světelnému záření leží v oblasti 440–460 nm. Brunton et al. (1995) konstatují, že denní motýli vnímají v celém barevném spektru a jejich schopnost rozlišovat pohybující se objekt závisí více na kontrastu barev než na jejich intenzitě. Na druhé straně jsou schopni vnímat i světlo v UV části spektra dopadajícího na zemský povrch. Barevné vidění hmyzu je zajištěno přítomností nejméně tří různých opsinů citlivých na různé vlnové délky, které umožňují vnímat světlo už od 300 nm, toto je však velmi často druhově specifické (Stavenga et Arikawa 2006). Barevné vidění někdy souvisí též s ekologickými podmínkami prostředí nebo i s požadavkem inter- a/nebo

intraspecifických komunikačních prostředků (Lebhardt et Desplan 2017).

Více práce se zabývají přítomností, významem a změnou UV reflektančních obrazců na těle živočichů. O těchto vzorech (patrnech) se předpokládalo, že mohou například u denních motýlů sloužit k předání informace o celkové fyzické kondici (Pecháček et al. 2014). Při výběru vhodných jedinců pro páření je důležité, aby samice z různých důvodů byly schopny určit kvalitu samců ještě před pářením. Důležitými faktory úspěšnosti páření jsou stáří (mechanické poškození) a kondice samce (množství ejakulátu a v něm obsažených výživných látek důležitých pro vývoj vajíček). S tím pochopitelně taktéž souvisí i předpokládaná délka kopulace a tím pádem třeba i zvýšení rizika možné predace (Pecháček 2010). UV reflektanční obrazce, jakožto důležité sekundární pohlavní znaky mohou být ovlivněny i různými zeměpisně-přírodními podmínkami, jako např. zeměpisná šířka i délka, nadmořská výška, průměrná roční teplota, množství dešťových srážek nebo produktivita prostředí. Tyto vnější podmínky mění nejen úroveň UV reflektance, např. u druhu *Colias eurytheme* Boisduval, 1852, viz Kemp et Rutowski (2007), ale i tvar reflektančních plošek, např. u druhu *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758), viz Pecháček (2013). Druhá studie poukazuje na korelaci více parametrů, přičemž výsledky některých vlivů jsou podobné, ne-li totožné. UV reflektance u motýlů hraje roli nejen při vnitrodruhové interakci (Obara et Majerus 2000), ale má také celou řadu mezidruhových interakcí (Brunton et Majerus 1995) a v neposlední řadě může tento jev posloužit taktéž k determinaci druhů (Pecháček et al. 2012). Potěšující je též zjištění, že výsledky studií nejsou postaveny jen na pozorování exemplářů z přírody, ale jsou sledovány i na ex-

perimentální bázi. Například přidavek flavonoidů k larvální potravě *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) zvyšuje absorpci UV světla, čímž zásadně mění vzory na křídlech motýlů (Knüttel et Fiedler 2001).

Naším cílem nebylo exaktně změřit UV plošky u všech forem druhu *A. levana*, ale předpokládali jsme, že bychom touto prací mohli přispět k objasnění jevu u druhu, u kterého dosud nebyl studován, a pochopit ho v širším obecném ekologickém kontextu.

UV REFLEKTANCE U *ARASCHNIA LEVANA*

Araschnia levana (Linnaeus, 1758) - babočka sítkovaná je denní motýl, vyznačující se výraznou sezónní dvojtvarností (polyfenizmem) – jarní rezavěčervená forma *levana* (Linnaeus, 1758) a černo-bílá letní forma *prorsa* (Linnaeus, 1758). Při vhodných klimatických podmínkách se v přírodě vyskytuje i třetí generace – forma *porima* (Ochsenheimer, 1807), která nese znaky kresby obou předcházejících generací. Přechnodné formy se znaky druhé i třetí generace se vyskytují příležitostně. Změnou vnějších podmínek (teplotní šoky, změna fotoperiody, endokrinní zásahy) lze experimentálně vyvolat vznik celé řady forem, jež jsou totožné s formami, které lze nalézt ve volné přírodě (Windig et Lammar 1999, Morehouse et al. 2013). Kresby jsou tvořeny pigmenty omochromů na základě kombinací v genomu uložených informací. To může přispět k výskytu nových vzorů, pro jejichž vznik doposud nenastaly vhodné podmínky (Povolný 1996, Blažek 2016). Otaki et Yamamoto (2004) uvádějí, že změna barev a vzorů na křídlech motýlů může být způsobena řadou proměnných, to znamená, nejen teplotními šoky, ale i působením iontů těžkých kovů, například wolframu a molybdenu, viz též Zaćwilichowski (1936) a Dąbrowski (1966). Mechanismus vždy probíhá na bázi reakcí protein-tyrosin fosfatázy a je společný pro všechny druhy.

Blažek (2016) sumarizoval informace o formách *A. levana*, patřících zbarvením k všeobecně velmi variabilním druhům. Seznam dosud známých forem tohoto druhu doplnil na základě experimentální činnosti na celkový počet 45 (obr. viz Blažek 2016, str. 60). V tomto příspěvku jsme v souvislosti s množstvím odlišně zbarvených forem studovali, zda existují nějaké společné znaky UV reflektančních obrazců u různých forem uvedeného druhu. Dalo se předpokládat, že úroveň UV reflektance u světlejší *f. levana* je vyšší než u tmavší *f. prorsa*.

Změny kreseb (tj. fenotypový projev) exemplářů (rodičů) ovlivněné podmínkami jejich vývoje ve stádiu housenek nebo kukel jsou do určité míry a v určitém poměru (do 10 %) děděny v následující jedné až dvou generacích potomků žijících za obvyklých (normálních) podmínek (Prochnow 1927, van't Hof et al. 2011). Prochnow popisuje pokusy s druhu *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758), viz Standfuss (1898), *Arctia caja* (Linnaeus, 1758), viz Fischer (1901) a *Abraxas grossulariata* (Linnaeus, 1758), viz Schröder (1903). Pro předloženou studii je nyní důležitá skutečnost, že barevné formy se mohou pářit a poskytují životaschopné potomstvo.

METODY

Pro snímkování v UVA oblasti od 315 do 400 nm byl v našem případě použit zdroj osvětlení UVP MRL-58 multiple-Ray-Lamp s rtuťovou zářivkou 8 W F8T5 emitující záření s vlnovou délkou λ -max = 365 nm s úhlem nasvícení 45°. UV obraz byl snímán fotoaparát Fujifilm IS Pro senzitivním v oblasti od 330–900 nm s fotografickým objektivem Helios 44 58/2, černým filtrem B+W 403 zamezující vstupu VIS 400–700 nm a filtrem B+W BG 38, jež odfiltruje záření nad 700 nm. Délka expozice s clonou f22 byla 15 s (Stella et al. 2018).

Pro snímkování byli z celé škály popsanych forem vybráni příslušníci obou pohlaví bez ohledu na jejich další rozlišení, to znamená jen část dostupných exemplářů s výrazně rozdílnou kresbou. Obrazy osmi jedinců nasnímaných pod UV světlem byly vizuálně porovnány s fotografiemi pořízenými při VIS (obr. 1). Standardizovaná UV fotografie poskytla možnost jedince posuzovat dle zjednodušené metodiky, viz Stella et al. (2018).

VÝSLEDKY A DISKUSE

Vzhledem k tomu, že tento druh motýla nebyl dle našich informací fotografován v UV světle, jedná se o unikátní data. Po vyhodnocení snímků jsme dospěli k závěru, že naše výsledky jsou v souladu s fundamentální myšlenkou o větší odrazivosti světlých barev na křídlech různých forem motýlů. U námi studovaných exemplářů měla v UV světle největší odrazivost pigmentová barva bílá, která i u jiných druhů bílých barviv, má vysokou úroveň reflektance i v UV oblasti (Wilts et al. 2011). Šedě se zobrazují barvy rezavěčervené a oranžové, což je možné považovat za zvláštnost, neboť leží od UV na opačné straně spektra. To je zřejmě dáno charakteristikami jejich remisních křivek a také mírně zvýšenou schopností použitého fotoaparátu zachytit červenou barvu v UV oblasti do 400 nm (viz Stevens et al. 2007). Nejmenší reflektance byla zaznamenána u odstínů barvy hnědé a černé. Všechny uvedené barevné odstíny vyskytující se na vrchní i spodní straně křídel všech forem a vztahy mezi nimi ve VIS a UV jsou shodné. Světlé šupinky s iridiscenčním nafialovělým odstínem na spodní straně křídel, nejlépe pozorovatelné u forem *f. levana*, *f. rubigilatofasciata* a *f. expanda*, se jeví v UV světle jako bílé.

Předchozí studie potvrdily, že variabilita prostředí mění úroveň a tvar UV reflektance křídel některých motýlů (Meyer-Rochow 1991, Pecháček et al. 2014, Stella et al. 2018). U různých forem druhu *A. levana*, vzniklých právě změnou ekologických podmínek v ontogenezi, tomu tak evidentně není. Na základě porovnání více forem *A. levana* (též u základních forem *prorsa* a *levana*) ve VIS a UV lze konstatovat, že příspěvek UV reflektance k remisním křivkám pro celou škálu pigmentů je minimální a při bohatosti vzorů na křídlech ve VIS je celkem zanedbatelný. Z toho důvodu zůstává sporné, zda je tato konfigurace UV reflektance významným prvkem inter- a/nebo intraspecifickým v ekologii tohoto druhu. Diskutabilní zatím u tohoto druhu také zůstává, jakou mají tak vizuálně (UV i VIS pattern) rozdílné formy reprodukční úspěšnost.

Je také možné, že UV vzorům je připisován větší význam, než ve skutečnosti mají. Podle některých autorů (Silberglied 1979, Rutowski et al. 2007) zůstává stále nejasné, zda během poměrně krátké doby a z různých úhlů mohou být tyto nepatrné změny velikosti, tvaru a úrovně reflektance obrazců vyhodnoceny, a hlavně, zda jsou jejich vypovídací informace při rozhodování se pro páření dostatečné.

U čeledi Nymphalidae je evoluce křídla nejčastěji spojována s mírou a efektivitou predace. Z tohoto pohledu efekt UV reflektance u studovaného druhu zatím zůstává nejasný. Černo-bílá kresba letních forem *prorsa* je odvozený stav, a tak je možné, že z pohledu ekologie druhu ve vztahu k UV reflektanci se u jarní formy *levana* jedná o aposematický vzor, kvůli němuž je tato červená forma méně lovena. Celá řada červených příslušníků čeledi Nymphalidae je nepoživatelná. U ptáků (např. *Parus major* Linnaeus, 1758) byla pozorována snížená predace vůči exemplářům f. *levana* oproti f. *prorsa* (Joiris et al. 2010). K tomu mohou přispívat i UV reflektance bleděfialových šupinek na spodní straně předních i zadních křídel f. *levana*, které u f. *prorsa* téměř úplně chybí. Naproti tomu černá barva f. *prorsa* je považována za účinné kryptické zbarvení, a tak tomu může být i v případě UV reflektance této formy (Fric et al. 2004).

U polyfenizmu je ještě nutné zmínit též genetické pozadí. Sezónní dvojtvarnost vznikla v rodu *Araschnia* jen jednou, a to na bázi celého rodu a nezávisle na výskytu dvojtvarnosti v sesterské větvi *Symbrenthia-Mynes* (Windig et Lammar 1999). Ukázalo se, že fylogeneticky primitivnějším stavem bylo zbarvení červené, viz též Fric et Konvička (2004), Fric et al. (2004).

Pozoruhodným jevem zůstává, že pleziomorfním znakem regresních forem některých druhů čeledi Nymphalidae je zbarvení hnědé typu f. *terminalia* (Blažek 2012).

ZÁVĚR

Tato práce jako první předkládá a současně popisuje unikátní obrazovou dokumentaci v podobě snímků UV reflektance různých forem *A. levana*. Lze říci, že byla pozorována určitá pravidla u UV reflektance křídel. Světlejší křídla (VIS) mají vyšší UV reflektanci nežli tmavší více pigmentovaná křídla, která spíše UV pohlcují. Pokud *A. levana* iniciuje intraspecifickou komunikaci na základě vizuálních vjemů, UV reflektance je pravděpodobně jen doplňkovou, zřejmě ne vždy přítomnou funkční informací. UV reflektance je pak možná pouze fyzikálním derivátem struktury povrchu křídel bez hlubších inter- a/nebo intraspecifických ekologických



Obr. 1. Formy *Araschnia levana* ve viditelném a UV světle 365 nm. Foto: Stella, Kšiňan, Blažek

Fig. 2. Forms *Araschnia levana* in VIS and UV light 365 nm.

1. f. *levana*, 2. f. *prorsa*, 3. f. *reducta*, 4. f. *terminalia*, 5. f. *rubigilatofasciata*, 6. f. *rubigilatogerardini*, 7. f. *gerardini*, 8. f. *expand*a. Photo: Stella, Kšiňan, Blažek

kých vztahů. Pro novost poznatků není možné porovnání s poznatky publikovanými v literatuře a tyto informace naměřené exaktními metodami mají pouze informativní charakter. Plnou platnost informací o zapojení se forem do reprodukčního procesu a funkce UV reflektance křídel u *A. levana* bude potřebné dokázat dalšími experimentálními studii.

LITERATURA

- BLAŽEK R. (2012): Variabilita hmyzu II. [Insect variability II.]. – Entomofauna Carpathica, 24: 31–35.
- BLAŽEK R. (2016): Variability of insects V. New forms of *Araschnia levana*. – Entomofauna carpathica, 28: 45–68.
- BRUNTON C. et MAJERUS M. N. (1995): Ultraviolet colours in butterflies: intra-or inter-specific communication? – Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 260: 199–204.
- DĄBROWSKI J. S. (1966): Changes of the wing pattern in the moths of the genus *Zygaena* FABR. (Lepidoptera: Zygaenidae) obtained by intrapupae injections. – Acta entomologica bohemoslovaca, 63: 411–419.
- FISCHER E. (1901): Experimentelle Untersuchungen über d. Vererbung erworbener Eigenschaften. – Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, 6: 363–381.
- FRIC Z. et KONVIČKA M. (2004): Sezonní dvojtvarnost babočky sítkované. – Vesmír, 83: 442–446.
- FRIC Z., KONVIČKA M. et ZRZAVÝ J. (2004): Red & black or black & white? Phylogeny of the *Araschnia* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) and evolution of seasonal polyphenism. – J. Evol. Biol., 17: 265–278.
- IMAFUKU M. (2013): Sexual differences in spectral sensitivity and wing colouration of 13 species of Japanese Thecline butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). – Eur. J. Entomol., 110: 435–442.
- JOIRIS A., KORATI S. et VAN DYCK H. (2010): Differential bird predator attack rate on seasonal forms of the map butterfly (*Araschnia levana* L.): does the substrate matter? – Ethology, 116: 1020–1026.
- KEMP D. J. et RUTOWSKI R. L. (2007): Condition dependence, quantitative genetics, and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. – Evolution, 61: 168–183.
- KEMP D. J. et RUTOWSKI R. L. (2011): The role of coloration in mate choice and sexual interactions in butterflies. – Advances in the Study of Behavior, 43: 55–92.
- KNUTTEL H. et FIEDLER K. (2001): Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. – J. Exp. Biol., 204: 2447–2459.
- LEBHARDT F. et DESPLAN C. (2017): Retinal perception and ecological significance of color vision in insects. – Current opinion in insect science, 24: 75–83.
- MEYER-ROCHOW V. B. (1991): Differences in ultraviolet wing patterns in the New Zealand lycaenid butterflies *Lycaena salustius*, *L. rauparaha*, and *L. feredayi* as a likely isolating mechanism. – J. R. Soc. N. Z., 21: 169–177.
- MOREHOUSE N., MANDON N., CHRISTIDES J., BODY M., BIMBARD G. et CASAS J.: (2013): Seasonal selection and resource dynamics in a seasonally polyphenic butterfly. – J. Evol. Biol., 26: 175–185.
- OBARA Y. et MAJERUS M. N. (2000): Initial mate recognition in the British cabbage butterfly, *Pieris rapae rapae*. – Zool. Sci., 17: 725–730.
- OBENBERGER J. (1964): Entomologie, vol. 5, 1st ed. Přírodovědecké vydavatelství, Praha.
- OTAKI J. M. et YAMAMOTO H. (2004): Species-specific color-pattern modifications of butterfly wings. – Dev. Growth Differ., 46: 1–14.
- PECHÁČEK P. (2010): Biologický výzkum v ultrafialové oblasti: evoluční a eto-ekologické implikace UV reflektance organismálních povrchů. Praha, 2010. – Ms. [Bakalářská práce, depon. in: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra filosofie a dějin přírodních věd].
- PECHÁČEK P. (2013): Žlutásek řešetlákový a plasticita ultrafialových kreseb motýlů v závislosti na prostředí. – Živa, 2: 79–81.
- PECHÁČEK P., STELLA D. et KLEISNER K. (2012): Ultrafialový svět bezobratlých. – Živa, 159: 25–28.
- PECHÁČEK P., STELLA D., KEIL P. et KLEISNER K. (2014): Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). – Naturwissenschaften, 101: 1055–1063.
- POVOLNÝ D. (1996): Sezonní dvojtvarnost babočky sítkované. – Vesmír, 75: 217–222.
- PROCHNOW O. (1927): Die Färbung der Insekten (nach Beobachtungen und Versuchsergebnissen), pp. 430–572. – In: C. SCHRÖDER (ed.), Handbuch der Entomologie, vol. 2. G. Fischer, Jena.
- RUTOWSKI R. L., MACEDONIA J. M., KEMP D. J. et TAYLOR-TAFT L. (2007): Diversity in structural ultraviolet coloration among female sulphur butterflies (Coliadinae, Pieridae). – Arthropod Structure & Development, 36: 280–290.
- SCHRÖDER CH. (1903): Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata* L. (Lep.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenztheorie. – Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. Bd, 8: 105–119.
- SILBERGLIED R. E. (1979). Communication in the ultraviolet. Annu. – Rev. Ecol. Syst., 10: 373–398.
- STANDFUSS M. (1898): Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren, vol. 36, 1st ed. Zürcher & Furrer, Zürich.
- STAVENGA D. G. et ARIKAWA K. (2006): Evolution of color and vision of butterflies. – Arthropod Structure & Development, 35: 307–318.
- STELLA D., PECHÁČEK P., MEYER-ROCHOW V. B. et KLEISNER K. (2018): UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). – Insect Science, 25: 508–518.
- STEVENS M., PARRAGA C. A., CUTHILL I. C., PARTRIDGE J. C. et TROSCIANKO T. S. (2007): Using digital photography to study animal coloration. – Biol. J. Linn. Soc., 90: 211–237.
- VAN'T HOF A. E., EDMONDS N., DALÍKOVÁ M., MAREC F.

- et SACCHERI I. J. (2011): Industrial melanism in British peppered moths has a singular and recent mutational origin. – *Science* (New York, N. Y.), 332: 958–960.
- WILTS B. D., PIRIH P. et STAVENGA D. G. (2011): Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings. – *Journal of Comparative Physiology (A)*, 197: 693–702.
- WINDIG J. J. et LAMMAR P. (1999): Evolutionary genetics of seasonal polyphenism in the map butterfly *Araschnia levana* (Nymphalidae: Lepidoptera). – *Evol. Ecol. Res.*, 1: 875–894.
- ZACWILICHOWSKI J. (1936): Eine neue Methode, aberrative Formen von Schmetterlingen durch chemische Einwirkung zu erzielen. – *Bulletin international de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B, Sciences Naturelles*, 8: 481–497.