

永澤蛇眼蝶(*Minois nagasawae*)眼紋大小及數目的地理模式

黃嘉龍 林育綺 徐堉峰*

國立臺灣師範大學生命科學系

(收稿日期: 2011.3.9, 接受日期: 2011.5.5)

摘 要

鱗翅目的眼紋形成與演化受到許多基因調控、環境因子及選汰作用的影響, 長久以來受許多不同生物學研究領域關切。永澤蛇眼蝶(*Minois nagasawae*)為一年一世代眼蝶, 分布在台灣 3000m 以上高海拔, 成蝶主要發生於秋季, 其眼紋數目及大小呈現多型性。一世代性眼蝶眼紋多型性顯非源自季節適應現象。本研究於 2003-2010 年間採集 477 隻永澤蛇眼蝶, 分別來自中央山脈、雪山山脈及玉山山脈共 15 個地點, 以線性迴歸分析眼紋大小、眼紋數目及鳥啄痕數目與緯度、性別及環境因子(十年均溫、十年平均雨量及十年每月平均日照時數)之關係。結果顯示眼紋大小顯著具有緯度效應, 緯度愈高眼紋愈大; 眼紋數目與鳥啄痕的分析中, 緯度與性別因子顯著具有交互作用, 高緯度地區雌蝶的眼紋數和鳥啄痕數目較雄蝶多; 十年均溫、十年平均雨量及十年每月平均日照時數顯著影響眼紋大小與數目的變異。永澤蛇眼蝶平均有 42% 個體具有鳥啄痕, 野外觀察發現 6 種鳥類天敵, 包括高海拔數量優勢的台灣噪眉(*Garrulax morrisoniana*), 顯示永澤蛇眼蝶面臨相當程度的鳥類捕食壓力。本研究認為環境因子與鳥類天敵捕食壓力是造成眼紋大小與眼紋數目地理分布模式的因素。

關鍵詞: 線性迴歸、永澤蛇眼蝶、眼紋多型性、環境因子、地理模式、鳥啄痕

緒 論

鱗翅目的眼紋的形成與演化長久以來受許多不同生物學研究領域關切, 包括眼紋的基因、形成機制、發育調控、禦敵功能與演化適應等均已有多數討論。

眼紋的形成過程涉及許多基因表現及訊息傳遞路徑, 例如 *Notch* 基因與眼紋 foci 組織形成及訊息傳導路徑(signalling pathway)有關(Reed and Serfas, 2004); *Distal-less(Dll)* 基因表現於眼紋同心區形成彩色圓環(Brunetti *et al.*, 2001), *Dll* 基因不同的基因型組合結果使得眼紋大小有顯著不同(Beldade *et al.*, 2002)。hedgehog 調節環(hedgehog regulatory circuit)的 hedgehog 及相關基因與眼紋 foci 的發育有關, 原本就存在於不同昆蟲的 hedgehog 調節環, 其中各個基因表現若出現新的調度配置則會產生新的眼紋表現型, 這可能是眼紋演化的普遍機制。(Keys *et al.*, 1999)。

蝴蝶的翅紋(包括眼紋)在幼生期發育過程中, 受到某些環境因子(如溫度、溼度、光週期...等)影響, 常有季節型產生而形成多型性(Nijhout,

1999; Kooi and Brakefield, 1999)。眼紋的多型性具有演化與適應上的意義, 以 *Bicyclus anynana* 為例, 其季節型在當季環境背景下, 有助其偽裝或轉移天敵攻擊, 提高存活率(Lyytinen *et al.*, 2004); 而眼紋大小的多型性及中央藍色瞳眼的 UV 反射也扮演性擇的角色(Breuker and Brakefield, 2002; Robertson and Monteiro, 2005; Costanzo and Monteiro, 2007); 而眼紋發育的塑性與性擇交互作用下, 在不同季節不同性別個體分別呈現不同的眼紋模式(Prudic *et al.*, 2011); 另一方面, 眼紋在天敵防禦上也扮演重要角色, 最廣為人知的兩個主要假說有(1)驚嚇假說(The intimidation hypothesis): 大型眼紋具有嚇退鳥類天敵的功能(Blest, 1957); (2)偏離假說(The deflection hypothesis): 當被天敵發現時, 排列在靠近翅緣的眼紋吸引天敵攻擊翅緣等非致命區, 成蝶趁機脫逃(Blest, 1957)。這些假說分別在不同物種的行為研究中被證實(Hill, 2004; Steven, 2005; Vallin *et al.*, 2007; Kodandaramaiah *et al.*, 2009)。Kodandaramaiah (2009)認為在 *Junonia* 系統發育過程中, 不同的選汰壓力在不同的時間及地點產

*通信作者: 徐堉峰 (Yu-Feng Hsu); FAX: 886-2-29312904; E-mail: t43018@ntnu.edu.tw

生作用，造成眼紋數目排列的演化。

永澤蛇眼蝶 *Minois nagasawae* (Matsumura 1906) 為鱗翅目蛺蝶科蛇眼蝶屬 (*Minois*) 成員。蛇眼蝶全世界記載有 3 種，永澤蛇眼蝶是‘子遺’分佈在亞熱帶台灣高山的特有種類 (D’Abrera, 1992; Chou, 1990)。Chou (1990) 記載後翅背面具有 2~4 個眼紋。但是野外觀察卻發現永澤蛇眼蝶後翅背面眼紋數目變異幅度更大，從 1~6 個眼紋的情形均可以見到，眼紋大小及數目在不同山脈的族群似呈現地理上的差異，並且在鳥類天敵防禦上可能具有 deflective function (Huang, personal observation)。本種為一年一世代蛇眼蝶，成蝶主要在秋季大發生 (Yamanaka, 1974)，眼紋多型性顯然並非由季節因素引起。本研究擬探討永澤蛇眼蝶眼紋多型性及地理分化現象，分析眼紋大小、數目與環境因子之間的關聯性，提供一世代眼蝶在亞熱帶台灣高山地區適應與分化的研究案例。

材料與方法

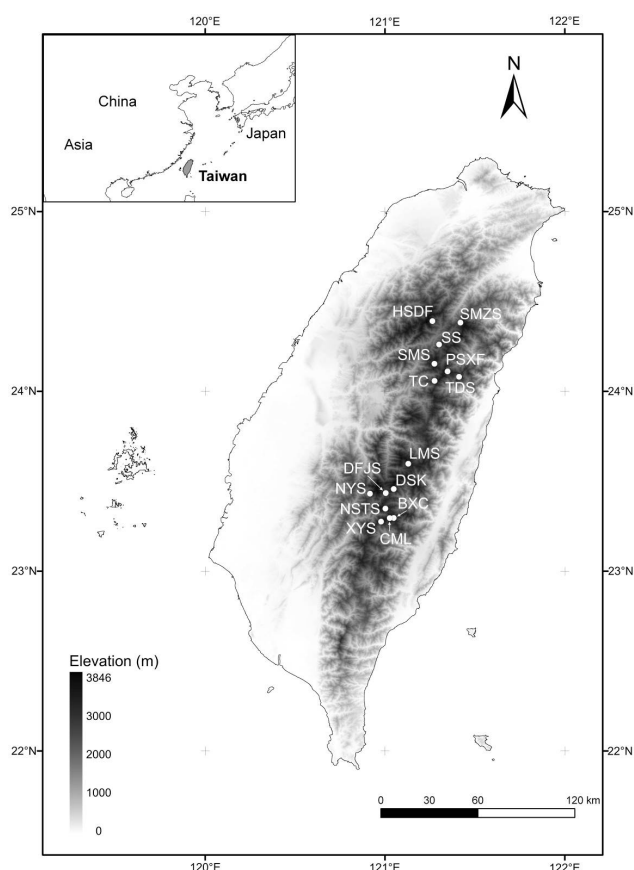
採樣

樣本收集自 2003 年至 2010 年，採集地點為 3000m 以上高山共 15 處 (圖一)，分別來自雪山山脈 (Hsuehshan Mountain Ridge, abbreviation as HMR)、中央山脈北部 (northern part of Central Mountain Ridge, abbr. CMR-N) 及南部 (southern part of Central Mountain Ridge, abbr. CMR-S) 以及玉山山脈 (Yushan Mountain Ridge, abbr. YMR)，樣本總數 477 個體。採集地點之相關地理資訊見表一。

資料處理

本研究將不同眼紋進行編號，各眼紋編號及其位於翅上的位置如圖二所示。每一個體測量並紀錄其後翅背面眼紋數目 (eyespot numbers, abbr. EN)、性別 (SEX)、眼紋大小以及每一個體翅膀上鳥啄痕的數目 (beak marks, abbr. BMs)，鳥啄痕的判斷依據則參考 Bowers and Wiernasz (1979)。

各採集地點的氣象資料取得，首先參考中央氣象局 (Central Weather Bureau) 之氣象站 (<http://e-service.cwb.gov.tw/wdps/obs/state.htm>)，選取與採集地點緯度最接近者，向中央氣象局購買 2001-2010 十年之氣候資料，包括十年均溫 (abbr. Tm_{10})、十年每月平均雨量 (abbr. PP_{10})、十年每月平均日照時數 (abbr. SS_{10})。其中，溫度資料以海拔每上升 1000m，氣溫下降攝氏 5.68°C 進



圖一、永澤蛇眼蝶 (*Minois nagasawae*) 的採樣地點。HSDF: 雪山東峰; SMZS: 審馬陣山; SS: 門山; SMS: 石門山; PSXF: 盤石西峰; TDS: 太魯閣大山; TC: 天池; LMS: 裡門山; DSK: 大水窟; DFJS: 達芬尖山; NYS: 南玉山; NSTS: 南雙頭山; BXC: 布新營地; CML: 嘉明湖; XYS: 向陽山。

Figure 1. Sampling locations of *Minois nagasawae*. HSDF: Hsuehshandungfeng; SMZS: Shenmazhenshan, SS: Shuanshan, SMS: Shimenshan, PSXF: Panshixifeng, TDS: Tarokodashan, TC: Tianchi; LMS: Limenshan, DSK: Dashuiku, DFJS: Dafenjianshan, NYS: Nanyushan, NSTS: Nanshuangtoushan, BXC: Buxine campsite, CML: Chia-ming Lake, XYS: Xiangyangshan

行校正 (Chiu and Lin, 2004)。部分採集地點其參考氣象站並無溫度、雨量或日照資料時，則不列入資料分析。各採集地點所參考之氣象站詳見表一。

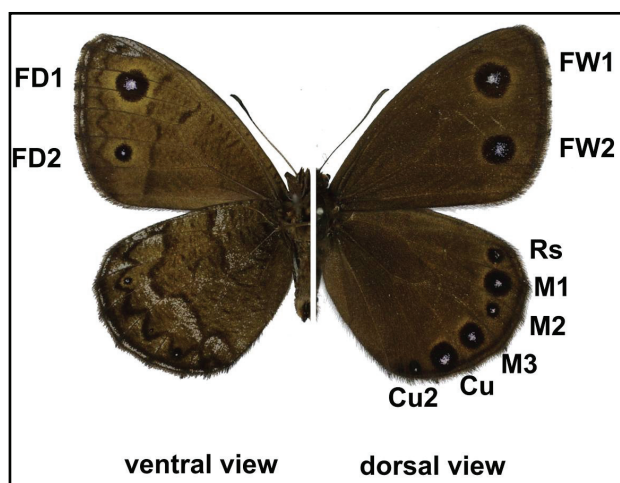
資料分析

本研究使用 JMP 5.1 進行分析。首先分析各個眼紋的大小、變異情況及兩兩之間的相關性，而 477 個樣本中，部分樣本因為鳥啄痕造成某些眼紋無法測量，眼紋大小的相關性分析僅採用

表一、永澤蛇眼蝶(*Minois nagasawae*)後翅背面眼紋數目(EN)及鳥啄痕(BMs)的頻率。地點順序依照緯度由北而南排列。HMR：雪山山脈；CMR-N：中央山脈北部；CMR-S：中央山脈南部；YMR：玉山山脈。各地點參考之氣象站所在地的地理資訊詳見中央氣象局網頁—<http://e-service.cwb.gov.tw/wdps/obs/state.htm>。

Table 1. Frequencies of eyespot numbers (EN) on dorsal hind wing and beak marks (BMs) of *Minois nagasawae*. The locations are arranged from north to south by latitude. HMR: Hsuehshan Mountain Ridge; CMR-N: northern part of Central Mountain Ridge; CMR-S: southern part of Central Mountain Ridge; YMR: Yushan Mountain Ridge. Geographical information of meteorological stations referred see Central Weather Bureau website - <http://e-service.cwb.gov.tw/wdps/obs/state.htm>.

Mt. Ridge	Location(abbreviation)	EN						n	BMs					n(%) of BMs	Coordinate / Elevation	Meteorological station referred
		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	>5			
HMR	Hsuehshandungfeng(HSDF)	-	-	3	13	19	12	47	8	9	2	4	-	23(49%)	E121°15'49.54", N24°23'25.71", 3207m	Siyuan
CMR-N	Shenmazhenshan(SMZS)	-	-	1	7	6	8	22	5	9	1	1	1	17(77%)	E121°25'11.66", N24°22'56.88", 3211m	Siyuan
CMR-N	Shuanshan(SS)	-	-	2	3	4	6	15	5	3	-	-	-	8(53%)	E121°18'05.43", N24°15'37.52", 3168m	Lishan
CMR-N	Shimenshan(SMS)	-	1	2	10	12	12	37	8	1	2	1	1	13(35%)	E121°16'31.92", N24°09'10.66", 3200m	Hehuanshan
CMR-N	Panshixifeng(PSXF)	-	-	2	9	6	10	27	6	2	-	2	-	10(37%)	E121°20'54.12", N24°06'40.73", 3335m	-
CMR-N	Tarokodashan(TDS)	-	-	-	3	6	4	13	1	1	2	-	-	4(31%)	E121°24'45.30", N24°04'51.13", 3283m	-
CMR-N	Tianchi(TC)	-	1	1	38	13	12	65	14	11	5	3	2	35(54%)	E121°16'34.72", N24°03'29.34", 3150m	Lushan
CMR-S	Limenshan(LMS)	-	5	-	2	-	-	7	2	-	1	-	-	3(43%)	E121°07'47.11", N23°35'50.95", 3335m	-
CMR-S	Dashuiku(DSK)	11	26	24	23	8	-	92	16	9	2	8	1	36(39%)	E121°02'57.00", N23°27'24.96", 3157m	Yushan
CMR-S	Dafenjianshan(DFJS)	2	7	1	4	1	1	16	5	-	-	1	-	6(38%)	E121°00'17.86", N23°26'05.08", 3208m	Yushan
YMR	Nanyushan(NYS)	3	5	7	19	8	-	42	13	4	3	2	1	23(55%)	E120°54'59.91", N23°25'51.61", 3383m	Yushan
CMR-S	Nanshuangtoushan(NSTS)	-	1	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	E121°00'10.56", N23°20'51.89", 3356m	-
CMR-S	Buxine campsite(BXC)	-	4	2	-	1	-	7	-	-	-	-	-	-	E121°02'55.98", N23°17'44.93", 3100m	Xiangyang
CMR-S	Chia-ming Lake(CML)	3	19	20	13	3	-	58	7	3	-	-	-	10(17%)	E121°01'36.40", N23°17'42.45", 3300m	Xiangyang
CMR-S	Xiangyangshan(XYS)	1	5	11	7	3	-	27	5	3	1	3	1	13(48%)	E120°58'42.58", N23°16'31.81", 3300m	Xiangyang
Total		20	74	76	152	90	65	477	95	55	19	25	7	201(42%)		



圖二、永澤蛇眼蝶(*Minois nagasawae*)的背面觀(右半部)及腹面觀(左半部)。標示於翅緣的縮寫代表本研究所使用的眼紋代號。

Figure 2. Dorsal view (right-half) and ventral view (left-half) of *Minois nagasawae* showing the positions of eyespots. Abbreviations by the eyespots along the wing margin represent the eyespot codes used in this study.

466 個樣本(表二)。其次，以線性迴歸分析，分別以前翅前端眼紋大小(FW1)、後翅背面眼紋數目(EN)及鳥啄痕(BMs)作為反應變數(response variables, also Y variables)進行分析，預測變數

(predictor variables, also X variables)分別是緯度(採用二度分帶 TWD67 系統，數值每增加 1 個 degree 代表緯度向北增加 1 公尺)及性別(SEX)，探討 FW1、EN 及 BMs 是否有緯度及性別效應(n = 477)。再者，分別以 FW1 和 EN 作為 Y variables，以十年均溫(Tm₁₀)、十年每月平均雨量(PP₁₀)為 X variables，探討溫度、雨量與眼紋大小、數目的關係(n=428)。另外，僅 267 筆樣本具有十年的每月平均日照時數(SS₁₀)資料，故以此 267 筆資料探討 Tm₁₀、PP₁₀、SS₁₀與 FW1 及 EN 的關係，然而 PP₁₀、SS₁₀ 兩因子具有 multicollinearity (R_k² = 0.905, 0.929, respectively)，所以 PP₁₀ 不放入此一線性迴歸分析中，最後以 FW1 和 EN 作為 Y variables，Tm₁₀、SS₁₀ 為 X variables 進行線性迴歸分析。

結果

中央山脈北段及雪山山脈族群後翅眼紋數多為 3-6 個眼紋，1-2 個眼紋的個體在緯度高的族群中幾乎看不到，而玉山山脈與中央山脈南段族群則以 2-4 個為主。整體而言，後翅背面眼紋數目以 4 個眼紋者最多，1 個眼紋的個體比例最少。具有鳥啄痕的個體平均有 42%，其中超過一半具有 2 個以上的鳥啄痕(表一)。各個眼紋大小的平

均值及標準差如表 2 所示，眼紋大小的數值僅前翅 FD1 符合常態分佈，其餘皆顯著違反常態分佈 ($n = 466$)；利用 Bartlett's test 檢測 equal variance 的虛無假說，結果顯示眼紋大小的 variances 顯著拒絕虛無假說 ($n=466$, $\text{Chisquare} = 631.568$, $p < 0.0001$)。

鳥啄痕數目 (BMs) 與緯度及性別因子的線性迴歸分析顯示，緯度及性別因子有交互作用 ($\text{Estimate} = 3.2 \times 10^{-6}$, $p = 0.03 < 0.05$)，隨著緯度增加，雌蝶的 BMs 增加的趨勢顯著較雄蝶來得大。眼紋數目 (EN) 與緯度及性別的線性迴歸分析顯示，緯度與性別因子有交互作用 ($\text{Estimate} = 3.67 \times 10^{-6}$, $p = 0.003 < 0.01$)，緯度較高地區，雌蝶眼紋數目較雄蝶多，緯度較低地區，雄蝶眼紋數目較雌蝶多，而隨著緯度增加，雌蝶眼紋數目增加的趨勢大於雄蝶。眼紋大小 (FW1) 與緯度及性別的線性迴歸分析中，緯度與性別沒有交互作用 ($\text{Estimate} = 6.7 \times 10^{-7}$, $p = 0.26$)，而 FW1 隨著緯度增加顯著增加 ($\text{Estimate} = 1.02 \times 10^{-5}$, $p < 0.0001$)，性別因子有顯著性 ($\text{Estimate} = -0.14$, $p = 0.0114 < 0.05$)，雌蝶的 FW1 顯著大於雄蝶。

環境因子分析結果顯示，十年均溫 (Tm_{10})、十年每月平均雨量 (PP_{10}) 沒有交互作用 ($\text{Estimate} = 2.27 \times 10^{-3}$, $p = 0.228$)，而 Tm_{10} 與 PP_{10} 顯著影響 FW1 ($\text{Estimate} = -0.2261$, $p < 0.0001$; $\text{Estimate} = -0.003$, $p = 0.0069 < 0.01$, respectively) 及 EN ($\text{Estimate} = -0.31$, $p < 0.0001$; $\text{Estimate} = -0.0077$, $p = 0.0004 < 0.001$, respectively)，溫度愈低、雨量愈少，FW1 愈大，EN 愈多。 Tm_{10} 及 SS_{10} 對 FW1 及 EN 的影響具有交互作用 ($\text{Estimate} = 0.1436$, $p = 0.0026 < 0.01$; $\text{Estimate} = 0.1436$, $p = 0.0133 < 0.05$)，當 $\text{Tm}_{10} = 5.77^\circ\text{C}$ 時， SS_{10} 愈低則 FW1 愈大，EN 愈多，當 $\text{Tm}_{10} = 8.43^\circ\text{C}$ 時， SS_{10} 愈高則 FW1 愈大，EN 愈多。

討 論

鳥類的捕食對翅紋的演化扮演關鍵角色 (Bowers and Brown, 1985)。蝴蝶翅上的鳥啄痕，代表該個體受到鳥攻擊並逃過捕食。鳥啄痕頻率常用於探討鳥類天敵捕食壓力與眼紋的關係 (Bowers and Brown, 1985; Wourms and Wasserman, 1985; Denis and Owen, 1990; Bengtson, 1981)。永澤蛇眼蝶平均有 42% 的個體翅膀上具有鳥啄痕 ($n = 477$)，較多數文獻記載的種類來得高 (see Wourms and Wasserman, 1985, Table 2.)，在 42% 具有鳥啄痕的個體當中，一半

以上具有 2 個以上的鳥啄痕 (表一)。2 個以上的鳥啄痕顯示該個體逃脫自天敵追逐、重覆攻擊或遭遇不同天敵的多次攻擊 (Denis and Owen, 1990; Huang, personal observation)。野外觀察發現永澤蛇眼蝶的鳥類天敵有台灣噪眉 *Garrulax morrisoniana*、岩鸚 *Prunella collaris*、小雨燕 *Apus nipalensis*、叉尾雨燕 *Apus pacificus*、針尾雨燕 *Hirundapus caudacuta*、黃鶺鴒 *Motacilla flava* 等 (Huang, personal observations; Kuo, personal communication)，其中台灣噪眉是海拔地區數量優勢的鳥種之一 (Wu et al., 2004)。顯然永澤蛇眼蝶面臨一定程度的鳥類捕食壓力。

永澤蛇眼蝶後翅背面眼紋數目確實存在地理差異。緯度及性別因子對眼紋數目 (EN) 的影響具交互作用，緯度較高地區，雌蝶 EN 較雄蝶多，緯度較低地區，雄蝶 EN 較雌蝶多，隨著緯度增加，雌蝶與雄蝶的 EN 皆顯著增加，然而雌蝶 EN 增加的趨勢大於雄蝶。鳥啄痕 (BMs) 分析中，隨著緯度增加，雌蝶與雄蝶的 BMs 皆顯著增加，而雌蝶的 BMs 增加的趨勢顯著較雄蝶大。緯度與性別因子的交互作用與 EN 及 BMs 變異的解釋模式相似，此一結果提供了鳥類捕食是造成眼紋數目地理變異的合理解釋之一。Bengtson (1981) 根據鳥啄痕研究指出，鳥類捕食是影響 *Maniola jurtina* 眼紋數目的選汰因子，少眼紋型的雌蝶面臨較大的選汰壓力。眼紋數目與環境因子分析中，溫度愈低，眼紋數目愈多 ($\text{Estimate} = -0.31$, $p < 0.0001$)，高緯度地區的低溫環境可能造成永澤蛇眼蝶面臨較大的鳥類捕食壓力，不利於少眼紋型個體的存活。

在線性迴歸分析的結果中，FW1 眼紋的大小呈現緯度梯度，由南而北隨著緯度增加眼紋大小顯著遞增 ($\text{Estimate} = 1.02 \times 10^{-5}$, $p < 0.0001$)，性別變數亦顯著 ($\text{Estimate} = -0.14$, $p = 0.0114 < 0.05$)，顯示 FW1 呈現性別差異，雌蝶顯著大於雄蝶。FW1 與環境因子的分析指出，FW1 與十年均溫、十年每月平均雨量顯著相關 ($\text{Estimate} = -0.2261$, $p < 0.0001$; $\text{Estimate} = -0.003$, $p = 0.0069 < 0.01$, respectively)，隨著溫度愈低、雨量愈少，眼紋有變大的趨勢。據此，FW1 具有緯度梯度，環境因子 (溫度、雨量) 是影響 FW1 的因素之一。緯度效應分析中，調整後決定係數 (adjusted R^2) 為 0.4565，顯示除了緯度所代表的相關因素之外，尚存在其他影響 FW1 的因子，例如研究指出基因型的組合會影響 *B. anynana* 前翅眼紋的大小 (Beldade et al., 2002)。另一分析結果發現十

表二、永澤蛇眼蝶(*Minois nagasawae*)眼紋大小及各眼紋之間的相關性(n = 466)。眼紋代號如圖 2 所示。ND：常態分佈。“*” : $p < 0.05$; “**” : $p < 0.01$; “***” : $p < 0.001$ 。

Table 2. Eyespot size of *Minois nagasawae* (N = 466) and correlation between each other. ND: normal distribution. Eyespot codes are shown as Fig.2. “*” : $p < 0.05$; “**” : $p < 0.01$; “***” : $p < 0.001$.

	R ² adjusted value										Mean ± SD (mm)	ND
	FW1	FW2	FD1	FD2	Rs	M1	M2	M3	Cu	Cu2		
FW1	—	0.791	0.76	0.609	0.224	0.651	0.497	0.665	0.671	0.175	3.32 ± 0.69	reject**
FW2		—	0.617	0.751	0.25	0.646	0.519	0.719	0.723	0.182	2.71 ± 0.80	reject***
FD1			—	0.562	0.19	0.575	0.477	0.593	0.582	0.135	3.43 ± 0.63	ND
FD2				—	0.191	0.636	0.522	0.673	0.647	0.161	1.90 ± 1.05	reject***
Rs					—	0.346	0.288	0.261	0.263	0.215	0.21 ± 0.45	reject***
M1						—	0.698	0.784	0.714	0.19	1.48 ± 1.07	reject***
M2							—	0.699	0.628	0.178	0.98 ± 0.92	reject***
M3								—	0.863	0.157	2.14 ± 0.94	reject***
Cu									—	0.206	2.73 ± 0.71	reject**
Cu2										—	0.32 ± 0.54	reject***

年均溫與十年每月平均日照時數有交互作用 (Estimate = 0.1436, $p = 0.0026 < 0.01$)，低溫短日照及高溫長日照兩種情況下，永澤蛇眼蝶趨向發展出較大 size 的 FW1 及較多的 EN。一世代的永澤蛇眼蝶眼紋多型性並非季節現象，高溫長日照環境下，如同多世代眼蝶 *B. anynana* 在高溫及長日照的條件下發展出較大的眼紋 (Windig *et al.*, 1994; Brakefield and Mazzotta, 1995); 低溫短日照環境下多數昆蟲等外溫動物活動力低，多世代之 *B. anynana* 眼紋退化，藉此偽裝於冬季環境背景，降低鳥類天敵捕食而提高存活率 (Lyytinen *et al.*, 2004)。一年一世代主要於秋季高海拔大發生的永澤蛇眼蝶，在低溫短日照環境發育出發達的眼紋是否有利於天敵防禦，值得進一步的行為實驗探討。

誌謝

感謝太魯閣國家公園保育課鄒月娥，國立臺灣師範大學王立豪、郭正彥、楊文章、張嘉航、張維君、黃楷翔、劉威廷、林郁婷、李政學協助野外工作。本研究感謝太魯閣國家公園管理處提供研究計劃經費 (grant PG9503-0308/09501020400G1001; PG9602-0900/096301020400G1003) 及核發採集許可證明。

參考文獻

Beldade P, Brakefield PM and Long AD. 2002. Contribution of *Distal-less* to quantitative variation in butterfly eyespots. *Nature* 415: 315-317.

- Bengtson SA. 1981. Does bird predation influence the spot-number variation in *Maniola jurtina* (Lepidoptera)? *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 23-27.
- Blest AD. 1957. The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209-256.
- Bowers MD and Brown IL. 1985. Bird predation as a selective agent in a butterfly population. *Evolution* 39(1): 93-103.
- Bowers MD and Wiernasz DC. 1979. Avian predation on the palatable butterfly, *Cercyonis pegala* (Satyridae). *Ecol. Entomol.* 4: 205-209.
- Brakefield PM and Mazzotta V. 1995. Matching field and laboratory environments: effects of neglecting daily temperature variation on insect reaction norms. *J. Evol. Biol.* 8:559-573.
- Breuker CJ and Brakefield PM. 2002. Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterflies *Bicyclus anynana*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269: 1233-1239.
- Brunetti CR, Selegue JE, Monteiro A, French V, Brakefield PM and Carroll SB. 2001. The generation and diversification of butterfly eyespot patterns. *Curr. Biol.* 11: 1578-1585.
- Chiu CA and Lin PH. 2004. Spatial interpolation of air temperature and precipitation from meteorological stations at Taiwan. *Atmos. Sci.* 32(4): 329-350. (in Chinese)
- Chou I. 1990. *Monographia Rhopalocerorum Sinensium* (First Volume). Henan: Henan Scientific and Technological Publishing House. (in Chinese)
- Costanzo K and Monteiro A. 2007. The use of chemical and visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Pcoc. R. Soc.*

- Lond. B. 274: 845-851.
- D'Abbrera B. 1992. Butterflies of the Holarctic Region, Part II Satyridae(concl.) & Nymphalidae(partim). Victoria: Hill House.
- Denis F and Owen FLS. 1990. Interpopulation variation and selective predation in the meadow brown butterfly, *Maniola jurtina* (L.)(Lepidoptera: Satyridae) in the Canary islands. Biol. J. Linn. Soc. 39: 251-267.
- Hill RI. 2004. Differential wing strength in *Pierella* butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) supports the deflection hypothesis. Biotropica. 36: 362-370.
- Keys DN, Lewis DL, Selegue JE, Pearson BJ, Goodrich LV, Johnson RL, Gates J, Scott MP and Carroll SB. 1999. Recruitment of a *hedgehog* regulatory circuit in butterfly eyespot evolution. Science 283: 532-534.
- Kodandaramaiah U. 2009. Eyespot evolution: phylogenetic insights from *Junonia* and related butterfly genera (Nymphalidae: Junoniini). Evol. Develop. 11(5): 489-497.
- Kodandaramaiah U, Vallin A and Wiklund C. 2009. Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. Anim. Behav. 77: 1415-1419.
- Kooi RE and Brakefield PM. 1999. The critical period for wing pattern induction in the polyphenic tropical butterfly *Bicyclus anynana* (Satyrinae). J. Insect Physiol. 45: 201-212.
- Lyytinen A, Brakefield PM, Lindstrom L and Mappes J. 2004. Does predation maintain eyespot plasticity in *Bicyclus anynana*? Proc. R. Soc. Lond. B. 271: 279-283.
- Matsumura S. 1906. Neue Rhopaloceren Japans. Annot. Zool. Jap. 6(1): 7-15.
- Nijhout HF. 1999. Control mechanisms of polyphenic development. Bioscience 49: 181-192.
- Prudic KL, Jeon C, Cao H and Monteiro A. 2011. Developmental plasticity in sexual roles of butterfly species drives mutual sexual ornamentation. Science 331: 73-75.
- Reed RD and Serfas MS. 2004. Butterfly wing pattern evolution is associated with changes in a Notch/Distal-less temporal pattern formation process. Curr. Biol. 14: 1159-1166.
- Robertson KA and Monteiro A. 2005. Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. Proc R. Soc. Lond. B. 272: 1541-1546.
- Stevens M. 2005. The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. Biol. Rev. 80: 573-588.
- Vallin A, Jakobsson S and Wiklund C. 2007. 'An eye for an eye?' on the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth. Behav. Ecol. Sociobiol. 61: 1419-1424.
- Windig JJ, Brakefield PM, Reitsma N and Wilson JGM. 1994. Seasonal polyphenism in the wild: survey of wing patterns in five species of *Bicyclus* butterflies in Malawi. Ecol. Entomol. 19: 285-298.
- Wourms MK and Wasserman FE. 1985. Bird predation on Lepidoptera and the reliability of beak-marks in determining predation pressure. J. Lepid. Soc. 39(4): 239-261.
- Wu HY, Wu SH and Wu YH. 2004. The investigation on the fauna of Taroko National Park in high elevation. Taroko National Park. (in Chinese)
- Yamanaka M. 1974. Distribution of Formosan butterflies (4). Trans. Lepid. Soc. Jap. 25(supplement 1): 1-60. (In Japanese)

Geographical Pattern of Eyespot Size and Eyespot Number of *Minois nagasawae* (Lepidoptera, Satyridae)

Chia-Lung Huang, Yu-Chi Lin, Yu-Feng Hsu*
Department of Life Science, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan

(Received: 9 March 2011, accepted: 5 May 2011)

ABSTRACT

Eyespot formation and evolution involve gene expressions, environmental factors and selection forces. It has been the subject of extensive investigations by many different biological disciplines. *Minois nagasawae*, an univoltine satyrid butterfly inhabiting alpine zones above 3000m in Taiwan, is on the wing from July through October. The peak of occurrence is in the autumn. Phenotypic plasticity in terms of number and size are found on eyespots in *M. nagasawae*, and this variation is apparently not caused by seasonal factors for this univoltine species. In the present study, 477 individuals of *M. nagasawae* were collected from 15 locations belonging to Central Mountain Ridge, Hsuehshan Mountain Ridge and Yushan Mountain Ridge from 2003 to 2010. The regression among response variables (eyespot size, number, beak marks) and predictor variables (latitude, sex, environmental factors) were calculated respectively. The results show that a latitudinal gradient of eyespot size exists. Eyespot size increases with latitudes. For eyespot number and beak marks, the interaction between latitude and sex is significant. Females in higher latitudes have more eyespot number and beak marks than those in males. Environmental factors are also significant predictor variables for eyespot size and number. There were 42% of *M. nagasawae* with beak marks, and six avian predators were recognized in the field, with Formosan Laughing Thrush *Garrulax morrisoniana* as one of the dominant species at high elevations. We concluded that environmental factors and avian predation are both contributed to geographical variation of eyespot in size and number of *M. nagasawae*.

Keywords: eyespot, phenotypic plasticity, regression, *Minois nagasawae*, environmental factors, geographical patterns, beak marks

*Corresponding author: Yu-Feng Hsu; FAX: 886-2-29312904; E-mail: t43018@ntnu.edu.tw