

Flavonoidinduzierte phänotypische Plastizität in der
Flügelfärbung des Bläulings *Polyommatus icarus*
(Lepidoptera: Lycaenidae) und ihre Bedeutung für
Partnerwahl und Arterkennung

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften

– Dr. rer. nat –

der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

vorgelegt von

Helge Knüttel

Januar 2003

Die experimentellen Arbeiten für die vorliegende Arbeit wurden in der Zeit von November 1996 bis Dezember 2000 am Lehrstuhl Tierökologie I der Universität Bayreuth in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Dr. Konrad Fiedler angefertigt. Die sehpysiologischen Untersuchungen wurden bei Herrn Prof. Dr. Rudolf Schwind am Lehrstuhl für Zoologie VI an der Universität Regensburg durchgeführt.

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth genehmigten Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.).

Tag der Einreichung: 06.02.2003

Tag des Kolloquiums: 16.07.2003

Erstgutachter:	Prof. Dr. Konrad Fiedler
Zweitgutachter:	Prof. Dr. Rudolf Schwind
Prüfungsvorsitzender:	Prof. Dr. Gerhard Rambold
Weitere Prüfer:	Prof. Dr. Konrad Dettner, Prof. Dr. Gerhard Platz

Einige Ergebnisse dieser Arbeit wurden bereits veröffentlicht:

- Knüttel, H. & K. Fiedler (1999) Flavonoids from larval food plants determine UV wing patterns in *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zoology* **102**(Suppl. 2 (DZG 92.1)): 83.
- Burghardt, F., H. Knüttel, M. Becker & K. Fiedler (2000) Flavonoid wing pigments increase attractiveness of female common blue (*Polyommatus icarus*) butterflies to mate-searching males. *Naturwissenschaften* **87**(7): 304–307.
- Knüttel, H. & K. Fiedler (2000) On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterists' Society* **54**(4): 137–144. (erschieden 2001).
- Knüttel, H. & K. Fiedler (2001) Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. *Journal of Experimental Biology* **204**(14): 2447–2459.

Für Susanne, Daniel und Christine

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	v
Abbildungsverzeichnis	ix
Tabellenverzeichnis	xiii
Abkürzungen und Symbole	xv
1 Einleitung	1
1.1 Flügelmuster von Schmetterlingen	1
1.1.1 Ultimate Erklärungen	1
1.1.2 Proximate Ursachen der Flügelmuster und -farben	3
1.2 Flavonoide	5
1.2.1 Chemie und Vorkommen	5
1.2.2 Funktion von Flavonoiden in Pflanzen: Physiologie und chemische Ökologie	7
1.3 Das Versuchstier: <i>Polyommatus icarus</i>	10
1.3.1 Verbreitung	10
1.3.2 Morphologie und Flügelmuster	10
1.3.3 Systematik	13
1.3.4 Entwicklung und Raupennahrung	13
1.3.5 Verhalten, Balz und Paarung	14
1.4 Fragestellungen dieser Arbeit	16
1.4.1 Beeinflussen Flavonoide aus der Raupennahrung die Flügelfarben?	16
1.4.2 Haben flavonoidbedingte Unterschiede einen Einfluß auf die Partnerwahl?	16
1.4.3 Kann das Auge die Fleckenmuster auflösen?	16
2 Material und Methoden	19
2.1 Versuchstiere	19
2.1.1 Herkunft	19
2.1.2 Aufzucht der Raupen	19
2.1.3 Raupenfutter	20
2.1.4 Haltung der Imagines im Flugkäfig	23
2.2 Messung von Farben	26
2.2.1 Messung von Farben im Verhaltenskontext	26
2.2.2 Messung von Reflexionsspektren	27
2.2.3 Hauptkomponentenanalyse von Reflexionsspektren	32

2.2.4	Statistische Analyse der Hauptkomponenten	34
2.2.5	Andere Vergleichsverfahren für Spektren	35
2.2.6	Flavonoidnachweis <i>in situ</i> durch Fluoreszenz	37
2.2.7	UV-Photographie	38
2.3	Verhaltensversuche	40
2.3.1	Verhaltensversuche im Labor	40
2.3.2	Verhaltensversuche im Freiland	43
2.4	Messung des Umgebungslichts	46
2.5	Untersuchung des Sehsystems von <i>Polyommatus icarus</i>	47
2.5.1	Morphologie der Augen	47
2.5.2	Ommatidiendivergenzwinkel	47
2.5.3	Sehfeld	52
3	Ergebnisse	55
3.1	Flügelfarben	55
3.1.1	Erscheinungsbild und Reflexionsspektren	55
3.1.2	Hauptkomponentenanalyse von Reflexionsspektren	68
3.1.3	Andere Vergleichsverfahren für Spektren	84
3.1.4	Flavonoidnachweis <i>in situ</i> durch Fluoreszenz	88
3.1.5	Blaue Flügelfärbung der Männchen	91
3.2	Verhaltensversuche	94
3.2.1	Verhaltensversuche im Labor	94
3.2.2	Verhaltensversuche im Freiland	94
3.3	Umgebungslicht	98
3.3.1	Spektrale Quantenverteilung	98
3.3.2	Quantenfang der Photorezeptoren	98
3.4	Das Sehsystem von <i>P.-icarus</i> -Männchen	100
3.4.1	Morphologie der Augen	100
3.4.2	Leuchtende Pseudopupille	101
3.4.3	Sehfeld	102
3.4.4	Ommatidiendivergenzwinkel	104
4	Diskussion	111
4.1	Flügelfarben	111
4.1.1	Wirkung von Flavonoiden auf die Reflexionsspektren und das Erscheinungsbild	111
4.1.2	Hauptkomponentenanalysen <i>vs.</i> Mittelwertspektren	115
4.1.3	Flavonoidnachweis <i>in situ</i> durch Fluoreszenz	118
4.1.4	Blaue Strukturfärbung der Männchen	118
4.2	Umgebungslicht	120
4.3	Verhaltensversuche	121
4.4	Das visuelle System der Männchen von <i>P. icarus</i>	125
4.4.1	Sehfeld	125
4.4.2	Ommatidienzahl	126
4.4.3	Ommatidiendivergenzwinkel	127
4.4.4	Corneanippel	130
4.4.5	Bedeutung für das Verhalten	132

4.5	Arterkennung und Partnerwahl	136
4.5.1	Flügel Farben als artspezifisches Signal?	136
4.5.2	Signale für die Arterkennung	137
4.5.3	Flavonoide als Qualitätsindikator?	140
4.5.4	Partnerwahl durch die Männchen	141
5	Zusammenfassung / Summary	145
	Literaturverzeichnis	149
	Anhang	183
A	Künstliches Raupenfutter	185
A.1	Zusammensetzung	185
A.2	Zubereitung	187
B	Reflexionsspektren von Flügel Farben	189
C	Hauptkomponentenanalysen	197
C.1	Eigenwerte und erklärte Varianz	197
C.2	Ordinationsdiagramm: Erste <i>vs.</i> zweite Hauptkomponente	199
D	Verhaltensversuche	205
D.1	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Labor	205
D.2	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Freiland	207
D.3	Flügel Farbe der besprühten Attrappen	208
E	Ommatidiendivergenzwinkel	209
E.1	Programm zur Berechnung der Ommatidiendivergenzwinkel	209
E.2	Vergleich der Daten zweier Männchen	212
	Danksagung	215
	Erklärung	217

Abbildungsverzeichnis

1.1	Strukturformel von Flavan	6
1.2	Absorptionsspektren gelöster Flavonole	8
1.3	Flügelmuster von <i>Polyommatus icarus</i>	11
1.4	Blau „bestäubtes“ Weibchen von <i>Polyommatus icarus</i>	12
1.5	Kopulation von <i>Polyommatus icarus</i>	15
2.1	Strukturformeln von Quercetin und Rutin	24
2.2	Flugraum für die Verhaltensversuche zur Partnerwahl von <i>Polyommatus icarus</i>	25
2.3	Versuchsaufbau zur Messung der spektralen Reflexion	29
2.4	Spektrale Absorption von hypothetischen Photorezeptoren und Tageslichtspektrum CIE D65	36
2.5	Spektrale Reflexion der Graustufenskala für die UV-Photographie	39
2.6	Lokalität der Freilandverhaltensversuche	44
2.7	Weibchenattrappe von <i>Polyommatus icarus</i> im Freilandverhaltensversuch	45
2.8	Versuchsaufbau für die Messung von Sehfeld und Ommatidiendivergenzwinkeln	50
2.9	Ommatidienraster der Augen von <i>Polyommatus icarus</i>	51
3.1	Unterseiten flavonoidfreier und flavonoidreicher weiblicher Imagines von <i>Polyommatus icarus</i> im Sichtbaren und im UV	56
3.2	Spektrale Reflexion der Flügel Farben von flavonoidreichen und flavonoidfreien <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀)	59
3.3	Spektrale Reflexion der weißen Flecken einzelner Individuen von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀), die als Raupenfutter eine künstliche Nahrung mit Zusatz von 0,98 % Rutin und 4,9 % Rutin erhielten	60
3.4	Spektrale Reflexion der weißen Flecken einzelner Individuen von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀), die als Raupenfutter Blätter bzw. Blüten von <i>Medicago sativa</i> erhielten	61
3.5	Farb- und UV-Photographie der Unterseiten von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀), die auf verschiedenen, natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden	64
3.6	Farb- und UV-Photographie der Unterseiten von <i>Polyommatus icarus</i> (♂♂), die auf verschiedenen, natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden	65
3.7	Mittlere spektrale Reflexion weißer Flügel Flecken im UV-Bereich in Abhängigkeit von der Flavonoidkonzentration	67
3.8	Mittlere spektrale Reflexion weißer Flügel Flecken im Violettbereich in Abhängigkeit von der Flavonoidkonzentration	67

3.9	Koeffizienten der ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionsspektren von Flügelfarben. Künstliche Raupenfuttermischungen	73
3.10	Koeffizienten der ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionsspektren von Flügelfarben. Natürliches Raupenfutter	74
3.11	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Weiße Flügelflecken	76
3.12	Berechneter relativer Quantenfang hypothetischer Lycaeniden-Photorezeptoren von Flügelfarben mit 95%-Konfidenzintervallen	85
3.13	Flügelunterseiten von <i>Polyommatus icarus</i> nach Besprühen mit einer 1%igen methanolischen Lösung von Naturstoffreagenz A im sichtbaren Wellenlängenbereich	89
3.14	Fluoreszenz der Flügelunterseiten von <i>Polyommatus icarus</i> nach Besprühen mit einer 1%igen methanolischen Lösung von Naturstoffreagenz A	90
3.15	Blaue, irisierende Flügeloberseiten eines Männchens von <i>Polyommatus icarus</i> bei unterschiedlichen Beleuchtungen	91
3.16	Spektrale Reflexion der Vorderflügeloberseite eines Männchens von <i>Polyommatus icarus</i> bei verschiedenen Meß- und Beleuchtungswinkeln	92
3.17	Maxima der Reflexionsspektren der Vorderflügeloberseite eines Männchens von <i>Polyommatus icarus</i> und Wellenlängenposition dieser Maxima	93
3.18	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Freiland	96
3.19	Reflexionsspektren der im Freilandversuch eingesetzten Attrappen	97
3.20	Spektrale Quantenverteilung der Beleuchtung im Flugraum, im Freiland und der CIE-Standardbeleuchtung D65	98
3.21	Berechneter Quantenfang hypothetischer Lycaeniden-Photorezeptoren für unterschiedliche, quantengleiche Beleuchtungen	99
3.22	Präparierte Cornea eines Männchens von <i>Polyommatus icarus</i>	101
3.23	Corneanippel im frontolateralen Augenbereich von <i>Polyommatus icarus</i>	102
3.24	Leuchtende Pseudopupillen von <i>Polyommatus icarus</i>	103
3.25	Sehfelder des rechten und des linken Auges von männlichen <i>Polyommatus icarus</i>	104
3.26	Dorsaler und ventraler Augenteil eines männlichen <i>Polyommatus icarus</i>	105
3.27	Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\delta$ entlang des Äquators bei <i>Polyommatus icarus</i>	106
3.28	Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\epsilon$ in der Medianebene bei <i>Polyommatus icarus</i>	107
3.29	Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\delta$ in lateraler Richtung	108
3.30	Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\epsilon$ in vertikaler Richtung	109
B.1	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Künstliches Raupenfutter mit 0,5 % bzw. 2,5 % Quercetin	190
B.2	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Künstliches Raupenfutter mit 0,98 % bzw. 4,9 % Rutin	191
B.3	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Raupenfutter Blätter und Blüten von <i>Coronilla varia</i>	192

B.4	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Raupenfutter Blätter und Blüten von <i>Lotus corniculatus</i>	193
B.5	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Raupenfutter Blätter und Blüten von <i>Medicago sativa</i>	194
B.6	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Raupenfutter Blätter und Blüten von <i>Melilotus officinalis</i>	195
B.7	Spektrale Reflexion der Flügelfarben von <i>Polyommatus icarus</i> (♀♀). Raupenfutter Blätter und Blüten von <i>Trifolium repens</i>	196
C.1	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten	200
C.2	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Schwarze Flügelflecken	201
C.3	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Orange Flügelflecken der Flügelunterseiten	202
C.4	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Orange Flügelflecken der Flügeloberseiten	203
C.5	Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten. Braune Flügeloberseiten	204
D.1	Spektrale Reflexion der weißen Flecken der besprühten Attrappen	208
E.1	Ommatidien-Divergenzwinkel $\Delta\Phi$ von zwei Männchen im Vergleich	213

Tabellenverzeichnis

3.1	Mittlere spektrale Reflexion der Flügelfarben von weiblichen <i>Polyommatus icarus</i> , die auf künstlichen Futtermedien mit unterschiedlichen Flavonoidgehalten aufgezogen wurden	69
3.2	Mittlere spektrale Reflexion der Flügelfarben von weiblichen <i>Polyommatus icarus</i> , die auf natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden	70
3.3	Ergebnisse der MANOVAs (Gesamtdesign) der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren. Künstliche Raupenfuttermischungen	77
3.4	Ergebnisse der MANOVAs (Gesamtdesign) der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren. Natürliches Raupenfutter.	78
3.5	Ergebnisse der ANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren (einzelne Hauptkomponenten). Künstliche Raupenfuttermischungen.	79
3.6	Ergebnisse der ANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren (einzelne Hauptkomponenten). Natürliches Raupenfutter.	80
3.7	Ergebnisse der <i>post-hoc</i> -Tests zur Lokalisierung von Unterschieden der Spektrenform von Tieren, die künstliche Raupenfuttermischungen erhalten hatten	82
3.8	Ergebnisse der <i>post-hoc</i> -Tests zur Lokalisierung von Unterschieden der Spektrenform von Tieren, die natürliche Futterpflanzen erhalten hatten	83
3.9	Kontraste zwischen den Flügelfarben innerhalb einer Futterbehandlung	87
3.10	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Labor	95
A.1	Zusammensetzung des künstlichen Raupenfutters	186
C.1	Eigenwerte, erklärte Varianz und kumulierte erklärte Varianz für die ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen von Flügelfarben	198
D.1	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Labor	205
D.2	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Labor	206
D.3	Ergebnisse der Verhaltensversuche im Freiland	207

Abkürzungen und Symbole

ANOVA Varianzanalyse (ANalysis Of VAriance)

MANOVA Multivariate Varianzanalyse (Multivariate ANalysis Of VAriance)

MG Molekulargewicht

MW Mittelwert

N.A. Numerische Apertur

PC, PC_n (*n*te) Hauptkomponente (*principal component*)

SD Standardabweichung

UV Ultraviolett-, ultraviolett

Wichtige und häufig verwendete Symbole

$\Delta\Phi$ Ommatidiendivergenzwinkel; auch als $\Delta\Phi_\delta$ und $\Delta\Phi_\varepsilon$ (vgl. Kap. [2.5.2](#), Seite [49](#))

$\Delta\varrho$ Öffnungswinkel eines Ommatidiums

δ Winkel in der Medianebene eines Tieres; $\delta = 0^\circ$ entspricht der Lage im horizontalen Äquator (vgl. Abb. [2.8](#), Seite [50](#))

ε Winkel in einer Ebene senkrecht zur Medianebene; $\varepsilon = 0^\circ$ entspricht der Lage in der Medianebene (vgl. Abb. [2.8](#), Seite [50](#))

λ Wellenlänge

$R(\lambda)$ Spektrale Reflexion

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Flügelmuster von Schmetterlingen

Die Schmetterlinge (Lepidoptera) sind die in der breiten Allgemeinheit wohl am besten bekannte und beliebteste Insektenordnung. Der Grund dafür dürften vor allem die großen Flügel mit ihren oft auffällig bunten Färbungen sein, die insbesondere bei Tagfaltern und tagaktiven Nachtschmetterlingen auftreten. In deutlichem Gegensatz zur Bekanntheit der oft prächtigen Flügelfarben steht das Verständnis der adaptiven Bedeutung vieler dieser Farben und Muster.

1.1.1 Ultimate Erklärungen

Klassische Anpassungen durch natürliche Selektion

Von den unauffällig gefärbten Arten unter den Lepidopteren nimmt man an, daß sie aufgrund ihrer Tracht weniger leicht von ihren potentiellen Räubern aufgespürt werden (Tarnfärbung, Mimese). Das klassische Beispiel hierfür ist der „Industriemelanismus“, z. B. des Birkenspanners *Biston betularia* L. (Geometridae) (Grant *et al.* 1996, Grant & Wiseman 2002). Auch thermoregulatorische Funktionen der Flügelmuster sind an vielen Beispielen studiert worden (z. B. May 1979, Kingsolver 1985a,b, 1987, Kingsolver & Huey 1998, van Dyck & Matthysen 1998). Bei den zahlreich gefundenen Augenflecken, die manchmal perfekt ein Säuger- oder Vogelauge imitieren, wurde eine Funktion bei der Interaktion mit Räubern gezeigt (Blest 1957, Wourms & Wasserman 1985). Für die besonders auffällige Färbung vieler tagaktiver Arten, bei der meist Schwarz mit leuchtendem Weiß, Gelb, Orange oder Rot kontrastiert, konnte eine Funktion als Warnsignal an Räuber gezeigt werden, da diese Tiere schlecht schmecken oder sogar giftig sind (aposematische Färbung). Oft ist die Färbung solcher Tiere auch bei nicht näher verwandten Arten sehr ähnlich, was als Standardisierung des an die Räuber gerichteten Signals der „Unverträglichkeit“ interpretiert wird (Müller’sche Mimikry) (z. B. Müller 1878, Sheppard *et al.* 1985). Eine ganze Reihe weiterer Arten ist oft ähnlich wie die auffälligen, unverträglichen Arten gefärbt. Von ihnen weiß man, daß sie die Färbung der ungenießbaren oder wehrhaften Arten nachahmen und damit auch Schutz vor Räubern genießen (Bates’sche Mimikry) (z. B. Bates 1862, Rettenmeyer 1970, Clarke & Sheppard 1972, Brower 1984, Sheppard *et al.* 1985, Krebs & West 1988, Mallet & Barton 1989, Nijhout 1994, Mallet & Gilbert 1995, Jiggins & McMillan 1997). Nicht in allen Fällen, bei denen Flügelmuster

als Anpassungen an die Bedrohungen durch Räuber interpretiert wurden, scheinen die Mechanismen aber wirklich verstanden, bzw. wurden diese neuerdings in Frage gestellt. Darunter fallen auch so klassische und auf den ersten Blick scheinbar eindeutige Beispiele wie Falschkopfmimesen (Wourms & Wasserman 1985, Lyytinen *et al.* 1999, Majerus *et al.* 2000, Cordero 2001, Ruxton & Humphries 2001).

Sexuelle Selektion

Auch für die Vielzahl der bunt gefärbten Schmetterlinge, bei denen bisher keine Hinweise auf Mimikry oder Warnfärbung vorliegen und die die Ordnung gerade so bekannt machen, können diese Erklärungen nicht angewendet werden. Auf Darwin (1859, 1871) geht eine Hypothese zurück, die das insbesondere auch bei Vögeln gefundene Phänomen auffälliger Strukturen und Färbungen durch intersexuelle Selektion zu erklären versucht und die weite Verbreitung fand. Die auffälligen Flügelmuster werden vor allem bei Schmetterlingsmännchen gefunden, während die Weibchen derselben Art oft viel unscheinbarer und teils auch variabler gefärbt sind. Ein solcher Geschlechtsdimorphismus ist allerdings nicht universell. Besonders bei Bläulingen (Lycaenidae) der Unterfamilie Polyommatae ist das Auftreten von Geschlechtsdimorphismen höchst variabel und unverstanden. Während die Männchen vieler Arten eine irisierend blaue Oberseitenfärbung haben, der die Familie auch ihren deutschen Namen verdankt, sind zuweilen bei nächst verwandten Arten beide Geschlechter einheitlich dunkelbraun gefärbt, wie auch die Weibchen der sexualdimorphen Arten.

Darwin (1871) dachte sich die bunten Flügelmuster aufgrund einer bevorzugten Wahl der jeweils am „prächtigsten“ gefärbten Männchen durch die Weibchen entstanden. Durch eine solche Wahl würde ein größerer Fortpflanzungserfolg der als Paarungspartner bevorzugten Männchen resultieren, und auffälligere, bunte Färbungen sollten sich in der Population durchsetzen. Diese Hypothese steht im Einklang mit modernen Erweiterungen der Theorie der sexuellen Selektion, die vor allem die zugrundeliegenden Mechanismen proximaler und ultimativer Art zu erklären suchen (z. B. Fisher 1930, Zahavi 1975, Hamilton 1980, Hamilton & Zuk 1982, Andersson 1994, Milinski 1994).

Bei quantitativen Untersuchungen zum Paarungsverhalten ganz verschiedener Schmetterlingsarten wurden jedoch nur recht selten Hinweise auf eine Wahl der Paarungspartner durch die Weibchen anhand der Flügelmuster gefunden (Silberglied & Taylor 1978, Rutowski 1985, Krebs & West 1988, Wiernasz 1989, Wiernasz & Kingsolver 1992, Itoh & Obara 1994). Erst in jüngster Zeit wurde bei zwei *Heliconius*-Arten entdeckt, daß in mimetischer Anpassung an ein neues Modelltaxon veränderte Flügelmuster sogar zu reproduktiver Isolation und einer Artspaltung führten (Jiggins *et al.* 2001). Oft waren die Weibchen von Schmetterlingen aber sehr tolerant gegenüber drastischen experimentellen Veränderungen der Flügelfarben der prospektiven Paarungspartner (zusammenfassend Silberglied 1984). Es wurden insbesondere auch keine Hinweise gefunden, daß in den Flügelfarbmustern die „Qualität“ des potentiellen Geschlechtspartners angezeigt würde, was Voraussetzung für die meisten Mechanismen der intersexuellen Selektion ist. So versuchte Silberglied (1984), die Flügelfarben mit intrasexueller Selektion der Männchen zu erklären. Mit Kämpfen verbundene intrasexuelle Selektion bei Männchen bzw. Territorialverhalten ist bei Schmetterlingen recht verbreitet (Kemp & Wiklund 2001). Ein Einfluß der Flügelfarben auf solche antagonistischen Interaktionen konnte meines Wissens nach bisher aber nicht gezeigt werden. Aus einer Reihe von Studien ist bekannt, daß Flügelfarben bei der Erkennung

geeigneter Paarungspartner, aber auch als Auslöser von intraspezifischem Territorialverhalten eine wichtige Rolle spielen (z. B. Magnus 1950, 1958, 1963, Hidaka & Yamashita 1975, Silberglied & Taylor 1978, Wiernasz & Kingsolver 1992, Yamashita 1995). Daneben sind chemische Signale bei der Balz von Schmetterlingen einschließlich der Tagfalter häufig sehr wichtig, und über sie wird oft auch eine Wahl des männlichen Paarungspartners vermittelt (für Tagfalter: Lundgren & Bergström 1975, Boppré 1984, Vane-Wright & Boppré 1993).

1.1.2 Proximate Ursachen der Flügelmuster und -farben

Strukturelle Gründe

Die Färbung und die Farbmuster der Schmetterlingsflügel werden durch die den Flügel im allgemeinen dicht bedeckenden Schuppen hervorgerufen, einer Autapomorphie der Lepidoptera, die der Ordnung auch den wissenschaftlichen Namen gab. Die Schuppen sind auf dem Flügel im allgemeinen dachziegelartig angeordnet, meist in zwei Lagen, den Grund- und den darüberliegenden Deckschuppen. Jede Flügelschuppe weist durch Pigmentierung oder physikalische Farberscheinungen an der Schuppenstruktur eine weitgehend einheitliche Färbung auf. Das Muster auf den Flügeln kommt durch die räumliche Anordnung unterschiedlich gefärbter Schuppen zustande. Ontogenetisch entstehen die Schuppen aus jeweils einer einzigen flachen, blasenförmigen Epidermiszelle, die als echtes Haar mit einem kurzen Stiel gelenkig in der Kutikula inseriert ist. In der Imago sind die Schuppen tote, zweischichtige, aus der Ober- und der Unterseite der flachen Blase bestehende, kutikuläre Gebilde, da sich das Zellplasma am Ende der Schuppenentwicklung zurückzieht. Während die Schuppenunterseite meist flach und recht einfach gestaltet ist, sind die Oberseite und das Innere, die Schuppenmatrix, aufwendig und teilweise hochkomplex skulpturiert (Nijhout 1991). Neben der reinen, farbneutral reflektierenden Lichtstreuung an der Schuppenstruktur können durch eine ganze Reihe anderer optischer Phänomene (Dünnschichtinterferenz, Beugung an dreidimensionalen Gittern, Tyndall-Streuung, Polarisierungseffekte, Schmalband-Reflexion, pointilistische Farbmischungen, besondere Winkelabhängigkeiten *etc.*) an Schuppenstrukturen vielfältigste Farberscheinungen entstehen (Vukusic *et al.* 2000a).

Flügelpigmente

Autochthone Pigmente Bedeutender ist aber wohl die Färbung von Schuppen durch eingelagerte Pigmente, die im allgemeinen autochthoner Herkunft sind, das heißt während der Schuppenentwicklung *de novo* aus einfachen Vorläufern hergestellt werden (Nijhout 1991). Soweit bekannt wird dabei während der Flügelentwicklung in jeder Schuppenzelle nur der Biosyntheseweg für ein autochthones Pigment eingeschaltet (Koch 1996, Koch *et al.* 1998, Beldade & Brakefield 2002). Entsprechend hat jede einzelne Schuppe auch nur eine, mehr oder weniger einheitliche Färbung. Die Schuppenpigmente sind teilweise spezifisch für systematische Gruppen (Nijhout 1991). Allgemein verbreitet, am häufigsten und verantwortlich für die meisten der detailreichen Flügelmuster der Schmetterlinge sind Melanine (schwarze Eumelanine und hellbraune, braune oder rötliche Pheomelanine). Daneben kommen häufig rote bis braune Ommochrome und das verwandte 3-OH-Kynurenin (gelb) vor. Die ebenfalls mit den Ommochromen verwandten blaßgelben bis rotbraunen Papiliochrome bilden eine eigene Stoffklasse, die nur bei den Papi-

lionidae gefunden wurde. Pterine sind weiße und gelbe bis rote Pigmente, die vor allem bei Pieriden verbreitet sind. Daneben kommen noch vereinzelt andere autochthone Pigmente vor (Nijhout 1991). Bei *Lycaena* wurde die orange Farbe auf ein ungewöhnliches, aus dem Tryptophan-Stoffwechsel stammendes 3-Hydroxyanthranilsäure-Derivat zurückgeführt (Umebachi 1980).

Flavonoide als allochthone Pigmente Neben den autochthonen Pigmenten gibt es bei einigen Schmetterlingen als eine weitere Quelle von Flügelpigmenten Flavonoide, sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe, die aus der Raupennahrung stammen (Feltwell & Valadon 1970, Wilson 1985b, 1986a,b, 1987, Nijhout 1991). Diese allochthonen Pigmente müssen von den Larven aufgenommen, über alle Entwicklungsstadien hinweg gespeichert und in der Puppe dann in die sich neu entwickelnden Flügel der Imago transferiert werden. Bisher wurden nur wenige Informationen über diese Prozesse und ihre Bedeutung für die Tiere veröffentlicht.

Flavonoidsequestrierung bei Bläulingen Während der letzten Jahre wurden aber zunehmend Daten zur Sequestrierung von Flavonoiden aus den Raupenfutterpflanzen durch Bläulinge (Lycaenidae) bekannt (Wiesen 1993, Wiesen *et al.* 1994, Ziegler 1995, Burghardt *et al.* 1995, 1997a,b, Geuder *et al.* 1997, Kornmaier 1999, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a,b).

Diese Experimente wurden vor allem mit dem Gemeinen Bläuling *Polyommatus icarus* Rottenburg durchgeführt, der auch im Zentrum dieser Arbeit steht. Es wurde gezeigt, daß einige der Flavonoide in der Raupennahrung von den Larven aufgenommen und partiell durch Glykosidierung metabolisiert werden, ein Prozeß, der vermutlich der Entgiftung dient. Die sequestrierten Flavonoide werden, wahrscheinlich im Fettkörper, bis zum Puppenstadium gespeichert. In der späten Puppenphase wird der Großteil der Flavonoide dann in die Flügel transportiert, etwa zeitgleich mit dem Beginn der Synthese der autochthonen Pigmente in den Flügelschuppen (Kornmaier 1999). Die Flavonoidsequestrierung scheint bei *Polyommatus icarus* ein sehr spezifischer Prozeß zu sein, da die Flavonoide über alle Entwicklungsstadien gespeichert und dann gezielt in die Flügel transferiert werden. Außerdem sequestriert *P. icarus* nach den bisherigen Untersuchungen von den in der Raupennahrung enthaltenen Flavonoiden nur Flavonole und diese wiederum, abhängig von deren Struktur, in unterschiedlichen Mengen. Die ebenfalls vorkommenden Flavone und Isoflavonoide werden ausgeschieden (Burghardt 2000). Flavonole sind für den Menschen farblos bis gelb gefärbt und absorbieren, wie alle Flavonoide, ultraviolettes (UV) Licht stark (Harborne 1991). Die Raupen von *P. icarus* sequestrieren abhängig vom Futter charakteristische Flavonoide. In den verschiedenen Futterpflanzenarten wurden ganz unterschiedliche Flavonoide in zudem stark voneinander abweichenden Mengen gefunden. Auch innerhalb einer Pflanze finden sich in den verschiedenen Organen (v. a. Blüten *vs.* Blätter) jeweils spezifische Flavonoidmuster (Feltwell & Valadon 1970, Wiesen 1993, Wiesen *et al.* 1994, Burghardt *et al.* 1995, 1997a,b, Schittko 1997, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a).

1.2 Flavonoide

1.2.1 Chemie und Vorkommen

Da Flavonoide eine zentrale Rolle in dieser Arbeit einnehmen, soll diese Stoffklasse hier kurz mit einigen biologisch wichtigen Aspekten vorgestellt werden. Die Flavonoide stellen eine sehr große Klasse polyphenolischer, sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe dar, die ubiquitär im Pflanzenreich vorkommen. Sie werden in letzter Zeit intensiv untersucht, so daß die Anzahl der bekannt gewordenen Flavonoide in den letzten Jahren stark zunahm. 1993 waren ca. 4000 Verbindungen strukturell bekannt (Harborne 1993), in der letzten umfassenden Übersicht im Jahre 1999 waren es schon 6467 (Harborne & Baxter 1999b).

Evolution

Das kennzeichnende Merkmal aller Flavonoide ist das zentrale C₁₅-Gerüst des Flavans mit zumindest zwei aromatischen Ringen (Abb. 1.1). Das Flavangerüst entsteht in der Biosynthese bei Höheren Grünalgen, Moosen, Farnen und Samenpflanzen durch die Vereinigung eines Zimtsäure-Derivats (Phenylpropansäure, C₆-C₃ = C₉) mit drei Acetat-Einheiten (3×C₂ = C₆) (Swain 1986, Stafford 1991), katalysiert durch das Enzym Chalcon-Synthase. Die Zimtsäure stammt aus der Desaminierung der Aminosäure L-Phenylalanin mit Hilfe des Enzyms Phenylalanin-Ammonium-Lyase. Diese Desaminierung ist eine einmalige, wohl synapomorphe Schlüsselreaktion für die Biosynthese von Polyphenolen in Pflanzen, wie etwa auch des Lignins der Gefäßpflanzen (Swain 1986). Der Phenylpropansäure-Stoffwechsel und die Biosynthese von Flavonoiden traten vermutlich erstmalig bei höheren Algen im Zusammenhang mit dem Landgang der Pflanzen auf (Stafford 1991). Heute finden sich Flavonoide in vielen Moosen und Farnen und in allen Samenpflanzen (Stafford 1991, Middleton & Kandaswami 1994). Neben dem ubiquitären Vorkommen in Pflanzen werden Flavonoide nur noch sehr vereinzelt von Bakterien und Pilzen gebildet, wobei die Biosynthesen, soweit bekannt, aber auf anderen Stoffwechselwegen erfolgen und deshalb nicht homolog sind (Harborne 1991, Stafford 1991). Alle bisher bei Tieren gefundenen Flavonoide stammten sicher oder zumindest sehr wahrscheinlich aus der Nahrung. Ein Herbivor ist Flavonoiden zwangsläufig ausgesetzt. So wird allgemein davon ausgegangen, daß Tiere nicht zur *de-novo*-Biosynthese von Flavonoiden befähigt sind (Harborne 1986, 1991, Middleton & Kandaswami 1994).

Strukturelle Variabilität

Die Flavonoide werden nach dem Oxidationszustand des zentralen Heterozyklus (C-Ring) (Abb. 1.1) in 14 Unterklassen eingeteilt, von denen die Flavone, die Flavonole und die Anthocyane am weitesten verbreitet und hier am wichtigsten sind (Harborne 1991). Die große Vielfalt der Flavonoide entsteht durch Substituenten am zentralen Flavangerüst. Besonders häufig kommen Hydroxyl-, Methyl- und andere Alkylgruppen, Methoxygruppen sowie C- und O-glykosidisch verknüpfte Einfach- oder Mehrfachzucker vor (Abb. 2.1, Seite 24) (Harborne 1994). Außerdem gibt es Flavonoid-Oligomere oder -Polymere (Proanthocyanidine), die als Gerbstoffe wirken und auch als kondensierte Tannine bezeichnet werden. Entsprechend der großen strukturellen Vielfalt der Flavonoide können auch ihre chemischen und biologischen Eigenschaften sehr unterschiedlich sein (z. B. Cody *et al.* 1986, 1988, Harborne 1991, 1994).

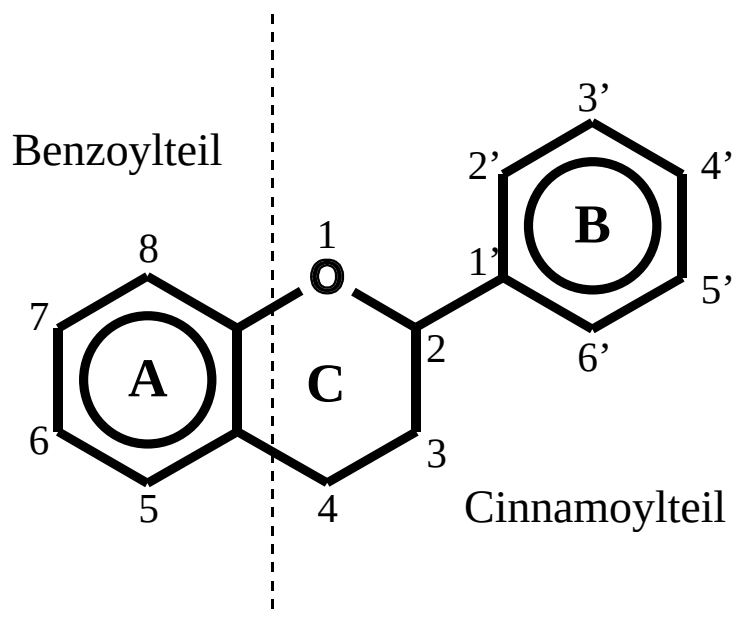


Abb. 1.1: Strukturformel des Flavans, von der sich alle Flavonoide ableiten. Bei der Biosynthese der Flavonoide in Moosen und Gefäßpflanzen werden der Cinnamoylteil (C_9 : C-Atome 1' bis 6' und 2, 3, 4) und drei C_2 -Einheiten (C_6 : C-Atome 5 bis 10; Benzoylteil) zur C_{15} -Struktur der Flavonoide vereinigt. Nach dem Oxidationszustand des zentralen Heterozyklus (C-Ring) werden 14 Unterklassen von Flavonoiden unterschieden, z. B. Flavone, Flavonole und Anthocyanidine. Durch verschiedenste Substituenten am zentralen Flavangerüst entsteht die große Vielfalt der Flavonoide.

Lichtabsorption und Färbung

Flavonoide weisen allerdings auch eine Reihe von gemeinsamen Eigenschaften auf. Insbesondere sind alle Flavonoide stark UV-absorbierend, eine Eigenschaft, die in dieser Arbeit von besonderem Interesse ist. Der Schutz vor schädigender UV-Strahlung durch UV-absorbierende Flavonoide wurde oft als erste und wichtigste Funktion der Flavonoide während ihrer Evolution bei den ersten Landpflanzen angesehen (Swain 1986; vergl. aber Stafford 1991). Quercetinderivate (z. B. „Rutiglucosid“, Quercetin-3-*O*-glucosid; vgl. Abb. 1.2B) werden pharmazeutisch in Sonnenschutzcremes eingesetzt.

Für den Menschen können Flavonoide farblos oder gefärbt sein. So weisen Anthocyane violette, blaue, rote oder purpurne Farbtöne auf und sind die häufigsten Farbstoffe in Blüten und Früchten. Flavone und Flavonole dagegen sind farblos oder cremeweiß bis gelb (Harborne 1986, Brouillard & Cheminat 1988, Harborne 1991, Brouillard & Dangles 1994). Flavone und Flavonole weisen im allgemeinen zwei deutliche Absorptionsbanden auf (Abb. 1.2) (Markham 1989). Bande I liegt im Bereich von 320–385 nm und Bande II im Bereich 250–285 nm. Nur die Absorption der Bande I ist damit für den Bereich visueller Kommunikation oberhalb von 300 nm bedeutsam. Etwas vereinfacht lassen sich die Bande I als durch die Absorption des B-Rings und die Bande II als durch die Absorption des A-Rings verursacht betrachten (Markham 1989). Substitutionen an den Ringen führen zu Veränderungen des Absorptionsspektrums, wobei vor allem eine Zunahme der Oxygenation durch freie Hydroxylgruppen zu einer Verschiebung der jeweiligen Absorptionsbande zu längeren Wellenlängen führt (bathochromer Effekt). *O*-Methylierungen, *O*-Glykosidierungen und Acylierungen bewirken dagegen Verschiebungen der Absorptionsbanden zu kürzeren Wellenlängen (hypsochromer Effekt) (Abb. 1.2B) (Markham 1989, Williams & Fleming 1991). Aufgrund der 3-OH-Gruppe liegt das Absorptionsmaximum der Bande I bei Flavonolen immer um etwa 20–30 nm zu längeren Wellenlängen hin verschoben als bei den korrespondierenden Flavonen (Markham 1989). Die Färbung der Flavonole reicht für den Menschen von farblos über cremeweiß bis zu gelb (Markham 1989, Harborne 1991), was einer bathochromen Verschiebung der Bande I entspricht, die aus dem UV-Bereich immer weiter bis in den Violett- und Blaubereich hinein reicht (vgl. Abb. 1.2B). Eine *O*-Glykosidierung an der 3-OH-Gruppe von Quercetin verschiebt das Absorptionsmaximum von 372 nm nach 355 nm (Mabry *et al.* 1970). Dadurch verschiebt sich die Absorption fast ganz ins UV (Abb. 1.2B). Bei Pigmentierungen durch solche Quercetinglykoside wird also auch beim Vorliegen größerer Flavonoidkonzentrationen bevorzugt nur der UV-Bereich betroffen.

1.2.2 Funktion von Flavonoiden in Pflanzen: Physiologie und chemische Ökologie

Die Flavonoide werden heute als typische sekundäre Pflanzenstoffe gesehen, deren Funktion für die Pflanze also außerhalb des primären, anabolen und katabolen Stoffwechsels liegt und dem Schutz vor umweltbedingtem Streß sowie der Abwehr von Gefährdungen für den Organismus dient (Harborne 1986, Harborne & Williams 2000).

Pigmentierung

Wie bereits erwähnt dienten vermutlich schon beim Landgang der Pflanzen die phylogenetisch erstmalig aufgetretenen Flavonoide durch ihre hohe UV-Absorption dem Schutz

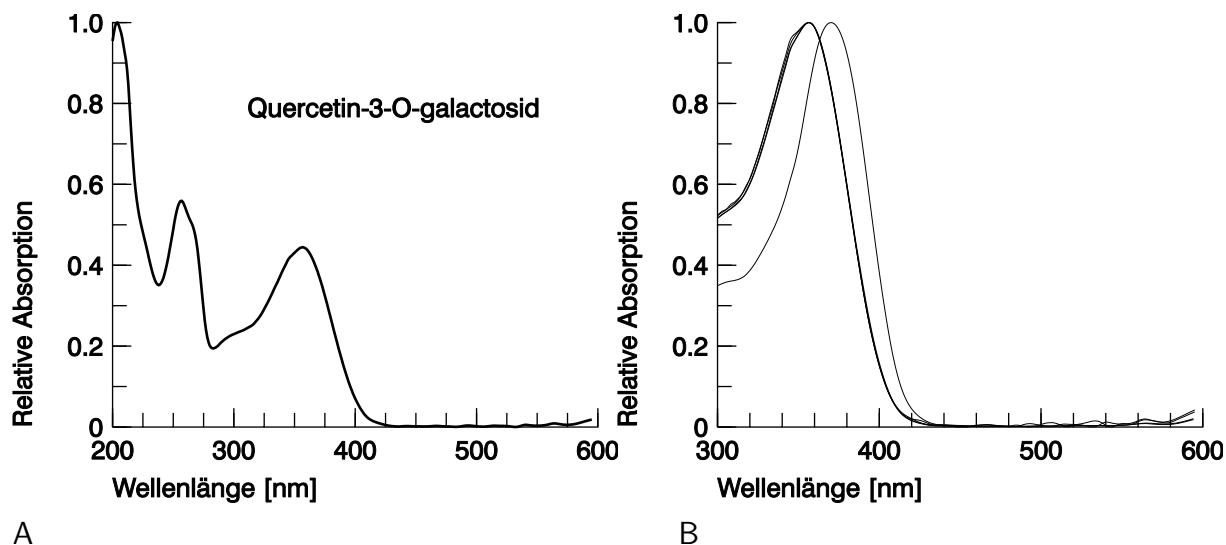


Abb. 1.2: Absorptionsspektren von gelösten Flavonolen bei der HPLC-Analyse. A: Quercetin-3-*O*-galactosid. Die Absorption weist im UV zwei deutliche Banden mit Maxima bei 357 nm (Bande I) und 257 nm (Bande II) auf. B: Quercetin (rechtes Spektrum) und Rutin, Quercetin-3-*O*-galactosid, Quercetin-3-*O*-digalactosid sowie Quercetin-3-*O*-glucosid (linke Spektren). Die Bande I ist bei den 3-*O*-Glykosiden des Quercetins durch den hypsochromen Effekt (siehe Text, Seite 7) im Vergleich zum Aglykon um etwa 17 nm zu kürzeren Wellenlängen verschoben und reicht nur noch wenig in den sichtbaren Bereich oberhalb von 400 nm. Die Spektren der vier Glykoside sind im Bereich von 300 nm bis 600 nm praktisch nicht voneinander zu unterscheiden. HPLC-Online-Spektren mit freundlicher Genehmigung von Frank Burghardt. In anderen chemischen Umfeldern (z. B. Lösungsmittel, pH-Wert, als Feststoff) kann sich die spektrale Absorption verändern. Man beachte die unterschiedlichen Wertebereiche der Abszissen.

vor der intensiven UV-Strahlung außerhalb des Wassers (Stafford 1991, Cockell & Knowland 1999). Auch heute noch bieten Flavonoide in der Epidermis UV-Schutz für Blätter (Cockell & Knowland 1999), aber sie erfuhren mit der zunehmenden strukturellen Vielfalt auch starke funktionelle Erweiterungen. Pflanzenorgane können durch eine Pigmentierung mit Flavonoiden – und auch anderen Farbstoffen – eingefärbt werden, und diese Färbungen oder Farbmuster dienen der Kommunikation mit Tieren. Die gelbe (z. B. Aurone, Flavone, Flavonole) oder blaue bis rote Färbung (Anthocyane) vieler Flavonoide dient der Pigmentierung vor allem von Blüten und Früchten (Harborne 1986, Harborne & Williams 2000). Die schon vor der Existenz erster entomophiler Blüten bestehende gelbe, UV-absorbierende Färbung von Pollen durch dem UV-Schutz dienende Flavonoide war vermutlich ein Auslöser für vielfältige Coevolutionen von Blütenpflanzen und verschiedenen systematischen Gruppen blütenbesuchender Insekten (Osche 1983, Lunau 1993b, 1995, 1996, 2000). Anthocyane sind heute die häufigsten Farbstoffe in Blüten und Früchten (Harborne 1986, Brouillard & Cheminat 1988, Harborne 1991, Brouillard & Dangles 1994). In Blüten können zudem für den Menschen unsichtbare, im Rahmen der Kommunikation mit blütenbesuchenden Insekten stehende UV-Muster durch Flavonoide bedingt sein. Auch sind weiße Blüten durch Flavonoide meist UV-absorbierend, was besonders bei melittophilen Blüten für die Signalgebung an die Blütenbesucher bedeutsam ist (Thompson *et al.* 1972, Scogin 1983, Brouillard & Cheminat 1988, Harborne 1991, Lunau 1993a).

Chemischer Schutz und chemische Kommunikation

Neben den verschiedenen Formen der Pigmentierung bieten Flavonoide Pflanzen weiterhin vielfältigen chemischen Schutz vor Herbivoren und Mikroorganismen (Pilze, Bakterien), sie sind an allelopathischen Interaktionen beteiligt, und sie dienen der Kommunikation von Fabaceen mit Knöllchenbakterien der Gattung *Rhizobium* (Harborne 1986, Maxwell *et al.* 1989, Harborne & Williams 2000). Flavonoide sind zwar für den Menschen nicht unmittelbar toxisch (Harborne 1986), aber sie haben zahllose Effekte auf die Physiologie und Biochemie, die intensiv erforscht werden (z. B. Cody *et al.* 1986, Middleton & Kandaswami 1994, Harborne & Williams 2000). Insbesondere werden eine mögliche Carcinogenität von Flavonoiden oder umgekehrt gerade der Schutz vor Tumoren und sonstige vorbeugende Wirkungen als Antioxidantien diskutiert (z. B. Bjeldanes & Chang 1977, Anonymus 1992, 1994, Formica & Regelson 1995, Hollman *et al.* 1997, Harborne & Williams 2000). Für eine Vielzahl von Isoflavonen sind östrogene Wirkungen gut belegt, die Probleme bei der Viehfütterung, aber auch für vegetarisch lebende Menschen bedeuten können (Harborne & Williams 2000).

Flavonoide können Pflanzen vielfältigen Schutz vor Herbivoren und Krankheitserregern bieten (Harborne 1986, Harborne & Williams 2000). Insbesondere werden sie oft erst auf Umweltreize hin, also induziert, produziert (McClure 1986). So gelten viele Isoflavonoide als Beispiele für Phytoalexine, das sind Abwehrstoffe mit antimikrobieller Wirkung, die von Pflanzen nach einer Infektion produziert werden (Grisebach & Ebel 1978, Smith & Banks 1986, Harborne & Williams 2000). Auch so verbreitete Flavonoide wie Quercetin und seine Glykoside Rutin, Quercetin-3-*O*-glucosid und Quercetin-3-*O*-galactosid können bakteriostatisch oder antibiotisch wirksam sein (Hedin & Waage 1986). Diese Flavonoide werden von *P. icarus* in zum Teil großen Mengen sequestriert (z. B. Burghardt 2000).

Pflanzliche Flavonoide beeinflussen das Verhalten, die Entwicklung und das Wachstum herbivorer Insekten, insbesondere auch von Schmetterlingen. Die Wirkungen der Flavonoide auf Herbivore sind mannigfaltig und komplex und beinhalten spezifische Wirkungen als Stimulans für die Eiablage oder Fraß, die Fraßhemmung und diverse toxische Effekte (Simmons 1998, 2001). Die Wirkungen desselben Flavonoids auf Herbivore kann sehr vielfältig sein: es kann auf unterschiedliche Herbivoren als Fraßstimulans, als Deterrent für Fraß oder gar toxisch wirken (Simmons 2001, Renwick *et al.* 2001, Haribal & Renwick 2001). Ein Deterrent muß nicht toxisch sein und ein Toxin nicht als Deterrent wirken (Shaver & Lukefahr 1969, Bernays & Chapman 1977, 1978, McFarlane & Distler 1982, Harborne & Grayer 1994, Hedin & Waage 1986, de Boer & Hanson 1987, Stamp 1990, Bernays *et al.* 1991). Die Verhältnisse können aber noch komplexer sein. So wirkt Rutin auf junge Raupen von *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) toxisch, kann aber gleichzeitig die Infektion durch Polyederviren drastisch reduzieren (Duffey & Isman 1981, Isman & Duffey 1982, 1983, Felton *et al.* 1987). Quercetin, Rutin und zahlreiche andere weit verbreitete Flavonoide wirken wachstumshemmend auf *Pseudomonas maltophilia* bzw. *Enterobacter cloacae*. Diese beiden Bakterien sind Pathogene von *Heliothis zea* (Hedin & Waage 1986).

Ein und dasselbe Flavonoid kann auf verschiedene Entwicklungsstadien (z. B. Raupenstadien bei Schmetterlingen) eines Herbivors ganz unterschiedliche Einflüsse haben. Während Weibchen des nordamerikanischen *Pieris napi oleracea* (Pieridae) auf der eingeschleppten *Alliaria petiolata* ihre Eier ablegen, sterben die meisten Raupen auf dieser Fraßpflanze, da zwei Flavonoide von *Alliaria* bei verschiedenen Raupenstadien mit un-

terschiedlichen Mechanismen eine starke Fraßhemmung bewirken (Renwick *et al.* 2001, Haribal & Renwick 2001).

Flavonidsequestrierung bei Schmetterlingen

Auf die Flavonidsequestrierung bei Schmetterlingen, insbesondere bei Bläulingen wurde bereits auf Seite 4 eingegangen.

1.3 Das Versuchstier: *Polyommatus icarus*

1.3.1 Verbreitung

Der Gemeine oder Hauhechel-Bläuling *Polyommatus icarus* Rottemburg, 1775 (Lycanidae: Polyommatinae) ist fast über die gesamte Paläarktis verbreitet, von den Kanarischen Inseln über Europa und Asien bis an die pazifische Küste und vom Nordkap bis in das nördliche Afrika (Higgins 1975, Ebert & Rennwald 1993). Je nach Klima werden pro Jahr ein bis drei Generationen von Imagines angetroffen (Schweizerischer Bund für Naturschutz 1987), wobei in Mitteleuropa meist zwei Generationen und regional noch eine partielle dritte hervorgebracht werden (Ebert & Rennwald 1993). Die Imagines bevorzugen offenes Gelände unterschiedlicher ökologischer Ausprägung, in dem sie die Nahrungspflanzen der Raupen oder Nektarpflanzen antreffen (Ebert & Rennwald 1993).

1.3.2 Morphologie und Flügelmuster

P. icarus ist, wie die meisten Bläulinge, mit einer Körperlänge von ca. 10 mm kein sehr großer Falter (Abb. 1.3). Die Vorderflügelänge beträgt im Mittel etwa 15 mm, mit Extremen von deutlich unter 10 mm bis zu 18 mm. Die Trockenmasse der Falter liegt meist bei 10–12 mg, mit Extremwerten von unter 4 mg bis über 25 mg (Wiesen 1993, Schittko 1997, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a, eigene Daten). Diese ausgeprägte Größenvariabilität erklärt sich zu einem Großteil aus der Art und damit wohl auch Qualität der Raupennahrung (siehe unten). Die Vorderflügelänge von Männchen ist meist geringfügig größer als die der Weibchen. Die Körpermasse divergierte bei verschiedenen Untersuchungen in unterschiedlicher Richtung zwischen den Geschlechtern (Leimar 1996, Schittko 1997, Kornmaier 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a). Leimar (1996) wies einen unterschiedlichen Einfluß der Photoperiode auf das Puppengewicht von Männchen und Weibchen nach. In Übereinstimmung mit diesen Daten waren bei den sehr umfangreichen Stichproben von Kornmaier (1999) auf einheitlichem Kunstfutter unter Langtagbedingungen die männlichen Puppen etwa 10 % schwerer als die weiblichen. Der Sexualdimorphismus im Verpuppungsgewicht kann auch noch von Ameisenassoziationen beeinflusst werden (Fiedler & Hölldobler 1992). Zudem könnte sich das Verhältnis von Lebend- zu Trockengewicht zwischen den Geschlechtern unterscheiden (Konrad Fiedler, pers. Mitteilung; vgl. Daten von Kornmaier 1999, Burghardt 2000).

Die Oberseitenfärbung der Flügel unterscheidet sich auffällig zwischen den Geschlechtern. Die Männchen weisen hellblau bis violett irisierende Flügeloberseiten auf (Abb. 1.3E–H), die Weibchen haben dunkelbraune Flügeloberseiten mit orangen, variabel ausgeprägten Submarginalflecken (Abb. 1.3A–D). Dieser Geschlechtsdimorphismus kennzeichnet die „blauen Bläulinge“ innerhalb der Polyommatinae, im Gegensatz zu den „braunen

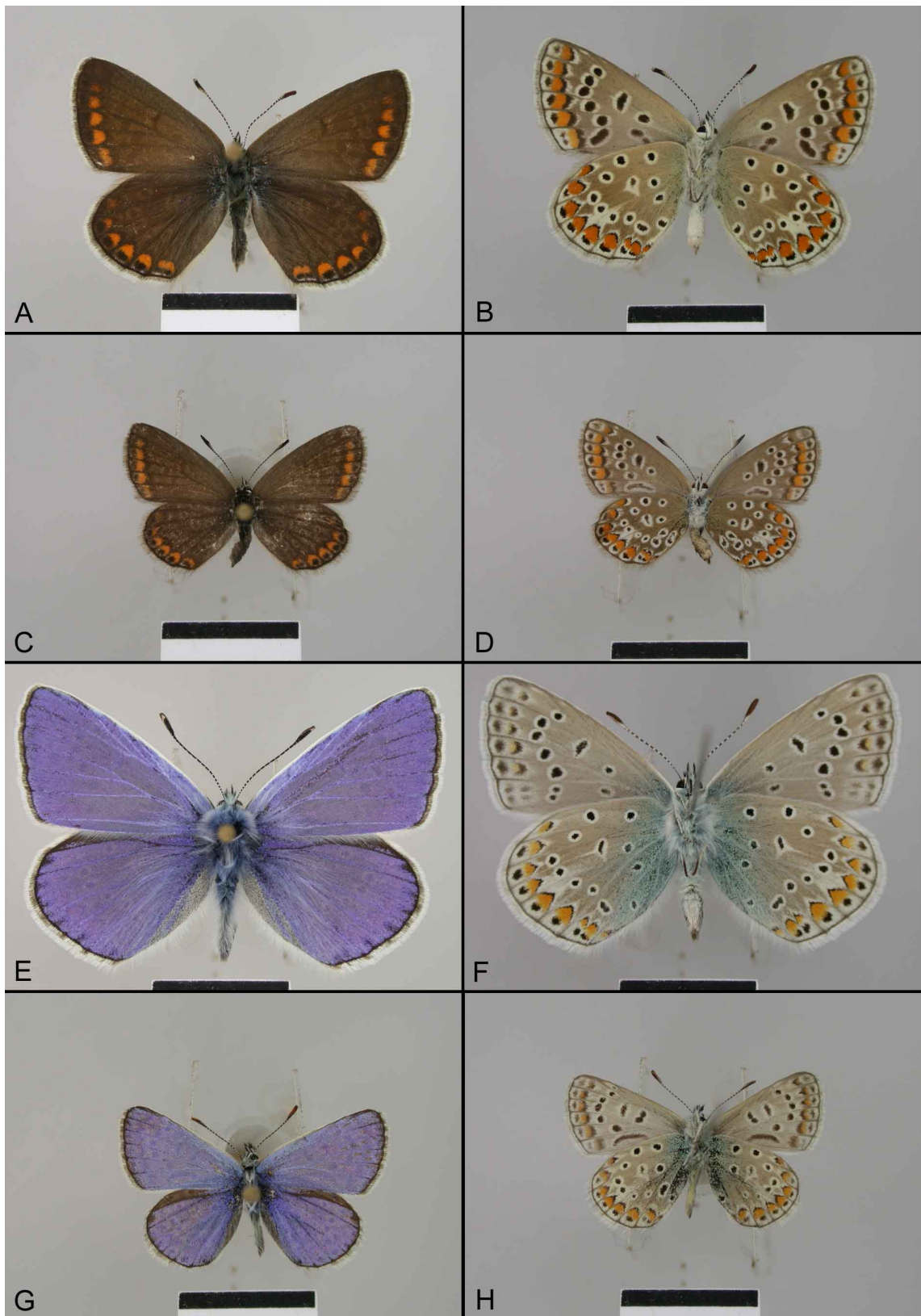


Abb. 1.3: Flügelmuster von *Polyommatus icarus*. Für Details siehe Kap. 1.3.2. Die abgebildete Größenvariation der Tiere stellt noch nicht die Extreme dar. A–D: Weibchen. E–H: Männchen. Links Oberseiten, rechts Unterseiten. Skalenstrich 10 mm.

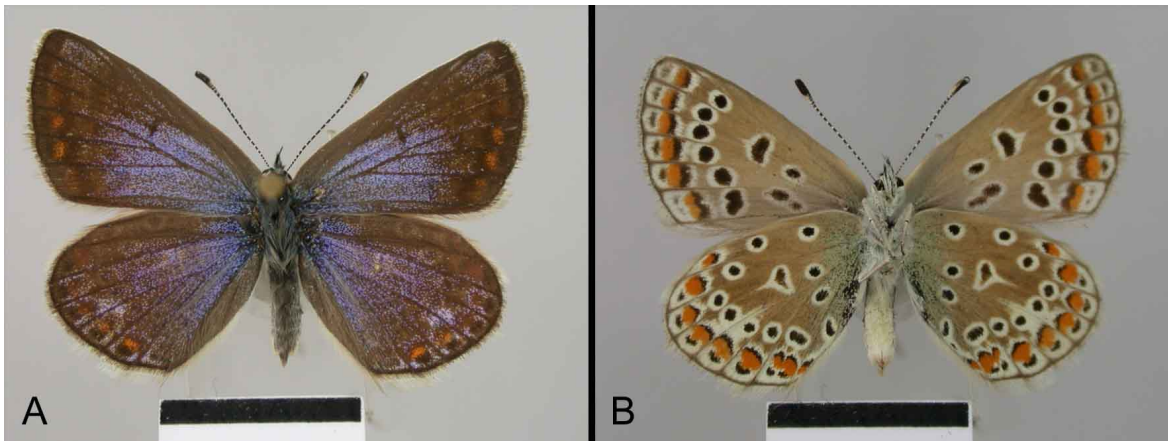


Abb. 1.4: Blau „bestäubtes“ Weibchen von *Polyommatus icarus*. Ausgehend von der Flügelbasis können bei Weibchen kleinere oder größere Teile der Flügeloberseiten (A) mit blauen Strukturschuppen versehen sein, was oft als blau „bestäubt“ oder „begossen“ bezeichnet wird.

Bläulingen“ der Polyommatinae, bei denen beide Geschlechter einheitlich dunkelbraune Oberseiten haben (Tolman & Lewington 1998). Die blaue Oberseitenfärbung rührt von Dünnschichtinterferenz in der Matrix nichtpigmentierter Strukturschuppen her, die über einer Lage dunkel pigmentierter Grundschruppen liegen (Bethune-Baker 1914, Mason 1927, Trübsbach 1938, Moss & Gibbs 1997, Tilley & Eliot 2002). Diese Strukturschuppen fehlen den Weibchen meistens, können aber auch mehr oder weniger ausgeprägt vorhanden sein (Abb. 1.4; vgl. Kap. 4.1.4, Seite 118). Die Männchen besitzen auf fast der gesamten Oberfläche der Hinterflügel Androkonien genannte Duftschuppen (Trübsbach 1938, Halfter *et al.* 1990, Moss & Gibbs 1997, Tolman & Lewington 1998), die bei Schmetterlingen im allgemeinen flüchtige Substanzen aus assoziierten Drüsen absondern, die als chemische Signale bei der Balz eingesetzt werden (Lundgren & Bergström 1975, Scoble 1992, Vane-Wright & Boppré 1993).

Die Flügelunterseiten beider Geschlechter ähneln sich sehr. Vor einer hell graubraunen Hintergrundfärbung existiert ein komplexes Muster weißer, oranger und schwarzer Flecken (Abb. 1.3; Abb. 1.5, Seite 15). Nach einem klassischen Modell läßt sich dieses Muster auf einen Grundbauplan der Nymphaliden zurückführen (Schwanwitsch 1949, Nijhout 1991), ein Ansatz der aber in jüngster Zeit aufgrund entwicklungsbiologischer Erkenntnisse wieder in die Kritik geriet (Beldade & Brakefield 2002). Der Flügelrand wird von einem Submarginalband oranger, schwarz und weiß gesäumter Flecken dominiert. Proximal folgen im Vorderflügel sechs Postdiskal-, ein Diskoidal- und zwei Basalflecken, jeweils mit schwarzem Zentrum und weißem Rand. Im Hinterflügel liegen sieben Postdiskal-, ein Diskoidal- und vier Basalflecken sowie ein weißer Keil, der vom Submarginalband zwischen den dritten und den vierten Postdiskalflecken reicht. Hinsichtlich der exakten Lage, Größe und evtl. Verschmelzung oder Aufteilung der Flügelflecken kann es bei *P. icarus* erhebliche Unterschiede geben (Abb. 1.3) (Robertson & Young 1984, 1987, Hesselbarth *et al.* 1995). Bei den Männchen ist die Hintergrundfärbung meist etwas grauer, heller und an der Basis blauer als bei den Weibchen. Das Muster der Vorderflügel ist bei den Männchen im allgemeinen weniger deutlich ausgeprägt als bei den Weibchen, so daß die Flügel etwas verwaschen erscheinen (Abb. 1.3; Abb. 1.5, Seite 15).

1.3.3 Systematik

Die Systematik und insbesondere Phylogenie der Familie Lycaenidae, die (unter Ausschuß der Riodinidae) etwa 4500 Arten beinhaltet (Fiedler 1991, 1996), ist trotz intensiver Bearbeitung noch sehr im Fluß. Während Vorschläge für die Phylogenie der Familie bezüglich der wohl monophyletischen Unterfamilien und teilweise auch Tribus existieren, gibt es nur sehr wenige derartige Informationen für die untergeordneten Taxa (Scott & Wright 1990, Fiedler 1991). Die Einordnung der europäischen Arten in (wenn möglich monophyletische) Gattungen wurde bisher sehr unterschiedlich gehandhabt und unterscheidet sich zwischen (fast?) allen mitteleuropäischen Standardwerken (vgl. z. B. Higgins 1975, Koch 1988, Stresemann 1988, Higgins & Riley 1993, Ebert & Rennwald 1993, Tolman & Lewington 1998). Dies führte zu dem bemerkenswerten Umstand, daß Lepidopterologen im Gespräch oft nur noch das meist konstant gehaltene Epitheton der Artnamen verwenden und den Gattungsnamen unerwähnt lassen. Es werden aus Europa und Westasien laufend neue Arten und Unterarten aus dem Umfeld der Gattung *Polyommatus* beschrieben und Beiträge zur Gattungsgliederung veröffentlicht (z. B. Prins *et al.* 1991, Vitaz *et al.* 1997, Dumont 1998, Eckweiler 1998, ten Hagen & Eckweiler 1998, ten Hagen & Schurian 1998). Vor kurzem wurde auch eine neue Art, *P. andronicus* Coutsis & Ghavalas aus Griechenland, von *P. icarus* abgespalten (Coutsis & Ghavalas 1995).

Die für diese taxonomischen Arbeiten am häufigsten herangezogenen Merkmale sind oft sehr subtile Unterschiede der Flügelmuster und Flügelfarben. Bedeutsam sind hier insbesondere die Anzahl, Anordnung, Größe und Färbung der Flügelflecken, die Farbtöne der Hintergrundfärbung der Flügelunter- und Flügeloberseiten, sowie das Vorliegen von Sexualdimorphismen besonders der Oberseitenfärbung. Dabei besteht auch innerhalb der Taxa eine ausgeprägte Variabilität in dieser Hinsicht, was besonders schön und ausführlich etwa von Hesselbarth *et al.* (1995) dokumentiert wurde (vgl. auch Abb. 1.3 und Abb. 1.4). Es ist meist völlig unbekannt, ob die zur Systematisierung herangezogenen Flügelmerkmale auch für die Tiere von Bedeutung sind, insbesondere ob sie eine visuelle Funktion als Signal bei der Arterkennung haben. Eine Arterkennung ist außer bei antagonistischen Interaktionen von Männchen natürlich bei der Wahl eines Paarungspartners eminent wichtig. Erst in allerjüngster Zeit wurde bei einem einzigen Bläuling, *Lycaeides idas*, gefunden, daß Männchen bei der Partnersuche tatsächlich das Fleckenmuster der Flügelunterseiten zur Unterscheidung arteigener Weibchen von denen der nächstverwandten Art *L. melissa* heranziehen (Fordyce *et al.* 2002).

1.3.4 Entwicklung und Raupennahrung

Die Eier von *P. icarus* werden von den Weibchen einzeln nach sorgfältiger Prüfung des Substrats abgelegt, bevorzugt an den Blüten und Blütenknospen der Futterpflanzen. Den ausschlüpfenden Jungraupen steht damit sofort ihre bevorzugte Nahrung zur Verfügung: Blüten, Blütenknospen und ganz junge Früchte einer Reihe von krautigen Schmetterlingsblütern (Fabaceae) (Dennis 1984, Martín Cano 1984, Ebert & Rennwald 1993, Nielsen 1994, Burghardt *et al.* 2001a). Die Qualität der Raupennahrung hat einen ausgeprägten Einfluß auf das Wachstum, die erreichte Größe und die Intensität fakultativer, mutualistischer myrmekophiler Interaktionen mit Ameisen. Auf der bevorzugten Blütennahrung gedeihen die Larven sehr viel besser als auf Blattnahrung (Burghardt 1994, Burghardt & Fiedler 1996). Ähnliches fand sich bei dem australischen Bläuling *Jalmenus evagor-*

ras (Donovan), dessen Raupen bei besserer Nahrungsqualität mehr bewachende Ameisen anlocken können und größere Überlebenschancen haben (Baylis & Pierce 1991). *P. icarus* hat vier Larvenstadien und verbringt gegebenenfalls eine Winterdiapause im zweiten davon. Die Puppenzeit dauert bei Temperaturen von 20–25 °C etwa 7–10 Tage.

1.3.5 Verhalten, Balz und Paarung

Die Falter sind mit einer geschätzten Lebenszeit im Freiland von einigen Tagen bis zu etwa drei Wochen recht kurzlebig. Dabei leben die Weibchen vermutlich etwas länger als die sehr flugaktiven Männchen und die Lebenszeit der Individuen aufeinanderfolgender Generationen kann sich temperaturbedingt unterscheiden (Scott 1973, Häuser 1990, Tillmanns 1995). Die Weibchen verbringen die meiste Zeit ihres Lebens als Falter auf Blüten bzw. ihren Eiablagepflanzen, entweder bei der Nektarsuche, vor allem aber bei der Eiablage, die sich, mit abnehmender Intensität, bis zum Tod des Tieres hin erstreckt. Aufgrund der unauffälligen Färbung und geringen Flugaktivität sind die Weibchen auch in dem von ihnen präferierten offenen Gelände sehr viel schlechter auszumachen als die sehr viel aktiveren, blauen Männchen. Bei geeigneten Umweltbedingungen, vor allem ausreichenden Temperaturen, patrouillieren die Männchen einen Großteil des Tages auf der Suche nach Weibchen durch das Habitat (*patrolling*). Bei ungünstigen Flugbedingungen verbringen die Männchen die meiste Zeit auf Sitzwarten und starten nur zu kurzen Flügen, um einen potentiellen Paarungspartner im Vorbeiflug zu verfolgen (*perching*). Weitere, auch quantitative Angaben zur Biologie und dem Verhalten der Imagines finden sich in der sehr detaillierten Untersuchung von Tillmanns (1995).

Die Balz kann im Einzelfall sehr unterschiedlich ablaufen, folgt aber doch immer demselben Grundmuster (vgl. Pellmyr 1982, Tillmanns 1995). Sobald ein Männchen einen potentiellen Paarungspartner entdeckt hat, nähert es sich bis unmittelbar an das Weibchen an, zeigt im allgemeinen ein charakteristisches Flügelflattern, wobei es oft um das Weibchen pendelt, landet, oftmals noch flatternd, parallel neben dem Weibchen mit dem Kopf in die gleiche Richtung und versucht zu kopulieren. Die Kopulation dauert etwa 45–60 min, wobei die Tiere nach dem Ankoppeln in entgegengesetzte Richtungen blicken und in dieser Position sogar eingeschränkt fliegen können (Abb. 1.5). Wenn das Weibchen bei der Annäherung des Männchens flog oder aufflog, wird es verfolgt, bis es wieder landet. Weibchen der *Polyommata* kopulieren meist nur einmal in ihrem Leben (Häuser 1990, Drummond 1984). Männchen können sich mehrfach verpaaren, benötigen aber mindestens einen Tag für die Produktion einer neuen Spermatophore (für verwandte Arten vgl. Drummond 1984). Annäherungen von Männchen an Weibchen sind sehr häufig zu beobachten, verlaufen aber nur sehr selten erfolgreich bis zur Kopulation. Die Balzsequenz wird fast nie vollendet, sondern das Männchen entscheidet sich an einem Punkt der Balz, meist noch vor einem Kopulationsversuch, aufzuhören und fliegt weiter auf der Suche nach einem anderen Weibchen. Alternativ kann auch das Weibchen die Kopulation verweigern, wenn das Männchen versucht, es mit den Genitalvalven zu ergreifen. Eine Vergewaltigung durch das Männchen ist ausgeschlossen, da in der Sektion *Polyommatus* das Weibchen aktiv einen sklerotisierten Gonoporus ausstülpen muß, um die Kopulation zu ermöglichen (Häuser 1993). Aus diesem Grunde können beide Geschlechter eine prägame Partnerwahl treffen.

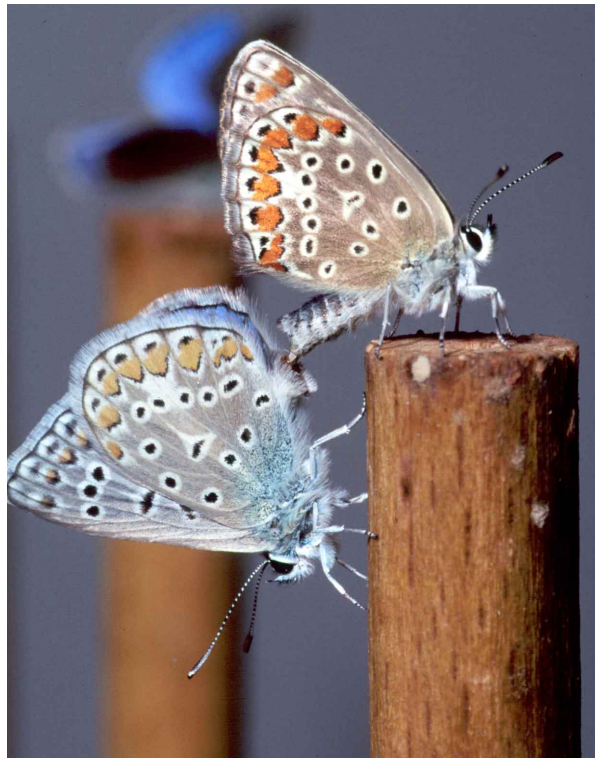


Abb. 1.5: Kopulation von *Polyommatus icarus* auf einer Sitzgelegenheit im Flugraum. Die Tiere blicken in entgegengesetzte Richtungen und verbringen so ca. 45–60 min. Die Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten der Männchen (unteres Tier) ist eher grau mit bläulichen Flügelbasen, die der Weibchen eher bräunlich.

1.4 Fragestellungen dieser Arbeit

1.4.1 Beeinflussen Flavonoide aus der Raupennahrung die Flügelfarben?

Die ökologische Funktion von sequestrierten Flavonoiden bei Schmetterlingen war bisher unbekannt. Die bei *P. icarus* gefundene spezifische Einlagerung von Flavonoiden in die Flügel und deren Absorption von UV-Licht legte jedoch eine Untersuchung ihres Einflusses auf die Flügelfärbung bei einem vermutlich zum UV-Sehen befähigten Insekt nahe. Deshalb analysierte ich im Rahmen dieser Arbeit die Effekte von Flavonoiden auf die Flügelfarben von *Polyommatus icarus* im Detail und unabhängig vom menschlichen Sehsystem mit spektroradiometrischen Methoden. *P. icarus* eignete sich als Versuchstier besonders, da bei dieser Art die bisher meisten Daten zur Flavonoidsequestrierung gewonnen worden waren bzw. noch Untersuchungen dazu im Gange waren. *P. icarus* ist eine relativ polyphage Art, und die Raupen sind unterschiedlichen Futterpflanzenarten der Fabaceae mit ihren jeweils charakteristischen Flavonoidspektren ausgesetzt, was sie daher besonders für vergleichende Untersuchungen geeignet macht. Nicht zuletzt waren auch über die Biologie bereits mehr Kenntnisse vorhanden als bei anderen verwandten Arten.

1.4.2 Haben flavonoidbedingte Unterschiede einen Einfluß auf die Partnerwahl?

Nachdem klar geworden war, daß aus der Raupennahrung sequestrierte Flavonoide einen profunden Einfluß auf die Flügelfarben von *P. icarus* hatten, stellten sich die Fragen, ob die durch Flavonoide bedingten Farbunterschiede als ein visuelles Signal im Rahmen der Kommunikation mit Artgenossen dienen und welche Informationen mit einem solchen Signal vermittelt werden könnten. In Verhaltensversuchen mit Weibchenattrappen untersuchte ich, ob auch das Verhalten bei der Balz und Partnerwahl durch flavonoidbedingte Unterschiede der Flügelfarben beeinflusst wird. Bei *P. icarus* zeigen beide Geschlechter Wahlverhalten, wobei den Männchen zusätzlich die Rolle zukommt, erst ein arteigenes Weibchen finden zu müssen. Ich untersuchte deshalb den Einfluß der Flavonoide nur auf die Flügelfarben der Weibchen genauer, da diese bei Verhaltensexperimenten das Signal an die partnersuchenden und zuerst wählenden Männchen darstellen.

Ich fand den ersten Fall, in dem sequestrierte Pflanzeninhaltsstoffe das äußere Erscheinungsbild eines Insekts verändern und dieses als visuelles und nicht chemisches Signal bei der Partnerwahl verwendet wird. Dieses Ergebnis wird in seiner Bedeutung für die Partnerwahl von *P. icarus* und für die Arterkennung auch verwandter Arten diskutiert.

1.4.3 Kann das Auge die Fleckenmuster auflösen?

Im Zusammenhang mit der visuellen Kommunikation untersuchte ich auch das optische System von *P. icarus*. Für die Beurteilung der Funktion eines Signals ist die Kenntnis der Eigenschaften des sensorischen Systems der Empfänger von ausschlaggebender Bedeutung. Abhängig von den sensorischen und neuronalen Filtermechanismen des Signalempfängers können ganz unterschiedliche Parameter eines Reizes spezifische Verhaltensweisen auslösen (Auslösemechanismus) (vgl. [Lunau 1995](#), [Lunau & Maier 1995](#)). Deshalb

bestimmte ich insbesondere das räumliche Auflösungsvermögen der Komplexaugen. Aus den Ergebnissen dieser Experimente läßt sich in Grenzen vorhersagen, welche optischen Signale ein Falter in welchem Abstand vom betrachteten Objekt noch wahrnehmen kann (Snyder 1975, Wehner 1981). In bisherigen Untersuchungen wurde viel über die wirksame Entfernung von optischen Signalen der Flügelmuster von Schmetterlingen spekuliert, aber ohne das Phänomen genauer zu untersuchen (zusammenfassend Silberglied 1984). Insbesondere gibt es kaum präzise Daten zu der Frage, ob und in welchem Abstand die kleinräumigen komplizierten Flügelmuster von Schmetterlingen (vgl. Abb. 1.3, Seite 11) von ihren Artgenossen visuell aufgelöst werden können.

Kapitel 2

Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

2.1.1 Herkunft

Die Experimente dieser Arbeit wurden am Gemeinen oder Hauhechel-Bläuling *Polyommatus icarus* Rottensburg durchgeführt. Die Tiere wurden im Labor für drei Versuchsgruppen benötigt. Zum ersten züchtete ich Tiere, die jeweils ein definiertes Raupenfutter erhielten, und untersuchte bei den resultierenden Faltern, insbesondere bei den Weibchen, den Einfluß der Raupennahrung auf die Flügelfarben. Zum zweiten etablierte und erhielt ich eine permanente Laborpopulation, deren Falter in einem Flugkäfig (siehe Seite 23) für Verhaltensversuche zur Partnerwahl eingesetzt wurden. Zum dritten verwendete ich Falter für sehpysiologische Experimente.

Die Zuchten startete ich mit Faltern, die in Nordbayern im Raum Bayreuth und im Raum Regensburg gefangen worden waren. Alle Tiere, die bei der Spektroradiometrie, den UV-Photographien und als Attrappen im Verhaltensversuch eingesetzt wurden, stammten aus den F1- und F2-Generationen im Freiland gefangener Tiere. Bei diesen Individuen war zumindest die Mutter bekannt. Zu dem Zuchtstock der Laborpopulation wurden regelmäßig Freilandfänge und deren Nachwuchs hinzugefügt, um Inzuchteffekte auszuschließen. Die in den sehpysiologischen Experimenten verwendeten Tiere stammten aus dem Freiland und der Laborpopulation.

Die notwendige naturschutzrechtliche Genehmigung zum Fang der Tiere im Freiland lag vor.

2.1.2 Aufzucht der Raupen

Die im Freiland gefangenen Weibchen wurden zur kontrollierten Eiablage in mit Gaze verschlossenen Glasgefäßen von ein bis zwei Litern Volumen gehalten, deren Boden mit feuchtem Zellstoff bedeckt war. Als Substrat für die Eiablage befand sich darin ein kleiner Strauß mit Blüten natürlicher Futterpflanzen. Ein kleines Gläschen mit einem mit konzentrierter Haushaltszuckerlösung (Saccharose) getränktem Zellstoffbausch diente neben dem Nektar der Eiablagepflanzen als zusätzliche Futterquelle für das Weibchen. Mindestens alle zwei bis drei Tage wurde der Strauß gewechselt und wurden die Eier abgesammelt. Den frei im Flugraum gehaltenen Individuen stand ein gemeinsamer Strauß für die Eiablage zur Verfügung, so daß hier nicht zwischen den Nachkommen der einzelnen Individuen

unterschieden werden konnte.

Die Raupen wurden in transparenten Polystyrol-Schachteln (Bellaplast Polarcup) von 125 ml und 250 ml Volumen aufgezogen, wie sie im Lebensmittelhandel gebräuchlich sind. Junglarven und Eier wurden zum Teil auch in größerer Menge in weißen Polystyrol-Schachteln mit transparentem Deckel von 1000 ml Volumen gehalten (Bellaplast Polarcup). Der Boden der Schachteln war mit feuchtem Zellstoff bedeckt. Bei der Verfütterung der künstlichen Futtermischungen (siehe unten) befeuchtete ich den Zellstoff mit 0,2-%iger Lösung von Methyl-*p*-Hydroxybenzoat statt mit Wasser, um Schimmelbildung zu verhindern. Überstehenden, gekräuselten Zellstoff am Rand der Dosen nutzten die Raupen als Rückzugsmöglichkeit für die Häutungen und zur Verpuppung. Auf dem Zellstoff lag das Futter für die Raupen. Mindestens alle zwei Tage wurden die Schachteln gereinigt bzw. gewechselt und die Raupen erhielten frisches Futter. Bei den Untersuchungen zum Einfluß der Raupennahrung auf die Flügelfarben wurden während der ersten beiden Larvenstadien bis zu 20 Raupen gemeinsam in einer Schachtel gehalten, während der letzten beiden der insgesamt vier Larvenstadien maximal fünf Raupen.

Die Puppen sammelte ich aus den Behältern mit den Raupen ab. Sie wurden mit Hilfe von doppelseitigem Klebeband mit der Ventralseite des Abdomens auf Zellstoff in eigenen Schachteln befestigt. Dies ermöglichte einen ungestörten Schlupf der Imagines. Die geschlüpften Falter wurden nach dem Aushärten der Flügel für Experimente verwendet oder in den Flugkäfig für die Verhaltensexperimente und die Weiterzucht gesetzt (Kap. 2.1.4, Seite 23).

Die Präimaginalstadien wurden in einer Klimakammer bei konstant 25 °C und Langtagbedingungen von 16 Stunden Licht gehalten. Die Tiere entwickelten sich subitan ohne Einlegen einer Diapause.

2.1.3 Raupenfutter

Eine der wesentliche Zielsetzungen dieser Arbeit war die Untersuchung von Einflüssen der Raupennahrung und darin enthaltener Flavonoide auf die Flügelfarben der Imagines. Dazu zog ich Tiere auf Blüten und Blättern von fünf verschiedenen, in Mitteleuropa im Freiland von *P. icarus* genutzten Pflanzenarten und auf verschiedenen künstlichen Futtermedien auf. Insgesamt untersuchte ich den Einfluß von 15 verschiedenen Futterbehandlungen. Die Raupen erhielten den Futtertyp ihrer Futterbehandlung möglichst ab dem Schlupf aus dem Ei, spätestens aber ab dem Beginn des dritten Larvenstadiums. Erst ab dem dritten Larvenstadium ließen sich erste Spuren von Flavonoiden in ihnen nachweisen, und die Hauptmasse der Flavonoide wird erst im vierten Larvenstadium sequestriert (Frank Burghardt, persönliche Mitteilung).

In jeder Futterbehandlung wurden Nachkommen verschiedener Weibchen eingesetzt. Es wurden mindestens 15 Individuen jeder Futterbehandlung für die Bestimmung der Flügelfarben durch Spektroradiometrie verwendet. Bei *Coronilla varia* konnte diese Stichprobengröße nicht erreicht werden, da nur etwa 10 % der Tiere die Entwicklung bis zur Imago vollendeten und alle anderen vorher verendeten. Die hohe Sterblichkeit mag auf eine evtl. starke Cyanogenität des verfütterten Pflanzenmaterials zurückzuführen sein (Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung), was auch schon früher als Grund für eine schlechte Raupenentwicklung von *P. icarus* auf *Coronilla varia* vermutet wurde (Burghardt 1994, Burghardt & Fiedler 1996). Zumindest *Trifolium repens* und *Lotus corniculatus* weisen einen genetisch bedingten Polymorphismus der Cyanogenität auf. Für *P. icarus* wur-

de aber, im Gegensatz zu einigen anderen Insekten oder Mollusken, keine Bevorzugung schwach oder nicht cyanogener Stämme dieser Arten bei der Eiablage oder bei der Wahl des Raupenfutters nachgewiesen (Jones 1970, Crawford-Sidebotham 1972, Dritschilo *et al.* 1979, Jones 1988, Burgess & Ennos 1987, Briggs 1990a, Jones 1998, und die darin zitierten Arbeiten). In diesen Untersuchungen wurden jedoch keine potentiellen Auswirkungen (stark) cyanogener Nahrung auf die Entwicklung oder das Überleben von *P. icarus* untersucht.

Natürliche Futterpflanzen

P. icarus nutzt im Freiland eine Vielzahl von krautigen Arten der Fabaceae als Raupenfutterpflanze (Dennis 1984, Martín Cano 1984, Ebert & Rennwald 1993, Nielsen 1994, Burghardt *et al.* 2001a). Für diese Arbeit traf ich eine repräsentative Auswahl aus den in Mitteleuropa, der Herkunft meiner Versuchstiere, am häufigsten genutzten Arten, über die nach Möglichkeit auch Daten über die Flavonoidsequestrierung vorlagen bzw. gerade erarbeitet wurden. Ich wählte fünf Pflanzenarten aus verschiedenen Gattungen, wobei jeweils Raupen getrennt auf Blüten und auf Blättern aufgezogen wurden. Es wurde peinlich genau darauf geachtet, daß das Futter nur aus den jeweiligen Pflanzenorganen bestand und auch Blütenknospen aus der Blattnahrung entfernt wurden. Bei der Blütennahrung wurden meist ganze Blütenköpfchen verfüttert, also Blüten incl. Sepalen, Corolla, Androcoecium und Gynoeceum. Sepalen und Stengel wurden im allgemeinen nicht gefressen.

Das Futterpflanzenmaterial wurde entweder lokal im Freiland von wildwachsenden Populationen gesammelt oder im Garten gezogen. Für die Erhaltungszucht im Winter kam auch *Medicago sativa* aus dem Gewächshaus zum Einsatz. Die daraus resultierenden Tiere wurden nicht für die spektroradiometrischen Untersuchungen verwendet.

Für die meisten dieser Futterbehandlungen existieren Angaben zur Flavonoidsequestrierung durch *P. icarus*. Einen Überblick über mehrere der hier verwendeten Futterpflanzen geben vor allem Burghardt (2000) und Burghardt *et al.* (1997a, 2001a).

***Lotus corniculatus* L.** *Lotus corniculatus* (Gewöhnlicher Hornklee) ist die in Mitteleuropa wohl bedeutendste Futterpflanze von *P. icarus* (Ebert & Rennwald 1993, Tillmanns 1995). Diese Art ist, wie auch *Trifolium repens*, wegen ihrer wirtschaftlichen Bedeutung als Futtermittel sehr gut untersucht. Angaben über sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe dieser Pflanze und deren Bedeutung für Herbivoren, incl. *P. icarus*, findet man bei Parsons & Rothschild (1964), Jones (1962), Butler (1965), Lane & Rothschild (1962), Jones (1966, 1968, 1970, 1971), Crawford-Sidebotham (1972), Compton & Jones (1985), Briggs (1990a,b), Goverde *et al.* (1999) und Jones (1998). Foo *et al.* (1996) analysierten die Proanthocyanidine (kondensierte Tannine) dieser Art, eine Klasse von Flavonoiden, die Burghardt (2000) nicht untersuchte.

***Trifolium repens* L.** Auch *Trifolium repens* (Weiß-Klee) zählt zu den überall verfügbaren und häufig genutzten Futterpflanzen (Ebert & Rennwald 1993). Zusätzliche Angaben zur Flavonoidsequestrierung finden sich bei Schittko (1997) und Schittko *et al.* (1999). In jüngster Zeit untersuchten Foo *et al.* (2000) die Phenole incl. Flavonoide der Blüten von *Trifolium repens* und wies dabei weitere Flavonoide nach. Angaben über andere Pflanzeninhaltsstoffe dieser Art und ihre Bedeutung für Herbivoren, incl. *P. icarus*, findet man bei Butler (1965), Jones (1968, 1971), Crawford-Sidebotham (1972), Jones

et al. (1973), *Dritschilo et al.* (1979), *Ennos* (1981), *Horrell & Richards* (1986), *Burgess & Ennos* (1987), *Ellsbury et al.* (1992), *Jones* (1998) und *Lindroth et al.* (2000).

***Medicago sativa* L.** Bei der im allgemeinen als *Medicago sativa* (Luzerne) bezeichneten, in Mitteleuropa als Futterpflanze kultivierten und überall verwilderten Art handelt es sich fast immer um den Bastard *M. × varia* Martyn von der aus Vorderasien stammenden *M. sativa* L. mit der in Mitteleuropa einheimischen *M. falcata* L. (Gelbe Luzerne, Sichelklee) (*Vollrath 1973, Seybold 1992, Schönfelder & Bresinsky 1990, Haeupler & Muer 2000, Oberdorfer 2001*). Da aber die Bezeichnung *M. sativa* noch üblich ist, behielt ich sie für diese Arbeit bei. Auf *M. sativa* wurden zahlreiche Eiablagen im Freiland beobachtet und diese Art wird von *Ebert & Rennwald (1993)* auch zu den häufig genutzten Raupenfutterpflanzen gezählt. *Burghardt (2000)* konnte für ein in der Türkei gefangenes Exemplar von *P. icarus* aufgrund des charakteristischen Flavonoidmusters *M. sativa* – und hier wohl die ursprüngliche Art – als Raupenfutterpflanze nachweisen. Zusätzliche Angaben zur Flavonoidsequestrierung finden sich bei *Wiesen (1993)* und *Wiesen et al. (1994)*.

***Melilotus officinalis* (L.) Pall.** *Melilotus officinalis* (Gewöhnlicher Steinklee) ist in Deutschland in den Habitaten von *P. icarus* weit verbreitet (*Haeupler & Schönfelder 1988, Schönfelder & Bresinsky 1990*), wurde bisher aber nur in der Türkei als Raupenfutterpflanze nachgewiesen (*Hesselbarth et al. 1995*). Mitteleuropäische Tiere wurden mehrfach erfolgreich auf *Melilotus officinalis* gezüchtet (*Schweizerischer Bund für Naturschutz 1987, Burghardt & Fiedler 1996*).

***Coronilla varia* L.** *Coronilla varia* (Bunte Kronwicke) wurde in Mitteleuropa als natürliche Raupenfutterpflanze nachgewiesen (*Ebert & Rennwald 1993*), und *P. icarus* wurde auf dieser Art erfolgreich gezüchtet (*Burghardt 1994, Wiesen et al. 1994, Burghardt & Fiedler 1996*). Auf die schlechte Entwicklung der Raupen bei meinen Experimenten mit dieser Futterpflanze wurde bereits hingewiesen. Zusätzliche Angaben zur Flavonoidsequestrierung finden sich bei *Wiesen (1993)* und *Wiesen et al. (1994)*.

Künstliche Raupenfuttermischungen

Die Unterschiede im Flavonoidgehalt und in den Typen von Flavonoiden zwischen den Arten und Organen natürlicher Futterpflanzen gehen zwangsläufig mit Variationen von anderen, im allgemeinen unbekannten Pflanzeninhaltsstoffen einher. Um die Auswirkung von Flavonoiden in der Raupennahrung auf die Flügelfärbung eindeutig auf die Wirkung dieser Polyphenole zurückführen zu können, benötigte ich ein semisynthetisches Futter (im folgenden nur kurz Kunstfutter genannt), das in seiner Reinform praktisch frei von (sequestrierbaren) Flavonoiden war, von den Raupen gut gefressen und vertragen wurde sowie nach Bedarf mit Flavonoiden angereichert werden konnte. Ich konnte ein Futter entwickeln, das diesen Anforderungen genügte. Es basiert auf grünem Erbsmehl, Weizenkeimen und Hefe mit beigefügtem Luzerneblattpulver als Fraßstimulans. Angaben zur Zubereitung und genauen Zusammensetzung finden sich im Anhang A (Seite 185ff). Dieses Kunstfutter enthielt nur geringste Spuren von Flavonoiden, und darauf aufgezogene Raupen und Falter von *P. icarus* enthielten keine mittels HPLC detektierbaren Mengen von Flavonoiden (*Burghardt 2000*). Aus diesem (für praktische Zwecke) flavonoidfreien

Futter stellte ich durch Zusatz der Flavonoide Quercetin oder Rutin Futtermischungen her, die sich nur im Flavonoidgehalt, nicht aber in der Zusammensetzung anderer Stoffe unterschieden.

Quercetin (Abb. 2.1A) ist, zumeist als Glykosid, eines der verbreitetsten Flavonole (Formica & Regelson 1995, Hollman *et al.* 1997). Rutin (Quercetin-3-*O*-rutinosid) ist das 3-*O*-Glykosid des Quercetins mit dem Disaccharid Rutinose (Glukosyl-(1 → 6)-L-rhamnose) (Abb. 2.1B) und das im Pflanzenreich am weitesten verbreitete Flavonolglykosid (Harborne & Baxter 1999a). Quercetin kommt in glykosidierter Form und, in geringerer Menge, auch als Aglykon in zahlreichen natürlichen Futterpflanzen von *P. icarus* vor, wo Quercetinderivate oft die Hauptmenge der Flavonoide ausmachen (Burghardt 2000). *P. icarus* sequestriert aus Futterpflanzen bevorzugt Quercetinderivate, besonders wenn es sich um 3-*O*-Glykoside handelt (Burghardt 2000).

Neben dem flavonoidfreien Kunstfutter verfütterte ich Kunstfutter mit Quercetin in den Konzentrationen 0,5 % und 2,5 %, und Kunstfutter mit Rutin in den Konzentrationen 0,98 % und 4,9 % (jeweils Massen-%). Konzentrationsangaben von Flavonoiden beziehen sich in dieser Arbeit immer auf die Trockenmasse. In den flavonoidhaltigen Futtermischungen lagen bei der niedrigen und bei der hohen Konzentration jeweils die gleichen molaren Konzentrationen von Quercetin und Rutin vor, also auch die gleichen molaren Konzentrationen des Chromophors. Unterschiede waren allerdings in der physiologischen Verfügbarkeit der Flavonoide für die Tiere zu vermuten, da es sich um ein Flavonoidaglykon (Quercetin) und ein Diglykosid davon handelte (Abb. 2.1).

Für Rutin liegen wegen der pharmakologischen Bedeutung Konzentrationsmessungen von zahlreichen Pflanzenarten vor. Dabei wurden regelmäßig Konzentrationen (immer bezogen auf die Trockenmasse) von etwa 3 % in Angiospermen gefunden, wo es eine der Hauptkomponenten in den Blättern ist. Nachdem Rutin im allgemeinen nur eines von mehreren Flavonoiden in einer Art ist, deutet dies auf einen mittleren Gesamtflavonoidgehalt von 5 % in den meisten Angiospermen hin, mit Werten zwischen etwa 1 % und 10 %. Es können vereinzelt aber noch deutlich höhere Mengen von Flavonoiden in Pflanzen vorkommen. So enthalten Teeblätter üblicherweise 20 % Catechin und mehr (Harborne 1991). Towers (1964) nennt für Pflanzen Gehalte nur eines Flavonoids von 1–5 % des Frischgewichts nicht ungewöhnlich.

2.1.4 Haltung der Imagines im Flugkäfig

Die geschlüpften Falter wurden in einem Flugkäfig (2,1 m breit × 1,1 m tief × 1,0 m hoch) bei Langtagbedingungen (18 h Licht) gehalten. Tagsüber betrug die Temperatur 30 °C. Sie wurde eine halbe Stunde vor Beginn der Dunkelpphase auf 15 °C abgesenkt und eine halbe Stunde nach Beginn der Lichtphase wieder angehoben. Die weißlackierten Wände der Klimakammer bildeten drei Seitenwände des Käfigs, während die vierte Wand aus weißer Gaze bestand. Der Flugkäfig wurde nach oben durch ein transparentes Fliegengitter aus Kunststoff abgeschlossen. Zehn Leuchtstoffröhren (8 × Osram Biolux L58W/72-965 und 2 × Osram L36W/73), ca. 20 cm oberhalb der Käfigdecke aufgehängt, sorgten für eine UV-reiche Beleuchtung (Kap. 3.3, Seite 98; Abb. 3.20, Seite 98). Die Lampen waren mit elektronischen Vorschaltgeräten (Osram Quicktronic HF 2×58/230-240 DIM bzw. HF 1×36/230-240 DIM; eingestellt auf maximale Beleuchtungsintensität) versehen, die die Betriebsfrequenz der Lampen auf etwa 40 kHz heraufsetzten (Anonymus 1996c). So arbeiteten die Lampen flimmerfrei für die Schmetterlinge, d. h. weit oberhalb der Flim-

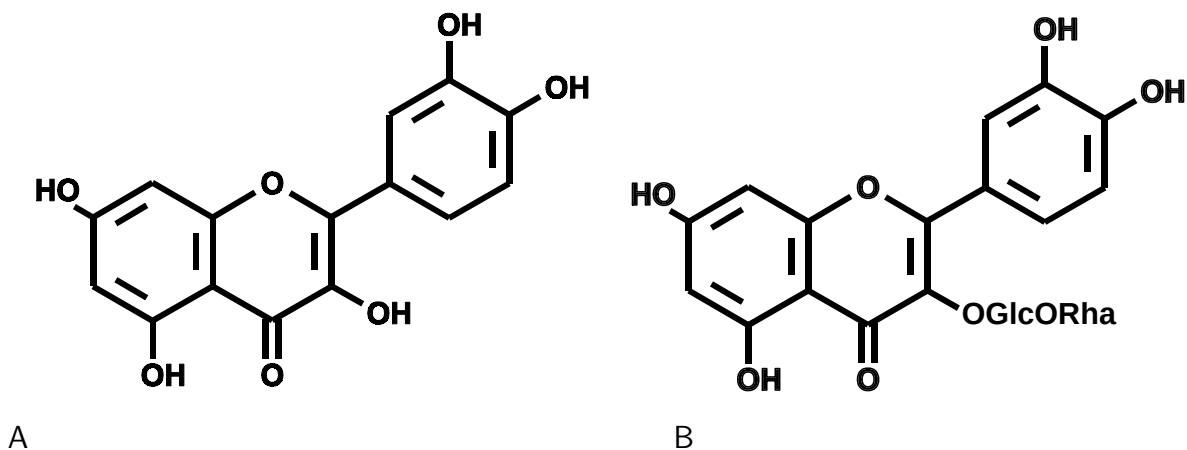


Abb. 2.1: Strukturformeln von (A) Quercetin (3,5,7,3',4'-Pentahydroxyflavon), einem Flavonol-Aglykon, und (B) Rutin (Quercetin-3-O-rutinosid), einem Diglykosid des Quercetins. Diese beiden Flavonole wurden bei der Zubereitung von künstlichem Raupenfutter für *Polyommatus icarus* eingesetzt. Glc = Glukose; Rha = Rhamnose.

merverschmelzungsfrequenz ihrer Photorezeptoren (vgl. [Agee 1971](#), [Nakagawa & Eguchi 1994](#)). Dies erwies sich als unbedingt notwendig, damit die Falter ihr natürliches Verhaltensrepertoire mit Balz und Fortpflanzung zeigten. Mit Netzfrequenz ($2 \times 50 \text{ Hz} = 100 \text{ Hz}$) betriebene, UV-reiche Gashochdrucklampen (Osram Powerstar HQI 400 W/D) sehr viel höherer Intensität waren dagegen nicht geeignet.

Der größte Teil des Käfigbodens wurde von einer grünen (Dupli-Color Lackspray, seidenmatt, RAL 6002, laubgrün, sowie ein dünner Schleier gelber Farbe darüber) Preßspanplatte ($1,0 \text{ m} \times 1,7 \text{ m}$) eingenommen (Abb. 2.2). Bohrungen in dieser Platte in einem 10-cm-Raster ermöglichten die Montage von Holzstäben (23 cm lang, $\varnothing 10 \text{ mm}$), die Futterquellen trugen oder Sitzgelegenheiten boten (vgl. Abb. 1.5, Seite 15). Als besonders vorteilhaft erwiesen sich Futterquellen, die aus kleinen Kunststoffgefäßen (Eppendorf Mikroreaktionsgefäß; Inhalt 1,5 ml oder 2 ml) mit mehrfach durchbohrtem Deckel und gelblackiertem (Dupli-Color Lackspray, hochglänzend, RAL 1021, sonnengelb) Ober- teil hergestellt wurden. Die Gefäße waren mit konzentrierter Saccharose-Lösung (Haushaltszucker, mit einer Prise Kochsalz versetzt) gefüllt und im Innern mit einem Docht aus zusammengedrehtem Zellstoff versehen, der den Schmetterlingen auch bei sinkendem Flüssigkeitsspiegel noch die Entnahme von Zuckerlösung gestattete. Zwei rechteckige Schalen ($13,5 \text{ cm} \times 18 \text{ cm}$) mit nassem Zellstoff stellten Wasser zur Verfügung. In einer Petrischale ($\varnothing 8 \text{ cm}$) wurde Kochsalz, das Männchen vieler Tag- und Nachtfalter für die Spermatophorenbildung benötigen (z. B. [Adler 1982](#), [Adler & Pearson 1982](#), [Pivnick & McNeil 1987](#), [Smedley & Eisner 1995, 1996](#)), als konzentrierte, wäßrige Lösung angeboten. Vor allem männliche Falter von *P. icarus* (Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung), wie auch vieler anderer Lycaeniden-Arten ([Beck et al. 1999](#), Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung) nehmen gerne in Wasser gelöstes Natrium auf, ein als *mud-puddling* bezeichnetes Verhalten (vgl. [Arms et al. 1974](#), [Adler 1982](#), [Adler & Pearson 1982](#)). Ein Strauß mit natürlichen Raupenfutterpflanzen (im allgemeinen *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* oder *Lotus corniculatus*, je nach jahreszeitlicher Verfügbarkeit und wenn möglich blühend) diente den Weibchen als Eiablagesubstrat. Die gebotenen Ressourcen wurden von den Schmetterlingen gerne angenommen. Sie zeigten in diesem Flugkäfig im wesent-

lichen alle aus dem Freiland bekannten Verhaltensweisen, und insbesondere balzten und kopulierten sie bereitwillig. In diesem Flugraum konnten, auch dank des neu entwickelten, künstlichen Raupenfutters, erstmals unabhängig von den Jahreszeiten und von direktem Sonnenlicht Nachzuchten erzielt werden, so daß über mehrere Jahre hinweg kontinuierlich eine Laborpopulation von *Polyommatus icarus* zur Verfügung stand.

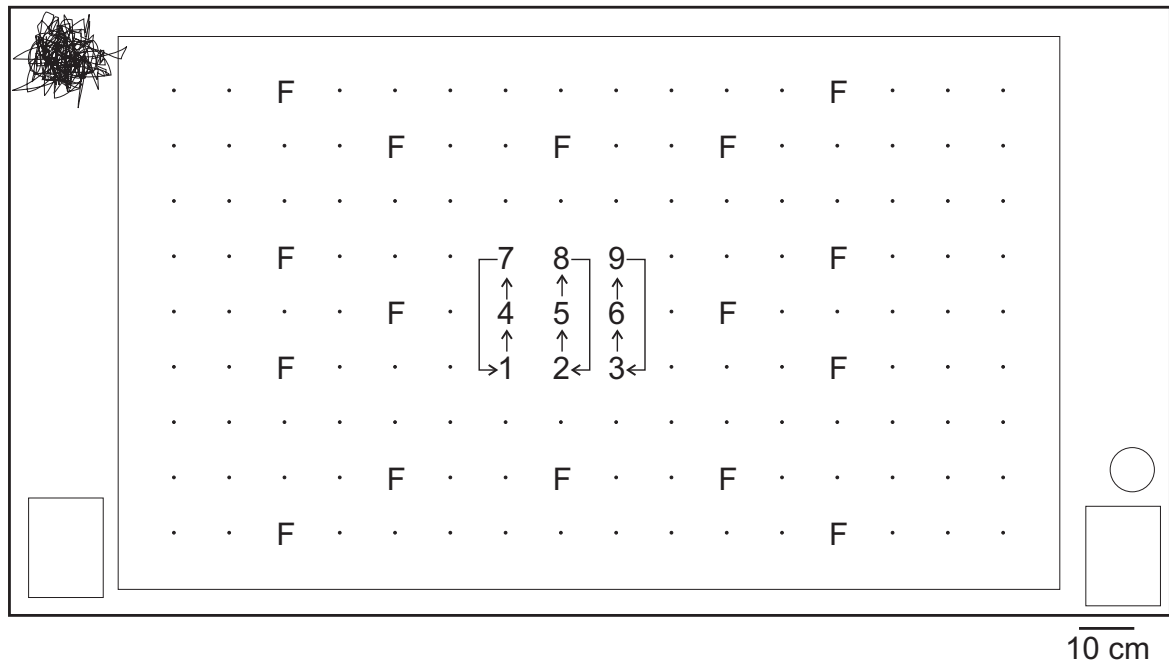


Abb. 2.2: Schematische Übersicht der Einrichtung des Flugraums, in dem sich die Zuchtpopulation von *Polyommatus icarus* befand und in dem Verhaltensversuche zur Partnerwahl durchgeführt wurden. Auf dem Boden des Flugraums (äußere Umrahmung) lag eine grüne Pressspanplatte (großes Rechteck) mit Bohrungen (Punkte) in einem 10-cm-Raster. Im Zentrum befand sich eine Gruppe von neun im Quadrat angeordneten Stäben (Ziffern 1 bis 9), auf die die Weibchenattrappen gesteckt wurden. Diese zentrale Gruppe von Stäben war umgeben von weiteren Stäben mit Futterquellen (F). Wasserschalen (kleine Rechtecke; untere Ecken), eine Petrischale mit NaCl (Kreis; rechte, untere Ecke) und ein Strauß mit Raupenfutterpflanzen als Eiablagesubstrat (linke, obere Ecke) wurden, wie in der Zeichnung dargestellt, während der Versuche an die Peripherie des Käfigs gestellt. Die Pfeile an den Positionen der Attrappen geben an, wie die Attrappen in drei sukzessiven Beobachtungsrunden durchgewechselt wurden. Nach jeweils drei Beobachtungsrunden rückten die Attrappen um eine Position nach rechts bzw. die Attrappen ganz rechts auf die linken Positionen, bis jede Attrappe auf jeder der neun Positionen war.

2.2 Messung von Farben

2.2.1 Visuelle Signale und die Messung von Farben im Verhaltenskontext

Die Messung von Farben im Rahmen visueller Kommunikation bei Tieren muß unabhängig vom Sehsystem des Menschen erfolgen. Die Farben müssen physikalisch im gesamten Wellenlängenbereich erfaßt werden, in dem die untersuchten Arten sehen können (Endler 1990). Dies schließt insbesondere den dem Menschen ohne technische Hilfsmittel verschlossenen UV-Bereich von 300 nm bis 400 nm ein, in dem viele Evertebraten und Vertebraten sehen können oder für den zumindest ein Einfluß auf das Verhalten nachgewiesen ist (als Auswahl Mikkola 1972, Stark 1977, Silberglied & Taylor 1978, Menzel 1979, Silberglied 1979, Chen *et al.* 1984, Stavenga 1984, Chen 1987, Burkhardt & Maier 1989, Shimohigashi & Tominaga 1991, Jacobs 1992, Maier 1992, Fleishman *et al.* 1993, Goldsmith 1994, Tovée 1995, Storz & Paul 1998, Wilkie *et al.* 1998, Arikawa *et al.* 1999a, Losey *et al.* 1999, Sharma *et al.* 1999, Cuthill *et al.* 2000, Pearn *et al.* 2001).

Der Farbreiz, d. h. das physikalische Substrat für die Sinneswahrnehmung durch ein Tier, wird durch die räumliche und spektrale Verteilung von Lichtquanten (Photonen), die das Auge erreichen, beschrieben. Die Quantenintensität $Q(\lambda, x)$ des Lichtes, das, ausgehend von einer lichtreflektierenden Fläche, das Auge erreicht, ist das Integral über dem Produkt aus der spektralen Beleuchtung durch das Umgebungslicht, der spektralen Reflexion der Fläche und der spektralen Transmission des Mediums oder

$$Q(\lambda, x) = \int A(\lambda) \times R(\lambda) \times T(\lambda, x) d(\lambda) \quad (2.1)$$

wobei $A(\lambda)$ das Beleuchtungsspektrum, $R(\lambda)$ das Reflexionsspektrum der betrachteten Fläche und $T(\lambda, x)$ die spektrale Transmission des lichtleitenden Mediums am Ort x sind (Endler 1990). Für klare Luft und kurze Distanzen (hier im natürlichen Verhaltenskontext im Zentimeter- bis Dezimeterbereich) sind die Filtereigenschaften des Mediums zu vernachlässigen und damit ist

$$T(\lambda, x) = 1 \quad (2.2)$$

Auch der für die hier vorliegenden Verhältnisse unbedeutende Einfluß verschleiernenden Lichtes (Endler 1990) wird aus Gründen der Einfachheit weggelassen.

Das Spektrum der Beleuchtung $A(\lambda)$ ist auch in terrestrischen Habitaten starken Einflüssen der Jahreszeit, Tageszeit, Wettersituation und der Habitatgeometrie unterworfen (z. B. Lythgoe 1979, Endler 1992, 1993, Chiao *et al.* 2000a,b). Sein Einfluß auf das Erscheinungsbild von farbigen Flächen kann vom Sehsystem vieler Tiere mehr oder weniger gut kompensiert werden, ein als Farbkonstanz bezeichnetes Phänomen (z. B. Menzel 1979, Menzel & Backhaus 1991, Osorio *et al.* 1997), das erst in jüngster Zeit bei Schmetterlingen erstmals nachgewiesen werden konnte (Kinoshita & Arikawa 2000).

Damit ist bei dem von einer gegebenen Fläche ausgehenden Farbreiz nur das Reflexionsspektrum $R(\lambda)$ der Fläche unabhängig von Umweltfaktoren oder den Bedingungen, unter denen ein farbiges Signal perzipiert wird (bei konstanter Geometrie von Beleuchtung und Beobachtung). Endler (1990) nennt daher das Reflexionsspektrum auch „inhärente Farbe“ eines Objektes, und es kann als eine Art Materialkonstante einer reflektierenden Fläche, wie etwa einem Musterelement eines Schmetterlingsflügels, angesehen werden. Das

Reflexionsspektrum eines Objekts ist damit die Grundlage für alle weiteren Analysen zur Farbigkeit dieses Objekts.

Der Begriff Farbe wird, je nach Autor und Kontext, für ganz unterschiedliche Phänomene verwendet. Mit „Farbe“ können das Reflexionsspektrum $R(\lambda)$ eines Objekts oder die von diesem Objekt ausgehende, das Auge erreichende Quantenstrahlung $Q(\lambda, x)$ bezeichnet sein. Genauso werden aber auch in einem Tier durch das Objekt ausgelöste neurophysiologische Zustände unterschiedlicher Natur und Integrationsebene bis hin zu abstrakten Farbempfindungen unbekannter neuronaler Repräsentation – etwa des Menschen – als Farbe bezeichnet. Im folgenden verwende ich den Begriff Flügelfarbe für das Reflexionsspektrum von Musterelementen der Flügel, die vom menschlichen Beobachter dadurch getrennt werden, daß sie in unterschiedliche menschliche Farbkategorien (weiß, schwarz, orange und die grau-braune Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten sowie orange, braun und ggf. blau der Flügeloberseiten) fallen oder für diese menschlichen Farbkategorien der Flügelmusterelemente. Der Begriff Farbe kann zuweilen auch in anderen Bedeutungen eingesetzt werden, wobei sich die Bedeutung jeweils aus dem Kontext ergibt.

2.2.2 Messung von Reflexionsspektren

Meßbereich

Die Bestimmung der Flügelfarben erfolgte durch Messung der spektralen Reflexion $R(\lambda)$ unabhängig vom menschlichen Sehen mit einem Spektroradiometer. Die Messungen deckten den UV- und den sichtbaren Bereich (300 nm bis 680 nm) ab. Dies ist der Bereich, in dem aus der Kombination von natürlich vorhandenem Licht (Untergrenze ca. 300 nm; siehe auch Abb. 2.4, Seite 36) (Henderson & Hodgkiss 1963, Henderson 1970, CIE 1971) und der spektralen Empfindlichkeit der Photorezeptoren von Schmetterlingen (Obergrenze bei ca. 700 nm) Sehen bei Schmetterlingen grundsätzlich möglich ist (z. B. Bernard 1979, Menzel 1979, Eguchi *et al.* 1982, Matic 1983, Arikawa *et al.* 1987, Steiner *et al.* 1987, Bernard & Remington 1991, Shimohigashi & Tominaga 1991, Kinoshita *et al.* 1997).

Polarisation

Eine weitere Eigenschaft des Lichts, seine Polarisation, d. h. die Schwingungsebene des E -Vektors, beeinflußt das Sehen vieler Vertebraten, aber vor allem Evertrebraten und wird oft als eigene Sinnesqualität wahrgenommen (Nilsson & Warrant 1999). Bei Schmetterlingen wurde bisher nur für *Papilio* ein Einfluß der Polarisation des Lichts auf das Sehen nachgewiesen. *Papilio* ist zu echtem Farbsehen (nach der Definition von Menzel 1979) befähigt (Kelber & Pfaff 1999), wobei die Polarisation von Licht mit dem Farbsehsystem interferiert und dadurch „Falschfarben“ erzeugt (Kelber 1999). Es ist eher unwahrscheinlich – aber bisher nicht untersucht –, daß bei Lycaeniden ähnliche morphologische Verhältnisse wie bei den Photorezeptoren von *Papilio* vorliegen und damit ein entsprechender Einfluß der Polarisation von Licht auf die Wahrnehmung von Farben gegeben ist. Nachdem die hier betrachteten Flügel von *P. icarus* aber kaum Glanz aufweisen, sondern diffus reflektieren, reflektieren sie wohl nicht-polarisiertes Licht bzw. depolarisieren reflektiertes, polarisiertes Himmelslicht. Die Polarisation wird daher im folgenden nicht weiter betrachtet.

Geometrie

Der geometrische Aufbau bei der Messung der spektralen Reflexion muß möglichst nahe die Umstände nachempfinden, unter denen das Objekt unter natürlichen Bedingungen gesehen wird, da diese das Erscheinungsbild beeinflussen (Endler 1990). Besonders wichtig ist die Wahl der richtigen Beleuchtungsgeometrie bei der Vermessung von Strukturfarben oder von Oberflächen mit einer ausgeprägten Struktur, wie sie etwa schuppenbedeckte Schmetterlingsflügel darstellen, da sie maßgeblich das Meßergebnis bestimmen kann (z. B. Vukusic *et al.* 1999, Gupta *et al.* 1989, Vukusic *et al.* 2001b). Die Beleuchtung kann diffus oder direkt sein. Diffuse Beleuchtung herrscht in aquatischen Systemen vor und kann in terrestrischen Systemen in Waldhabitaten, innerhalb dichter Vegetation sowie in offenen Habitaten unter Bewölkung vorherrschen. In offenen terrestrischen Habitaten ist aber meist das direkte Sonnenlicht maßgeblich für die Beleuchtung von Objekten und dominiert aufgrund seiner hohen Intensität immer, wenn es einen Fleck direkt beleuchtet (Endler 1993, z. T. eigene Messungen). Die gewählte direkte Beleuchtung (Lichtbündel mit kleiner numerischer Apertur $N.A.$) bei der Spektroradiometrie kommt damit den natürlichen Verhältnissen nahe. Die Imagines von *Polyommatus icarus* sind bevorzugt bei warmem, sonnigem Wetter im direkten Sonnenlicht offener Habitats aktiv (Ebert & Rennwald 1993, Tillmanns 1995, Järemo Jonson *et al.* 1998, Tolman & Lewington 1998). Die Bindung an hohe Lichtintensitäten spiegelt sich auch in Aspekten der Sehphysiologie wider. Die Pupillenreaktion der Augen von *Polyommatus icarus* ist an die sehr hohen Lichtintensitäten bei diesen Bedingungen angepaßt (Järemo Jonson *et al.* 1998).

Bei den Messungen wurde nur das direkte, vom Flügel in einen kleinen Raumwinkel reflektierte Licht erfaßt. Dies entspricht weitgehend den natürlichen Verhältnissen, unter denen visuelle Signale gesehen werden. Auch Ommatidien sehen, abhängig von Facetendurchmesser und Abstand zum Objekt, nur einen sehr kleinen Winkelbereich des von einem Objekt reflektierten Lichts (Land 1997).

Versuchsaufbau

Die Flügel wurden vom distalen Flügelsende her unter einem Winkel von 45° zur Flügelebene beleuchtet (Abb. 2.3). Um eine einheitliche und reproduzierbare Geometrie der Beleuchtung zu erhalten, wurden die Flügel für die Messungen so angeordnet, daß der beleuchtende Lichtstrahl bei Projektion in die Flügelebene parallel zu dem mehr oder weniger geraden Hinterrand der Flügel verlief. Das beleuchtende Lichtbündel war auf die Schärfeebene der Beobachtungs- und Meßoptik fokussiert ($N.A. = 0,07\text{--}0,09$). Die Flügel wurden dann für die Messung in diese Ebene gebracht. Als Lichtquelle diente eine Xenon-Hochdruck-Kurzbogenlampe (Osram XBO 75W/2 OFR) in einem Lampenhaus (Oriol 60000 mit Oriol 60005 Reflektor) mit Quarz-Kondensor ($F/1,5$; Oriol 68806) und stabiler Stromquelle (Oriol 68806). Dieser Lampentyp liefert ein intensives Licht mit einem kontinuierlichen Spektrum im benötigten Wellenlängenbereich und ist auch aus einer Reihe technischer Gründe am besten für diesen Typ von Messungen geeignet (Spikes 1983, Endler 1990, Anonymus 1996c, 1999c). Das Licht wurde in einen Lichtleiter (Flüssigkeitslichtleiter Oriol 77554; optischer Durchmesser 3,0 mm; Länge 1 m; bzw. Quarzlichtleiter Oriol 77600UVS mit $600\text{ }\mu\text{m}$ Dickkernfaser; Länge 2 m; Oriol 77800 Faseroptik-Einkopplung mit Quarzlinse $F/2,0$) eingekoppelt und anschließend mit einer Optik (Oriol 77646 mit Quarzlinse Oriol 3-41250; $f = 75\text{ mm}$) in die Schärfeebene der Meßoptik fokussiert. Vor dem Lichtleiter befand sich nach Bedarf ein Wasserfilter (Oriol 61945) zur

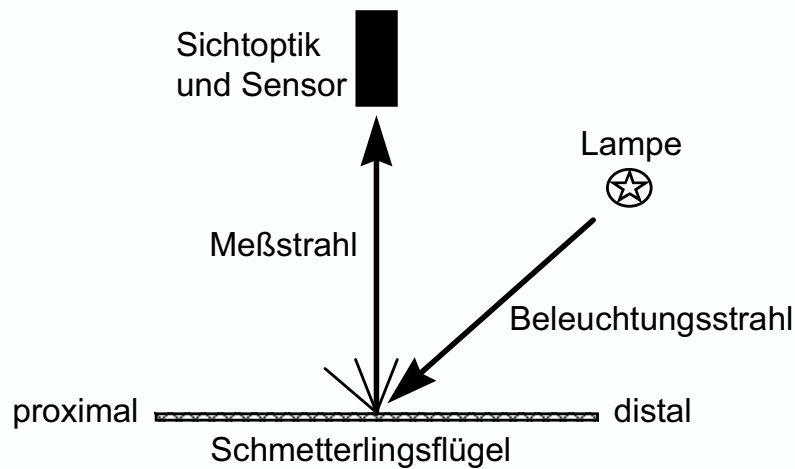


Abb. 2.3: Schemazeichnung des Versuchsaufbaus zur Messung der spektralen Reflexion von Schmetterlingsflügeln. Der Flügel wurde von einem Lichtstrahl unter einem Winkel von 45° zum Meßstrahl beleuchtet. Mit der Sicht- und Meßoptik wurde der Flügel betrachtet. Nur von der Meßstelle direkt in diese Optik reflektiertes Licht wurde gemessen. Im allgemeinen wurde aus einer Richtung senkrecht zum Flügel gemessen. Für Messungen (der blauen Strukturfarben) aus anderen Winkeln wurde der Flügel um eine durch den Meßfleck verlaufende Achse geschwenkt, die senkrecht zur Zeichenebene stand.

Reduzierung der Wärmestrahlung.

Die Beobachtung der Meßstellen und die Messung der Reflexionsspektren erfolgten senkrecht zur Flügelebene ($N.A. = 0,14\text{--}0,15$). Im Objekt betrug der Durchmesser des runden Meßflecks je nach gewählter Vergrößerung 0,11 mm bis 0,21 mm, was nur einigen wenigen Flügelschuppen entspricht (je nach Flügelbereich, Falter- und Flügelschuppengröße und verwendeter Vergrößerung ca. 2–10 Schuppen). Es konnten damit auch die kleinsten Flügelmusterelemente getrennt vermessen werden. Nur bei gezielten Untersuchungen zum Einfluß der Beleuchtungs- und Beobachtungsrichtung wurden auch andere Winkel verwendet, was aber dann bei den Ergebnissen angegeben wird.

Die verwendete Sichtoptik (mit Lichtleiter; Oriel 77184) erlaubte die direkte Beobachtung der zu vermessenden Probe und des Meßflecks. Ein mit Verlängerungstuben an der Sichtoptik montiertes Quarz-Mikroskopobjektiv (Zeiss Ultra-Fluar 10/0,20) entwarf ein reelles Bild des Objekts auf Höhe eines Umlenkspiegels in der Sichtoptik. Im Zentrum der Bildebene (und des Umlenkspiegels) befand sich das Ende eines Lichtleiters (Durchmesser des Faserbündels 0,6 mm), der das auf ihn fallende Licht zu einem Spektrographen (Oriel 77400 MS125 Spectrograph; $f = 125$ mm; $F/3,7$; Gitter Oriel 77416 mit 400 Linien/mm, 450 nm Blaze) leitete. Das Bild konnte in der Sichtoptik betrachtet werden, wobei das Lichtleiterende einen schwarzen Punkt im Zentrum bildete und den Meßfleck bezeichnete. Der Spektrograph bildete das durch den Lichtleiter der Sichtoptik einfallende Licht in sein Spektrum zerlegt auf einem Photodiodenarray (Oriel InstaSpec II mit 1024 Elementen; temperaturstabilisiert) ab. Die Steuerung des Diodenarrays und die Datenaufnahme erfolgten von einem Personalcomputer aus mit Hilfe der zum Diodenarray gehörenden Einsteckkarte und Software (InstaSpec II Version 2.23). Da sich die Angaben

der Firma Oriel zur Wellenlängenkalibrierung des Spektrographen als nicht ganz korrekt herausstellten, kalibrierte ich das System mit den Quecksilber-Spektrallinien im Spektrum der Raumbeleuchtung (Leuchstoffröhre Osram L58W/25) und den bei [Sansonetti et al. \(1996\)](#) angegebenen Daten. Die spektrale Reflexion wurde in dem für die biologische Fragestellung relevanten Bereich von 300 nm bis 680 nm mit einer Auflösung von ca. 0,5 nm gemessen, d. h. ein einziges aufgenommenes Spektrum bestand aus 775 Datenpunkten. Das Spektroradiometer lieferte auch noch Daten außerhalb der Grenzen dieses Meßbereichs (259–758 nm), die aber aus physikalischen Gründen und wegen diverser technischer Limitierungen mit zunehmender Entfernung von den gewählten Grenzen immer stärker fehlerbehaftet waren. Die spektrale Reflexion $R(\lambda)$ (in Prozent) wurde relativ zu einem Weißstandard (Labsphere Spektralon 99; > 99 % Reflexion im gemessenen Wellenlängenbereich) gemessen und berechnet sich nach der Formel

$$R(\lambda) = 100 \% \times \frac{I(\lambda)}{I_0(\lambda)} \quad (2.3)$$

wobei $I_0(\lambda)$ die vom Spektroradiometer gemessene Intensität des vom Weißstandard reflektierten Lichts ist und $I(\lambda)$ die Intensität des vom Flügelfleck reflektierten Lichts. Während der Messungen des Weißstandards verschob ich diesen in der Fokusebene. Bei den sehr kleinen Meßflecken können so lokale Schwankungen in den Reflexionseigenschaften des – zur Erlangung Lambertscher Reflexionseigenschaften kleinräumig strukturierten ([Young 1997](#)) – Weißstandards ausgeglichen werden, da das Diodenarray während der Meßzeit auffallendes Licht integriert. Messungen des Hintergrundsignals und des Weißstandards wurden regelmäßig durchgeführt, um Fehler durch eine Drift der Lichtquelle oder des Sensors zu vermeiden. Die Flügel waren bei den Reflexionsmessungen auf schwarzem Samt montiert, um Störungen durch Streulicht zu minimieren. Der Raum mit dem Spektroradiometer war während der Messungen abgedunkelt. Die Flügel faßte ich nur mit einer spitzen Pinzette an der unmittelbaren Flügelbasis, einem Bereich, von dem keine Reflexionsmessungen genommen wurden.

Datenaufnahme

Die für die Untersuchungen des Einflusses der Raupennahrung auf die Flügelfarben und die als Attrappen verwendeten Falter wurden innerhalb weniger Stunden nach dem Schlupf, aber möglichst bald nach dem Aushärten der Flügel, durch Tiefrieren (ca. $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) getötet. Sie blieben bis zur späteren Verwendung in Pergamintüten im Tiefkühlschrank. Die Tiere waren ggf. vor dem Einfrieren kurz mit Blausäuredämpfen oder CO_2 betäubt worden, was keine meßbare Auswirkung auf die Flügelfarben hatte. Die Herstellung der Attrappen ist in Kap. 2.3 auf Seite 40 beschrieben. Die Flügelfarben der Attrappen wurden im allgemeinen erst nach dem Einsatz im Verhaltensversuch gemessen.

Reflexionsspektren maß ich von einzelnen Flügelmusterelementen gesondert für die für den Menschen am Flügel unterscheidbaren Farbkategorien. Zur Erfassung der Flügelfarben eines Individuums wurden im allgemeinen die Farben nur eines Flügels gemessen. Es zeichnete sich schon früh das Vorhandensein eines Gradienten der UV-Reflexion auf der Unterseite der Vorderflügel ab, während die Hinterflügel einheitlicher gefärbt waren. Auf den Unterseiten der Hinterflügel waren die Musterelemente und die Farben meist deutlicher ausgeprägt als auf den Vorderflügeln, wo diese oft „verwaschener“ erschienen. Um unerwünschte Einflüsse dieser Faktoren auf die Charakterisierung der Flügelfarben zu

vermeiden, vermaß ich vor allem Hinterflügel. In den meisten natürlichen Haltungen der lebenden Falter ist von der Vorderflügelunterseite allenfalls der vordere Rand gut sichtbar, weil die posterioren Teile vom Hinterflügel verdeckt werden. Also liefern die Vorderflügelunterseiten unter den meisten Bedingungen wenig Information für Signalempfänger, was die Beschränkung der Messungen auf die Hinterflügel auch aus funktioneller Sicht rechtfertigt. Schließlich legen auch die chemischen Befunde nahe, daß in Hinsicht auf die Flavonoide die Hinterflügel viel bedeutsamer sind (Schittko 1997, Schittko *et al.* 1999, Kornmaier 1999). Insbesondere in die Auswertungen zum Einfluß des Raupenfutters auf die Flügel Farben gingen nur die Daten von Hinterflügeln ein.

Von jedem vermessenen Flügel nahm ich für jede der für den Menschen unterscheidbaren Farbkategorien (schwarz, weiß, orange und Hintergrund auf den Flügelunterseiten; braun und orange auf den Oberseiten) mehrere Reflexionsmessungen an verschiedenen Stellen des Flügels vor. Dies waren üblicherweise Messungen an jeweils fünf Stellen für schwarz, orange und braun sowie Messungen an jeweils zehn Stellen von weiß und Hintergrund. Da aufgrund natürlicher, individueller Variabilität vor allem die orangefarbenen Flecken auf den Flügeloberseiten nicht immer in ausreichender Zahl und Größe vorhanden waren (vgl. auch Robertson & Young 1984, 1987), konnte unter Umständen nicht für jedes Individuum dieser komplette Satz von Reflexionsmessungen vorgenommen werden. Es waren recht kleine Meßflecken nötig, um bei den kleinen Musterelementen der Flügel jede Farbe getrennt erfassen zu können. Bedingt durch die kleinen Meßflecken war allerdings die Variation zwischen den Einzelmessungen einer Farbe und eines Flügels groß. Lokale Unterschiede in der Neigung der nicht planen, sondern reliefartig gewölbten Flügelfläche und in der Lage und Ausrichtung der Schuppen sorgten für unvermeidbare und durch das Meßobjekt bedingte Unterschiede der Einzelmessungen eines Flügels. Da diese aber bei allen Objekten auftraten, sollten sie durch die Mittelung der Mehrfachmessungen ausgeglichen werden.

Für jedes einzelne Spektrum wurden das Individuum, der Flügel, die Flügelseite, das Flügelmusterelement (Lokalisierung auf dem Flügel), der exakte Versuchsaufbau, eventuelle Besonderheiten und die menschliche Farbkategorie protokolliert. Diese Daten wurden zusammen mit Angaben zur Lebensgeschichte der Individuen in einer Datenbank (Microsoft Access 7.0) erfaßt, die die schnelle und eindeutige Rückverfolgung jedes einzelnen Reflexionsspektrums ermöglichte. Aus dieser Datenbank konnten Gruppen von Reflexionsspektren nach Kombinationen beliebiger Kriterien gesucht und für weitere Analysen automatisch von einem in Borland Delphi 4.0 selbstgeschriebenen Programm geöffnet werden.

Irisierende Blaufärbung der Männchen

Mit einem etwas abgeänderten Versuchsaufbau bestimmte ich die spektrale Reflexion der blauen, irisierenden Flügeloberseite von Männchen bei verschiedenen Meßwinkeln. Als irisierend werden Farben bezeichnet, die je nach Beobachtungswinkel unterschiedlich erscheinen (Land 1972). Im Unterschied zum oben beschriebenen Versuchsaufbau setzte ich eine UV-durchlässige Quarzlinse ($f = 32$ mm) anstatt des Mikroskopobjektivs ein. Dadurch konnte mit einem größeren Meßfleck ($\varnothing 1,5$ mm) und mit einem größeren Abstand zwischen Meßoptik und Flügel gemessen werden. Die Beleuchtung erfolgte unter einem konstant gehaltenen Winkel von 45° zur Meßrichtung von der apikalen Seite des Flügels her. Um Messungen aus verschiedenen Winkeln zum Flügel vorzunehmen, wurde

der Flügel um eine Achse in der Flügелеbene geschwenkt, die senkrecht zur Beleuchtungsrichtung stand (vgl. Abb. 2.3). Dabei veränderten sich also sowohl die Meß- als auch die Beleuchtungsrichtung. Auf natürliche Verhältnisse übertragen entspricht dies beispielsweise einem ortsunveränderlichen Beobachter mit festem Winkel zur Sonne, der den bewegten Schmetterlingsflügel unter verschiedenen Winkeln zu sehen bekommt. Der Weißstandard wurde in derselben Weise geschwenkt wie der Flügel. Die Referenzmessungen am Weißstandard und die Messungen am Flügel wurden jeweils unter demselben Winkel vorgenommen.

2.2.3 Hauptkomponentenanalyse von Reflexionsspektren

Reflexionsspektren stellen komplexe Datensätze dar. Jede Einzelmessung liefert nicht allein einen Datenpunkt, sondern eine große Zahl (hier: 775) Datenwerte, die voneinander, vor allem auch im statistischen Sinn, nicht unabhängig sind. Werden dann noch, wie im vorliegenden Fall, am selben Objekt (Individuum) zahlreiche Meßwiederholungen vorgenommen und zahlreiche Objekte als Replikate einer Klasse (hier: Futterbehandlung) verglichen, so erfordert die Analyse solcher Datensätze einen nicht unerheblichen statistischen Aufwand.

Hauptkomponentenanalyse von Spektraldaten

In letzter Zeit wird zunehmend die Hauptkomponentenanalyse zur Analyse von Spektraldaten eingesetzt (z. B. Young 1986, Bakker & Arnold 1993, Cronin *et al.* 1997, Cuthill *et al.* 1999, Chiao *et al.* 2000a, Grill & Rush 2000). Es handelt sich dabei um eine mathematische Methode, die die oft beträchtliche Datenmenge auf eine kleine Anzahl von Variablen pro Spektrum reduziert. Diese durch Datenreduktion neu gewonnenen Variablen können dann in statistischen Tests, wie etwa der multivariaten Varianzanalyse (MANOVA), eingesetzt werden (Kim & Mueller 1978a,b, Chatfield & Collins 1980, Cuthill *et al.* 1999).

Die Hauptkomponentenanalyse hat den Vorteil, unabhängig von allen Annahmen zur Sehphysiologie und neuronalen Verarbeitung der beteiligten Organsimen zu sein. Sie erleichtert nur den statistischen Vergleich von Spektren. Da diese Methode später noch ausführlich diskutiert wird, soll sie hier kurz vorgestellt werden. Weitergehende Details zum Einsatz der Hauptkomponentenanalyse bei Spektren finden sich z. B. bei Endler (1990) und Cuthill *et al.* (1999), mehr Informationen zur Hauptkomponentenanalyse allgemein z. B. bei Kim & Mueller (1978a,b) sowie Chatfield & Collins (1980).

Einführung in die Hauptkomponentenanalyse

Als Ausgangsdaten startet man mit n Spektren, die Meßwerte für eine Anzahl i aufeinanderfolgender Wellenlängenintervalle umfassen. Diese Wellenlängenintervalle kann man umgekehrt auch als i Variablen betrachten, für die jeweils n Meßwerte vorliegen. Diese Variablen sind üblicherweise hochkorreliert, da die meisten biologischen Objekte Licht sehr breitbandig reflektieren oder absorbieren. Die Idee der Hauptkomponentenanalyse ist nun, die i abhängigen Variablen durch lineare Kombinationen in i neue, aber zueinander orthogonale Variablen (die Hauptkomponenten) zu transformieren. Jede Hauptkomponente ist dabei nur eine gewichtete, lineare Summe der Ausgangsdaten und nicht

etwa eine statistische Zusammenfassung auf Basis einer als zugrundeliegend vermuteten Verteilungsfunktion. Die i Meßwerte eines Spektrums werden bei dieser Operation in i Hauptkomponentenwerte (Faktorwerte der Hauptkomponenten) umgewandelt. Die Hauptkomponenten werden nacheinander so ausgewählt, daß eine jede die größtmögliche, noch verbliebene Variabilität aus der Datenmatrix extrahiert.

Bei Reflexionsspektren erklären im allgemeinen bereits die ersten drei Hauptkomponenten etwa 95 % der in den Spektren vorliegenden Variabilität (Endler 1990, Cuthill *et al.* 1999, siehe unten). So können beispielsweise diese ersten drei Hauptkomponenten (oder genauer die Faktorwerte dieser Hauptkomponenten) für statistische Analysen verwendet werden. In unserem Fall wäre das beispielsweise ein Vergleich zwischen unterschiedlichen Futterbehandlungen. Dabei ist zu beachten, daß nur der von diesen Hauptkomponenten extrahierte Anteil der Variabilität der Ausgangsdaten in die statistische Analyse eingeht. Es geht also Information verloren, wobei üblicherweise unterstellt wird, daß dieser geringe Verlustbetrag (bei Spektraldaten und Verwendung von drei Hauptkomponenten erfahrungsgemäß $< 5\%$ für das Ergebnis ohne Belang ist).

Die Hauptkomponenten sind abstrakte Konstrukte, deren Bedeutung in den sogenannten Koeffizienten der Hauptkomponenten zu finden ist. Letztere sind die Werte, mit denen die Ausgangsmeßwerte in die Hauptkomponenten transformiert wurden. Ihr Vorzeichen und ihre Größe geben Aufschluß über den Zusammenhang der Hauptkomponenten mit den Ausgangsdaten. Wenn beispielsweise eine Hauptkomponente einheitlich große, positive Koeffizienten bei kurzen Wellenlängen hat und einheitlich große, aber negative Koeffizienten bei langen Wellenlängen hat, so wird diese Hauptkomponente ein differentielles Maß für die Reflexion von kurzwelligem Licht im Vergleich zur Reflexion von langwelligem Licht sein.

Wie dargestellt wird bei einer Hauptkomponentenanalyse der allergrößte Anteil der in einer Vielzahl von Ausgangsvariablen vorhandenen Variabilität extrahiert und in nur wenigen neuen Variablen, den Hauptkomponenten, abgebildet. Auf diesem Prinzip basiert auch eine der Hauptanwendungen der Hauptkomponentenanalyse, der Einsatz als Ordinationsverfahren, um Ähnlichkeiten oder Gruppen in umfangreichen, komplexen und vieldimensionalen Datensätzen aufzudecken (Anonymus 1999a). Dies kann auch im Sinne eines *data mining* zur Hypothesenbildung erfolgen. Hier standen allerdings Tests bestehender Hypothesen – der Vergleich von Futterbehandlungen – im Vordergrund. Praktisch kann die Ordination durch die graphische Abbildung der komplexen Variabilität der Spektren in einem Raum reduzierter Dimensionalität erfolgen. Dazu werden beispielsweise die Faktorwerte der ersten zwei Hauptkomponenten in einem Streudiagramm gegeneinander aufgetragen. Einander ähnliche Einheiten (hier Reflexionsspektren) werden in solchen Ordinationsdiagrammen näher beieinander liegen als andere und sich gegebenenfalls als Gruppe absetzen, das heißt, sie werden „Cluster“ bilden. Um Einblicke in die Variabilität der Reflexionsspektren innerhalb und zwischen den Futterbehandlungen zu erhalten trug ich deshalb die Faktorwerte der ersten zwei Hauptkomponenten aus jeder Hauptkomponentenanalyse gegeneinander auf. Es waren diese Faktorwerte, die dann, für die ersten drei Hauptkomponenten, in MANOVAs getestet wurden (siehe unten). Die Ordinationsdiagramme bieten also die Möglichkeit, die Ausgangsdaten der MANOVAs zu illustrieren. Bei der Auftragung verwendete ich aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit allerdings die Mittelwerte der Faktorwerte eines jeden Individuums. Somit entspricht jeder Datenpunkt in den Ordinationsdiagrammen einem Individuum und faßt die Meßwiederholungen (im allgemeinen fünf oder zehn Reflexionsspektren von einer Flügelfarbe) an diesem In-

dividuum zusammen.

Berechnung der Hauptkomponenten

Vor der Hauptkomponentenanalyse reduzierte ich die Auflösung der ursprünglich aus je 775 Punkten (300–680 nm) bestehenden Spektren durch Berechnung der Mittelwerte von 10-nm-Intervallen. Dadurch reduzierte sich jedes Spektrum auf 38 Datenpunkte. Mittelwerte gaben meine Daten besser wieder als Mediane, und es gab keine Ausreißer, die problematisch gewesen wären. Da die Flügelfarben alle recht glatte Reflexionsspektren besaßen, hatte dieser Schritt keine negativen Auswirkungen auf die Hauptkomponentenanalyse, erleichterte aber die praktische Durchführung der Berechnungen außerordentlich (vgl. [Cuthill et al. 1999](#)). Die originalen und die reduzierten Daten waren fast identisch, wie die visuelle Inspektion aufgezeichneter Spektren ergab.

Ich analysierte die mittlere Reflexion als Intensitätsmaß (berechnet als arithmetisches Mittel aller Werte eines Spektrums) und die Form der Spektren getrennt, wie es [Endler \(1990\)](#) als elegante Methode vorschlug und [Cuthill et al. \(1999\)](#) erstmals durchführten. Daher subtrahierte ich von jedem Spektrum seine mittlere Reflexion und verwendete nur die derartig standardisierten Spektren in der Hauptkomponentenanalyse.

Hauptkomponentenanalysen verwendete ich vorrangig mit dem Ziel, die Form von Spektren zwischen Behandlungsgruppen zu unterscheiden. Ich unterschied dabei zwei Klassen von Behandlungsgruppen (Raupe auf verschiedenen Kunstfutterzubereitungen aufgezogen; Raupe mit natürlicher Pflanzennahrung aufgezogen), für die ich die Hauptkomponentenanalysen getrennt voneinander durchführte. In die einzelnen Hauptkomponentenanalysen gingen jeweils alle Einzelspektren einer Flügelfarbe (weiß, schwarz, orange oder Hintergrundfärbung der Unterseiten bzw. braun oder orange der Oberseiten) und einer Klasse von Behandlungsgruppen ein. Es fand weder eine Vorauswahl noch ein Weglassen von „Ausreißern“ statt. Die aus einer Hauptkomponentenanalyse resultierenden Hauptkomponentenwerte können durch das Weglassen oder Hinzufügen nur einiger weniger Fälle (d. h. hier Spektren) stark verändert werden. Zudem können die Hauptkomponentenwerte aus verschiedenen Hauptkomponentenanalysen nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden ([Kim & Mueller 1978b](#), [Chatfield & Collins 1980](#), [Endler 1990](#), [Cuthill et al. 1999](#)). Deshalb wurden die Hauptkomponentenanalysen mit genau den Spektren durchgeführt, die später durch eine ANOVA oder MANOVA analysiert wurden. Es wurden einheitlich in allen Analysen drei Hauptkomponenten extrahiert, bei Rotation der Korrelationsmatrix nach dem Varimax-Verfahren ([Anonymus 1999a](#)).

2.2.4 Statistische Analyse der Hauptkomponenten

Die mittlere Reflexion der Spektren (als Maß für die Intensität) und die Hauptkomponentenwerte der standardisierten Spektren (als Maß für die Form der Spektren) analysierte ich getrennt, erstere durch Varianzanalyse (ANOVA) und letztere durch multivariate Varianzanalyse (MANOVA) ([Anonymus 1999a](#)). Die Analysen erfolgten getrennt für jede Farbkategorie und für die beiden Klassen von Behandlungsgruppen „natürliches Futter“ und „Kunstfutter“. Das MANOVA-Design für die Ansätze mit natürlichem Futter war eine dreifaktorielle MANOVA mit Meßwiederholungen und mit den Zwischen-Gruppen-Faktoren Pflanzenart (mit den fünf Futterpflanzenarten) und Pflanzenorgan (mit den zwei Stufen Blüte und Blatt) sowie den drei ersten Hauptkomponenten als Inner-Gruppen-

Faktor. Das Design für die Kunstfutteransätze war eine zweifaktorielle MANOVA mit Meßwiederholungen und mit dem Zwischen-Gruppen-Faktor Futter (mit den fünf Kunstfutterbehandlungen) und den drei ersten Hauptkomponenten als Inner-Gruppen-Faktor. Bei beiden Designs lagen feste Effekte vor, und für jedes Individuum wurden alle einzelnen Reflexionsspektren als Meßwiederholungen gewertet.

Ergaben sich bei einer ANOVA mit mittleren Reflexionen oder bei einer MANOVA mit Hauptkomponentenwerten globale Signifikanzen, so lokalisierte ich signifikante Unterschiede weiter mittels *post-hoc*-Tests. Dabei untersuchte ich den Beitrag der Zwischen-Gruppen-Faktoren Pflanzenart und Pflanzenorgan bzw. Kunstfuttertyp. Bei den MANOVAs untersuchte ich auch den Beitrag der einzelnen Hauptkomponenten. Nicht weiter verfolgt wurden Unterschiede zwischen Individuen, die sich zwar aufgrund des Designs (mit Meßwiederholungen) hochsignifikant aufzeigen ließen, aber für meine Fragestellungen nicht relevant waren. Als *post-hoc*-Test wählte ich den Scheffé-Test, der auch bei den hier vorliegenden, manchmal ungleichen Stichprobenumfängen (siehe Seite 30) erlaubt ist. Er gilt zudem als robust und sehr konservativ und ist wenig empfindlich gegenüber ungleichen Varianzen (Sachs 1997).

2.2.5 Andere Vergleichsverfahren für Spektren

Mittelwertspektren mit Konfidenzintervallen

Eine alternative Methode, um Gruppen von Spektren zu vergleichen, ist der Einsatz von Mittelwertspektren und der Konfidenzintervalle dieser Mittelwerte. Die Berechnung dieser Werte ist einfach und leicht durchzuführen. Bei einer gegebenen Gruppe von n Spektren aus jeweils i Datenpunkten (Meßwerten bei der Wellenlänge λ_i) berechnet man das arithmetrische Mittel und den Standardfehler des Mittels für jede Wellenlänge λ_i . Multiplikation des tabellierten Wertes von Students t für $n - 1$ Freiheitsgrade bei einem gewählten Wahrscheinlichkeitsniveau P , z. B. $P = 95\%$, mit dem Standardfehler ergibt das Konfidenzintervall des Mittelwerts für jedes λ_i , und damit erhält man insgesamt einen Konfidenzbereich für das ganze Spektrum (Sokal & Rohlf 1981, Sachs 1997). Wenn die Konfidenzintervalle von zwei Gruppen von Spektren nicht überlappen, kann man die Nullhypothese, daß die parametrischen (= Populations-)Mittelwerte der beiden Gruppen gleich sind, auf dem Wahrscheinlichkeitsniveau P ablehnen (wenn für beide Gruppen $n > 10$ gilt) (Sachs 1997).

Ich berechnete zwei Typen von Mittelwertspektren. Zum einen wurden alle einzelnen Reflexionsspektren einer Farbkategorie eines Individuums (z. B. alle Messungen an schwarzen Flecken) gemittelt, was ich im folgenden als Individuenmittel bezeichne. Aus diesen Individuenmittelwertsspektren aller weiblichen Individuen einer Futterbehandlung wurde dann, für jede Farbkategorie getrennt, das Mittelwertspektrum der Futterbehandlung mit Konfidenzintervallen berechnet. Entsprechend ergibt sich die Anzahl der Freiheitsgrade für die Individuenmittel aus der Anzahl der Einzelmessungen einer Farbkategorie an diesem Individuum und für die Mittelwertsspektren der Futterbehandlungen aus der Anzahl der Individuen, für die ein Individuenmittel bestimmt wurde.

Quantenfang

Die so gewonnenen Konfidenzintervalle lassen sich auch in abgeleiteten Maßen für Farbe einsetzen. Um dies zu demonstrieren, berechnete ich die Anzahl absorbierten Lichtquanten

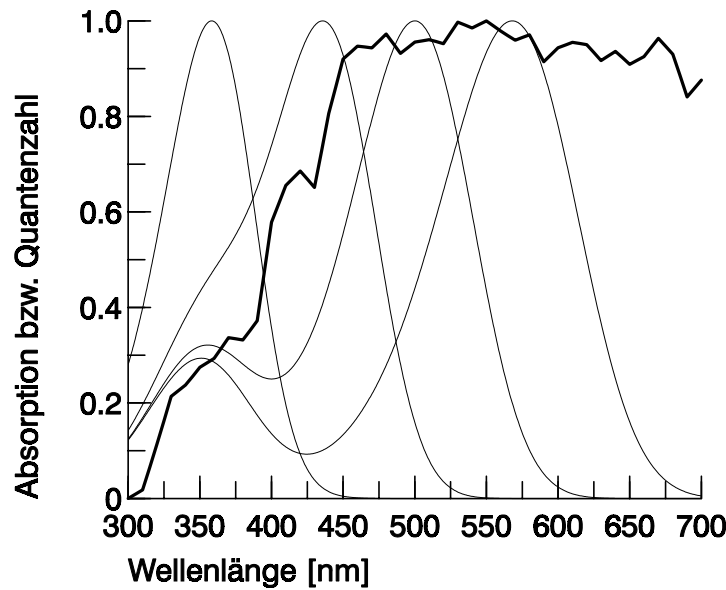


Abb. 2.4: Normalisierte spektrale Absorption der vier hypothetischen Photorezeptoren (dünne Linien; λ_{max} bei 360 nm, 437 nm, 500 nm und 568 nm) und die normalisierte, spektrale Quantenverteilung des generalisierten Tageslichts CIE D65 (dicke Linie), die zur Berechnung des Quantenfangs verwendet wurden.

(Quantenfang, *quantum catch*) in hypothetischen Photorezeptoren (Bernard & Remington 1991, Kinoshita & Arikawa 2000) für Mittelwertspektren und ihre Konfidenzintervalle. Mittelwertspektren der Reflexion der Flügelfarben mit ihren Konfidenzintervallen können so in Mittelwerte des Quantenfangs mit Konfidenzintervallen übersetzt werden. Der Quantenfang $Q_n(\lambda)$ eines Photorezeptors n , der einen mit Tageslicht beleuchteten Flügel sieht, berechnet sich nach der Formel

$$Q_n(\lambda) = \int Q(\lambda) \times S_n(\lambda) d(\lambda) = \int A(\lambda) \times R(\lambda) \times T(\lambda) \times S_n(\lambda) d(\lambda) \quad (2.4)$$

wobei $Q(\lambda)$ die Quantenintensität des das Auge erreichenden Lichtes (siehe Gleichung 2.1) und $S_n(\lambda)$ das Absorptionsspektrum des Photorezeptors n sind (Endler 1990, Bernard & Remington 1991). Da für *P. icarus* keine experimentellen Daten zu den Photorezeptoren und ihren Empfindlichkeitsspektren publiziert sind, verwendete ich die für die stammesgeschichtlich am nächsten verwandten Schmetterlinge verfügbaren Literaturwerte. Als Absorptionsspektren der Photorezeptoren verwendete ich Rhodopsin-Nomogramme nach Stavenga *et al.* (1993) mit den Absorptionsmaxima (360 nm, 437 nm, 500 nm, 568 nm) von zwei *Lycaena*-Arten aus der Arbeit von Bernard & Remington (1991). Als Beleuchtungsspektrum kam das generalisierte Tageslichtspektrum CIE D65 (CIE 1971, Schanda 1997) nach Umrechnung in Quantenfluß und Normalisierung auf 1,0 zum Einsatz.

Kontrast

Der Kontrast m zwischen zwei benachbarten Objekten ist in der Sehphysiologie ein außerordentlich wichtiges Maß zur Beschreibung von räumlichen Mustern. Er ist durch die

Beziehung

$$m = \frac{I_{max} - I_{min}}{I_{max} + I_{min}} \quad (2.5)$$

definiert und beschreibt den relativen Intensitätsunterschied zwischen Musterelementen. I_{max} und I_{min} sind dabei die Intensitäten des helleren und dunkleren Musterelements. m ist eine dimensionslose Größe mit Werten zwischen 0 (kein Kontrast) und 1 (maximaler Kontrast) (Warrant & McIntyre 1993). Ich verwendete den wie oben (Gleichung 2.4) berechneten Quantenfang als Intensitätsmaß in Gleichung 2.5, um den Kontrast zwischen den Flügelfarben von *P. icarus* zu berechnen. Während ich beim Quantenfang für jeden der Photorezeptoren den Vergleich zwischen den Futterbehandlungen angestrebt hatte, sollte der Kontrast hier als Maß für den Intensitätsunterschied zwischen den verschiedenen Flügelfarben innerhalb einer Futterbehandlung dienen. Er wurde dabei auch wieder für jeden Photorezeptor getrennt berechnet.

2.2.6 Flavonoidnachweis *in situ* durch Fluoreszenz

Scott-Moncrieff (1932) und Ford (1941) entwickelten die erste Nachweismöglichkeit für Flavonoide *in situ* mit einer einfachen Färbereaktion. Starke Ammoniakdämpfe bewirken eine deutliche, reversible Gelbfärbung von Flavonoiden, die auch aus heutiger Sicht noch als spezifisch für Flavonoide angesehen werden kann (Nijhout 1991). Ursache ist eine starke bathochromatische Verschiebung (Verschiebung zu größeren Wellenlängen) der Absorptionsbanden durch Anlagerung des basischen Ammoniaks an die polyphenolischen und damit schwach sauren Flavonoide (Harborne 1991). Damit lassen sich Flavonoide, etwa in Schmetterlingsflügeln oder Blüten, auch noch in sehr geringer Menge nachweisen. Diese Methode ist allerdings eher für den qualitativen Nachweis und nicht für die quantitative Analyse von Flavonoiden *in situ* geeignet. Wenn die Flavonoide bereits gelb gefärbt sind oder durch andere Pigmente maskiert werden, muß dem Flavonoidnachweis mit Ammoniak eine Extraktion vorausgehen (Ford 1941, Nijhout 1991), was dann natürlich keine einfache Lokalisierung der Flavonoide im Flügel mehr darstellt.

Als alternative *in-situ*-Nachweismöglichkeit für Flavonoide in Schmetterlingsflügeln bot sich daher der Nachweis durch Fluoreszenz mit Hilfe von Naturstoffreagenz A an. Naturstoffreagenz A (Diphenylborsäure- β -aminoethylester-Komplex; Roth, Karlsruhe) entwickelt in Kombination mit Flavonoiden bei Beleuchtung mit UV-Licht eine intensive Fluoreszenz (Neu 1956, Markham 1989), die den Nachweis sehr geringer Flavonoidmengen ermöglicht und im Falle von Dünnschichtchromatogrammen auch quantitativ ausgewertet werden kann (Anonymus 1996b). Die Farbe des Fluoreszenzlichts reicht von grün über grüngelb und gelb bis orange und ist ein Indikator für die Struktur der vorhandenen Flavonoide (Neu 1956, Markham 1989). Ich besprühte die Flügelunterseiten von Schmetterlingen mit einer 1%igen methanolischen Lösung von Naturstoffreagenz A (Methanol HPLC-Qualität, Roth, Karlsruhe) und dokumentierte die sich entwickelnde Fluoreszenz im Sichtbaren photographisch. Die Beleuchtung erfolgte mit UV-Licht der Wellenlänge 366 nm aus einer UV-Handlampe zur Untersuchung von Dünnschichtchromatogrammen. Als Objektiv verwendete ich ein Nikon Mikro-Nikkor 105 mm $F/4,0$ in Kombination mit einem UV-Sperrfilter B&W 415 (Schneider, Kreuznach; nach Angaben des Herstellers Schott GG-400-Glas). Der Filter ließ nur Licht im sichtbaren Bereich passieren und verhinderte evtl. störende Einflüsse auf die Photographien durch das Anregungslicht. Als Filmmaterial kam der Diafilm Kodak Select Elitechrome 100 zum Einsatz.

Bei *P. icarus* verwendeten schon [Wiesen \(1993\)](#), [Schittko \(1997\)](#), [Kornmaier \(1999\)](#) und [Burghardt \(2000\)](#) das Naturstoffreagenz A zur Demonstration der Flavonoideinlagerung in die Flügel. Sie versuchten damit auch, die Flavonoide im Flügel zu lokalisieren. Nur ([Kornmaier 1999](#)) (in Zusammenarbeit mit mir) weist kurz auf mögliche Beschränkungen der Methode wegen einer möglichen Maskierung der Fluoreszenz des Naturstoffreagenz A durch die anderen Pigmente im Schmetterlingsflügel hin. Ich untersuchte deshalb auch, ob die Methode in der Lage ist, Flavonoide in allen Flügelteilen gleichermaßen nachzuweisen. Dazu besprühte ich die Flügelunterseiten auf Kunstfutter aufgezogener, flavonoidfreier Schmetterlinge mit Rutin (purum, Roth, Karlsruhe; 2 mg/ml in Ethanol), um die gesamte Oberfläche (!) der Flügelunterseiten mit einem Flavonoidüberzug zu versehen. Rutin hat praktisch das gleiche Absorptionsspektrum wie andere Quercetin-3-*O*-Glykoside (Abb. 1.2, Seite 8) und eignet sich daher sehr gut als Pigment für die Einfärbung von Attrappenflügeln. Diese Tiere wurden nun zusammen mit anderen flavonoidfreien Tieren (Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz) und flavonoidreichen Tieren, die Flavonoide aus einer natürlichen Nahrungsquelle (Blüten von *Lotus corniculatus*) sequestriert hatten, mit Naturstoffreagenz A besprüht. Anschließend betrachtete ich vergleichend die Fluoreszenz dieser Tiere.

2.2.7 UV-Photographie

Vor allem für taxonomische Zwecke sind UV-Photographien zahlreicher Schmetterlingsarten publiziert worden (z. B. [Lutz 1933](#), [Makino et al. 1952](#), [Mazokhin-Porshnyakov 1957](#), [Nekrutenko 1964, 1965](#), [Wienzek 1971](#), [Ferris 1973](#), [Silberglied & Taylor 1973](#), [Douwes 1976](#), [Rutowski 1977](#), [Silberglied & Taylor 1978](#), [Bowden & Kay 1979](#), [Rutowski 1981](#), [Eguchi & Meyer-Rochow 1983](#), [Schaider 1988](#), [Meyer-Rochow 1991](#), [Brunton et al. 1996](#), [Meyer-Rochow & Järvilehto 1997](#), [Majerus et al. 2000](#)). Auch für *P. icarus* existieren publizierte UV-Photographien ([Coutsis & Ghavalas 1996](#)). Vergleiche zwischen verschiedenen UV-Photographien, insbesondere wenn diese aus verschiedenen Arbeiten stammen, sind aber nur dann verlässlich möglich, wenn alle Herstellungsschritte der Aufnahmen (auch das Verarbeiten des Filmmaterials) weitestgehend standardisiert und dokumentiert wurden und eine Kalibrierung, z. B. in Form einer Grauskala, verfügbar ist ([Knüttel & Fiedler 2000](#)).

Ich visualisierte Flügelmuster von *P. icarus* im UV-Bereich mit Hilfe von UV-Photographien. Zum Einsatz kamen je nach Verfügbarkeit zwei verschiedene Kamerasysteme mit UV-durchlässigen Objektiven und Filtern, die nur für UV-Licht, nicht aber für sichtbares Licht transparent waren: Ein Pentax Asahi Ultra-Achromatic-Takumar 85 mm *F*/4, 5 in Kombination mit einem Schott-UG1- (3 mm) und einem Schott-BG38-Filter (2 mm) oder ein Nikon UV-Nikkor 105 mm *F*/4, 5 in Kombination mit einem UV-Durchlaßfilter B+W 403 (Schneider, Kreuznach; nach Angaben des Herstellers Schott UG1-Glas). Als Lichtquelle dienten zwei Blitzgeräte (Metz Mecablitz 45 CT1). Für die UV-Aufnahmen verwendete ich den Schwarzweißfilm Agfapan APX 100, der regulär entwickelt wurde. Die UV-Aufnahmen in dieser Arbeit wurden als Scan-Bilder der Negative ohne weiteren Umweg über Positive gewonnen (Hewlett-Packard PhotoSmart-Photoscanner). Eine Grauskala bekannter spektraler Reflexion, hergestellt aus mit verdünnter Chinatusche gefärbtem Chromatographiepapier, war Bestandteil jeder Aufnahme und erlaubt so den Vergleich verschiedener Photographien (Abb. 2.5). Zusätzlich zu den UV-Aufnahmen wurde parallel jeweils ein Farbdia im sichtbaren Bereich (gleiches Objektiv, aber ohne Filter)

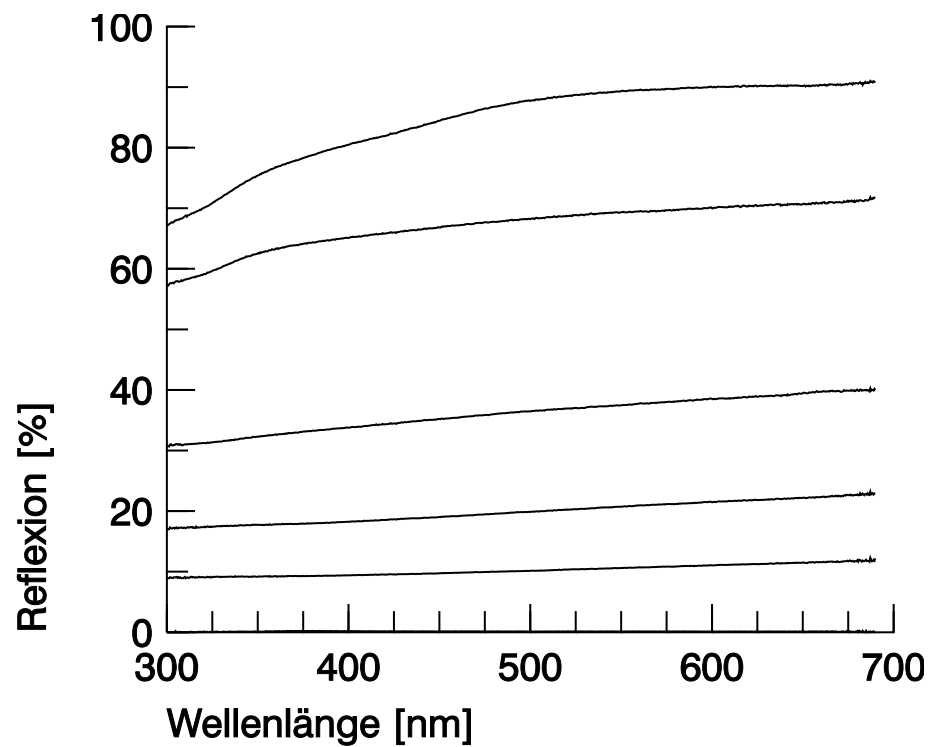


Abb. 2.5: Spektrale Reflexion der Stufen der Graustufenskala, die Bestandteil jeder UV-Photographie war. Die mittlere Reflexion im Bereich von 350 nm bis 400 nm, d. h. dem für die Photographien relevanten Spektralbereich (H. Knüttel, unpublizierte Daten), der einzelnen Stufen betrug 78 %, 64 %, 33 %, 18 %, 9,3 % und 0,2 %. Die Reflexionskurve der dunkelsten Stufe fällt fast mit der Abszisse zusammen.

aufgenommen.

2.3 Verhaltensversuche

In Wahlversuchen im Labor und im Freiland untersuchte ich die Reaktionen von Männchen gegenüber Attrappen, die aus toten, getrockneten Weibchen hergestellt worden waren. Das natürliche Balzverhalten von *P. icarus* ist in Kap. 1.3.5, Seite 14 beschrieben. Frisch geschlüpfte Weibchen wurden nach dem Entfalten und Aushärten der Flügel durch Einfrieren getötet, mit Insektennadeln (rostfreier V2A-Stahl, Messingkopf) genadelt, gespannt und bei Raumtemperatur getrocknet, um die Attrappen zu konservieren und die Flügel in ihrer Lage zu fixieren. Es wurden Attrappen mit drei im Freiland vorkommenden Flügelstellungen angefertigt: mit über dem Körper geschlossenen Flügeln, mit etwa auf 90° geöffneten Flügeln und mit fast auf 180° ausgebreiteten Flügeln. Ruhende Falter halten ihre Flügel geschlossen, während Flügel zum Sonnenbaden zum Zwecke der Thermoregulation auf 90° oder ganz auf 180° geöffnet werden (Tillmanns 1995). Vor dem Einsatz im Verhaltensexperiment wurden die Attrappen für zwei bis drei Tage bei 40–50 °C getrocknet, um alle eventuell vorhandenen flüchtigen Substanzen, die möglicherweise attraktiv oder als Repellent wirken könnten, zu verdampfen.

2.3.1 Verhaltensversuche im Labor

Versuchsaufbau

Die Verhaltensversuche im Labor wurden in dem zur Zucht verwendeten Flugkäfig durchgeführt (Beschreibung siehe Kap. 2.1.4, Seite 23 und Abb. 2.2, Seite 25). Im Zentrum des Käfigs waren neun senkrechte Holzstäbe (23 cm lang, Ø 10 mm) im Quadrat angeordnet, mit einem Stab in der Mitte und jeweils drei an den Seiten (oder, anders ausgedrückt, in drei Reihen zu drei Stäben; Stäbe in den Reihen und Reihen jeweils im Abstand von 10 cm; Abb. 2.2, Seite 25). Während der Versuche wurden die Attrappen auf diese Stäbe gesteckt. Es befanden sich jeweils drei Attrappen aus zwei Attrappentypen gleichzeitig im Test. Die restlichen drei Stäbe blieben als Kontrolle frei. Die Attrappen waren so positioniert, daß die nächsten Nachbarn vom jeweils anderen Attrappentyp oder leere Stäbe waren. Die Positionen der Attrappen wurden alle 30 min gewechselt, um Positionseffekte auszuschließen. Dabei wurden nur die Attrappen, nicht aber die Stäbe, durchgewechselt, um evtl. ungleiche Einflüsse der Stäbe (z.B. Duft) auf das Wahlverhalten zu vermeiden. Ein vollständiger Verhaltensversuch zum Vergleich der Attraktivität von zwei Attrappentypen bestand aus neun Beobachtungsrunden von je 30 min Dauer, in der Summe also in einer Beobachtungszeit von 270 min. Ein solcher Verhaltensversuch erstreckte sich über mehrere Tage, wobei meist drei, durch kurze Pausen getrennte, Beobachtungsrunden an einem Tag durchgeführt wurden. Während eines Verhaltensversuchs durchlief jede einzelne Attrappe alle neun Positionen (Stäbe), und alle Positionen wurden für die gleiche Zeitspanne (90 min) von den verschiedenen Attrappentypen bzw. der Kontrolle eingenommen.

Die 16 Futterquellen auf den Stäben befanden sich auf der gleichen Höhe wie die Attrappen. Sie umgaben die zentrale Gruppe von Stäben mit den Attrappen in einem symmetrischen Muster, um auch so Positionseffekte durch die Umgebung zu vermeiden (Abb. 2.2, Seite 25). Während der Versuche wurden die Schalen mit Wasser und Salz und der Strauß mit Pflanzen für die Eiablage in die Käfigecken versetzt oder ganz aus dem Käfig genommen.

Die Größe der Attrappen wurde in einem Test möglichst gleich gehalten. Die mittlere Flügellänge der in einem Versuch eingesetzten Attrappen unterschied sich nicht mehr als 0,5 mm zwischen den beiden Typen, außer wenn der Einfluß der Attrappengröße explizit getestet wurde.

Versuchstiere

Die Verhaltensversuche wurden mit der jeweils verfügbaren Population der adulten Zucht-tiere durchgeführt. Unmittelbar vor einem Verhaltensexperiment wurden die meisten Weibchen und gegebenenfalls ein Teil der Männchen aus dem Flugkäfig entnommen und am Ende des Versuchstages wieder hinzugesetzt. Dies erwies sich als notwendig, da die Weibchen dazu tendierten, längere Zeit auf den Stäben zu ruhen und dadurch für eine Auswertung zu blockieren (siehe unten) und um eine eventuell zu hohe Männchendichte zu reduzieren. Während der Verhaltensversuche befanden sich etwa 50 bis 80 Schmetterlinge im Flugkäfig, die jedoch nicht alle aktiv waren. Während der Runden eines Experiments war die Anzahl der Schmetterlinge mehr oder weniger konstant, unterschied sich aber zwischen verschiedenen Verhaltensversuchen, je nach der aktuellen Größe der Zuchtpopulation. Geringfügige Unterschiede in der Anzahl der Schmetterlinge zwischen den Tagen, über die sich ein Verhaltensversuch erstreckte, ergaben sich durch die wenigen zwischenzeitlich gestorbenen oder neu geschlüpften Falter und minimale Unterschiede in der Anzahl der täglich für die Versuchsdauer aus dem Flugraum entfernten Falter.

Datenaufnahme

Während der Verhaltensversuche wurden die Reaktionen der Männchen gegenüber den Attrappen oder den Kontrollstäben gezählt und auf Tonband protokolliert. Der Beobachter saß außerhalb des Flugkäfigs und beobachtete die Tiere durch die weiße Gaze der Käfigwand von einer dunkleren Stelle der Klimakammer aus. Die Anwesenheit des Beobachters hatte keine merkliche Auswirkung auf das Verhalten der Falter.

Die Reaktionen der Männchen fielen in mehrere, klar unterscheidbare Kategorien. Änderte ein Männchen seine Flugrichtung und näherte sich einer Attrappe oder flog eine solche direkt an, wurde dies als „Anflug“ gewertet. Zeigte ein Männchen das charakteristische Flatterverhalten in unmittelbarer Nähe einer Attrappe, wobei es meist auch um diese kreiste, wurde dies als „Flattern“ gezählt. „Landungen“ und „Kopulationsversuche“ waren die anderen, erfaßten Verhaltenskategorien. Landete ein Falter auf einem Stab und blieb dort, wurde diese Position als besetzt angesehen, da nachfolgende Reaktionen anderer Männchen gegenüber dieser Position durch die Anwesenheit des lebenden Tieres und nicht durch die Attrappe ausgelöst worden sein könnten. Die Reaktionen gegenüber solchen besetzten Positionen wurden deshalb nicht gezählt und die Besetzungsdauer festgehalten. Entsprechend wurden Reaktionen gegenüber Stäben nicht gezählt, wenn ein anderes Individuum in unmittelbarer Nähe flog.

Attrappen

Die in den Verhaltensversuchen im Labor eingesetzten Attrappen waren alle aus Weibchen hergestellt, die entweder Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz oder mit Zusatz von Quercetin (2,5 % der Trockenmasse) als Raupennahrung erhalten hatten. Die Tiere wurden der

Raupennahrung entsprechend als flavonoidfrei (ohne Quercetinzusatz) oder als flavonoidreich (mit Quercetinzusatz) eingestuft (siehe Seite 55). Die Flügelfärbung aller Attrappen wurde spektroradiometrisch bestimmt und so für jede einzelne Attrappe im nachhinein als charakteristisch für die jeweilige Kategorie bestätigt.

Versuchsdesign

In einer Serie von sechs Verhaltensversuchen (drei experimentelle Designs mit je zwei Replikaten) untersuchte ich die Reaktionen von Männchen gegenüber flavonoidfreien und flavonoidreichen Attrappen. In jedem Experiment wurden nur Attrappen mit einer Flügelstellung eingesetzt (Flügel auf 90° geöffnet, Flügel ganz auf 180° geöffnet oder Flügel geschlossen). In den Experimenten mit um 90° (halb) geöffneten Flügeln waren dorsale und ventrale Flügelseiten sichtbar. In den Experimenten mit geschlossenen oder um fast 180° (ganz) geöffneten Flügeln wurden die Attrappen auf runden Pappscheiben (Ø 3,5 cm) platziert, die als Blütenattrappen auf den Stäben befestigt waren. Die oberseits weißen, UV absorbierenden Pappscheiben ähnelten in Größe und Farbe etwa Blütenständen der Gemeinen Schafgarbe, *Achillea millefolium* L., die von *P. icarus* gerne als Nektarquelle angenommen werden (Tillmanns 1995, eigene, unpublizierte Daten). Bei den Tieren mit ganz geöffneten Flügeln waren die Flügelunterseiten weitgehend durch die Blütenattrappe darunter verdeckt. Bei den Attrappen mit geschlossenen Flügeln waren nur die Flügelunterseiten sichtbar.

Ein siebtes Experiment prüfte den Einfluß der Attrappengröße. Hierbei wurde eine Gruppe von drei kleinen, flavonoidreichen Attrappen (mittlere Flügellänge 11,5 mm ± 0,2 mm SD) im Vergleich mit einer Gruppe von drei großen, ebenfalls flavonoidreichen Attrappen (mittlere Flügellänge 15,4 mm ± 0,3 mm SD) präsentiert. Die kleinen Attrappen entsprachen damit in ihrer Größe ausgeprägt kleinen Freilandtieren, während die großen Attrappen in der Flügellänge dem oberen Durchschnitt mitteleuropäischer Freilandtiere gleichkamen (Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung). Ich bestimmte die Flügellänge, je nach Verfügbarkeit, mit einer Digital-Schieblehre (Mitutoyo CD-15CP) oder einem Stereomikroskop (Wild MB3) mit Okularmikrometer auf 0,1 mm genau von der anterioren Basis des Vorderflügels zu seinem Apex.

In einem achten Experiment kamen Attrappen mit verändertem Erscheinungsbild zum Einsatz. Die Attrappen wurden wie oben beschrieben (Seite 40) aus flavonoidfreien Weibchen hergestellt (Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz, Flügel 90°). Die Unterseiten einer Gruppe der Attrappen wurden dann mit einer Lösung des Quercetin-3-*O*-diglykosids Rutin (purum, Roth, Karlsruhe; 2 mg/ml Ethanol) besprüht. Die Lösung wurde vorsichtig als feiner Nebel mit einem Sprühfinger aufgebracht. Sie trocknete fast sofort ab und hinterließ eine Lage winziger Rutinkristalle auf den Schuppen. Dies wurde wiederholt, bis Reflexionsspektren anzeigten, daß die UV-Absorption der Attrappen der von natürlicherweise flavonoidreichen Attrappen glich. Die einzelnen Kristallkörnchen waren mit bloßem Auge nicht aufzulösen, ihre Größe betrug nur einen Bruchteil einer Flügelschuppe, wie die Kontrolle im Stereomikroskop ergab. Die zweite Gruppe der Attrappen in diesem Test wurde nur mit Ethanol besprüht.

Statistische Analyse

Die Anwendung von Pearsons χ^2 -Test zur statistischen Analyse der Häufigkeiten von Verhaltensantworten wird, obwohl häufig und von zahlreichen Wissenschaftlern gewählt, sehr

kontrovers diskutiert (z. B. Hurlbert 1984, Lombardi & Hurlbert 1996, Wilson & Dugatkin 1996). Deshalb wählte ich ein anderes Verfahren, das von Kramer & Schmidhammer (1992) vorgeschlagen wurde. Jeder Verhaltensversuch wurde in gleich lange Teilabschnitte unterteilt. Für jeden Abschnitt eines Versuchs bestimmte ich die relativen Häufigkeiten der Reaktionen der Männchen gegenüber den zwei Attrappentypen (korrigiert auf die tatsächliche Beobachtungszeit; siehe unten), wobei alle Reaktionen in einem Abschnitt auf nur einen Datenpunkt pro Attrappentyp reduziert wurden. Anschließend testete ich mit einem zweiseitigen *t*-Test für verbundene Stichproben (Anonymus 1999a) die Nullhypothese, daß sich diese relativen Häufigkeiten eines Versuchs zwischen den beiden Attrappentypen in einem Versuch nicht unterscheiden. Bei den zweifach durchgeführten Verhaltensversuchen, wurden die relativen Häufigkeiten aus beiden Versuchen gemeinsam in nur einem *t*-Test getestet. Mit dem gewählten statistischen Design umging ich durch die Reduktion der Reaktionen der Männchen auf nur einen Wert, die relative Häufigkeit, das Problem von Pseudoreplikaten, sowohl in Form der ‘*simple*’ *pseudoreplication* als auch in Form der ‘*sacrificial*’ *pseudoreplication* (Kroodsma *et al.* 2001).

Bei den Verhaltensversuchen, die den Effekt der Attrappengröße oder der externen Applikation von Rutin testeten, bestand jeder Teilabschnitt eines Experiments aus einer Beobachtungsrunde von 30 min Dauer, so daß sich neun Schätzungen der relativen Häufigkeit der Reaktionen ergaben. Bei den anderen Experimenten (und ihren Replikaten) war die Häufigkeit der Reaktionen innerhalb einer Runde von 30 min manchmal recht gering, so daß ich drei aufeinanderfolgende Runden zu einem Abschnitt zusammenfaßte, um verlässliche relative Häufigkeiten zu berechnen (was sechs Schätzungen pro Testsituation ergab).

Die Anzahl der Reaktionen eines Verhaltensversuchs wurde für jeden Versuchsabschnitt und für jeden Attrappentyp aufsummiert. Die tatsächlichen Beobachtungszeiten wurden durch Subtraktion der aufsummierten Besetzungszeiten von der Gesamtbeobachtungszeit eines Versuchsabschnitts ($3 \text{ Attrappen} \times 30 \text{ min} = 90 \text{ min}$ bzw. $3 \text{ Attrappen} \times 90 \text{ min} = 270 \text{ min}$) ermittelt. Um für unterschiedliche tatsächliche Beobachtungszeiten zu korrigieren, standardisierte ich die Anzahl der Reaktionen eines Versuchsabschnitts auf eine Gesamtbeobachtungszeit von 90 min bzw. 270 min und erhielt damit die korrigierte Anzahl der Reaktionen, die die Grundlage der Berechnung der relativen Häufigkeiten war.

2.3.2 Verhaltensversuche im Freiland

Im Freiland untersuchte ich den Effekt des Flavonoidgehalts von Weibchenattrappen auf die Attraktivität für wildlebende, freifliegende Männchen von *P. icarus*. Dazu präsentierte ich flavonoidfreie (bzw. flavonoidarme) und flavonoidreiche Attrappen mit um 90° geöffneten Flügeln in einem natürlichen Habitat von *P. icarus* und zählte die Reaktionen von patrouillierenden Männchen gegenüber diesen Attrappen.

Attrappentypen

Ich führte zwei Verhaltensversuche über jeweils mehrere Beobachtungstage durch, die sich nur durch das Raupenfutter der verwendeten Attrappen unterschieden. In einem ersten Versuch hatten die Raupen Blätter von *Medicago sativa* (flavonoidarme Attrappen) bzw. Blüten von *Trifolium repens* (flavonoidreich) erhalten. Im zweiten Versuch kamen



Abb. 2.6: Die magere Wiese auf dem Campus der Universität Regensburg, auf der im August 1998 die Verhaltensversuche durchgeführt wurden. Auf dieser und den umliegenden Wiesen besteht seit Jahren eine stabile und dichte Population von *Polyommatus icarus*.

Attrappen zum Einsatz, die Kunstfutter ohne bzw. mit Zusatz von 2,5 % Quercetin (von der Trockenmasse) als Raupennahrung erhalten hatten. Die Attrappentypen werden im folgenden nur noch kurz *Medicago*-, *Trifolium*-, Kunstfutter- und Quercetin-Attrappen genannt.

Versuchsaufbau

Die Verhaltensversuche fanden auf einer trockenen Magerwiese auf dem Campus der Universität Regensburg (Abb. 2.6) statt. Die Versuche wurden nur bei für die Aktivität der Schmetterlinge günstigem Wetter (Temperatur 21 °C bis 35 °C; kein oder nur gemäßigter Wind bis maximal kurzzeitig 2 Beaufort) zu den Zeiten der höchsten Aktivität der Schmetterlinge (10:30–18:00 Uhr MESZ) im August 1998 zur Flugzeit der Sommergeneration durchgeführt. Die Attrappen wurden auf gleichlange, senkrecht im Boden steckende Holzstäbe (ca. 25 cm lang, Ø 10 mm) gesteckt, deren oberes Ende mit einem Teilblütenstand von *Lotus corniculatus* (4 bis 5 Blüten; gleiche Blütenzahl auf allen Stäben) versehen war (Abb. 2.7). Vier solcher Stäbe wurden im Quadrat (Seitenlänge 20 cm) um eine blühende *Lotus-corniculatus*-Pflanze plazierte. Männchen flogen bevorzugt solche blühenden *Lotus*-Stauden auf der Suche nach Weibchen an. Das Oberende der Stäbe befand sich etwa auf derselben Höhe wie die höchsten Blüten der *Lotus*-Staude und überragte damit meist etwas die umgebende Vegetation. Zwischen den Attrappen war direkte Sicht möglich. Attrappen vom gleichen Typ (zwei flavonoidfreie und zwei flavonoidreiche) befanden sich an den gegenüberliegenden Ecken des Quadrats. Die Stäbe wurden ab und zu an andere Stellen der Wiese versetzt. Eine einzelne Beobachtungsrunde dauerte eine Stunde oder bis sich die Wetterbedingungen verschlechterten. Die Attrappen wurden alle 10 min

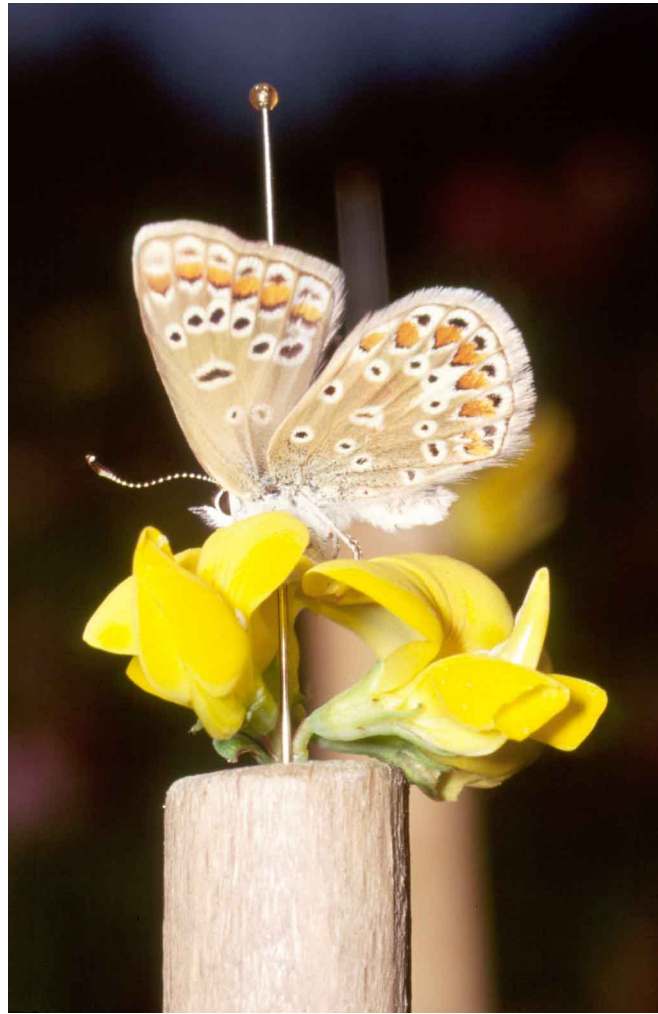


Abb. 2.7: Weibchenattrappe von *Polyommatus icarus*, mit Teilblütenstand von *Lotus corniculatus* auf einem Stab montiert, beim Einsatz im Verhaltensversuch im Freiland.

oder alle 15 min im Kreis um eine Position weitergerückt, um die gleiche Beobachtungszeit für die Attrappen auf den einzelnen Stäben zu garantieren und damit Positionseffekte auszuschließen. Nur die Attrappen, nicht aber die Stäbe oder die *Lotus*-Blüten wurden versetzt. Bei Beschädigung einer Attrappe durch Wind oder jagende Wespen (*Paravespula* spp.) wurde diese sofort durch eine andere vom gleichen Typ und möglichst gleicher Größe ersetzt.

Datenaufnahme

Das Verhalten der Männchen von *P. icarus* wurde von einem Beobachter aufgenommen, der in ca. 2 m Entfernung von den Attrappen ruhig auf dem Boden saß. Die Schmetterlinge wurden durch die Anwesenheit des Beobachters offensichtlich nicht gestört, da sie manchmal sogar auf ihm landeten und ruhten. Das Verhalten der Männchen wurde protokolliert, wie oben (Seite 41) bei den Laborversuchen beschrieben (hier wegen der geringeren Frequenz der Reaktion jedoch direkt auf Papier). Zusätzlich wurden Männchen, die in einem Abstand von bis zu 20 cm an einer Attrappe vorbeiflogen, ohne offensichtlich auf diese zu reagieren, als „Vorbeiflüge“ gezählt.

Statistische Analyse

Die statistische Auswertung erfolgte, den veränderten Umständen entsprechend, anders als bei Laborversuchen. Landungen an den Attrappen oder Kopulationsversuche mit diesen wurden im Freiland nicht beobachtet, so daß diese aus der Auswertung fielen, und es mußten auch keine Korrekturen wegen besetzter Attrappen vorgenommen werden. Angesichts der hohen Dichte von Männchen und deren sehr geringer Ortstreue (v. a. in der Sommergeneration: [Tillmanns 1995](#)) war mit Mehrfachzählungen einzelner Männchen nur in geringem Umfang zu rechnen, so daß das Problem der Pseudoreplikation hier vernachlässigt werden konnte. In χ^2 -Tests wurde für die zwei Versuche jeweils geprüft, ob einer der Attrappentypen mehr Männchen anlockte und ob sich die angelockten Männchen mehr für einen der Attrappentypen interessierten. Anders ausgedrückt, unterschieden sich der Anteil von Vorbeiflügen an allen Ereignissen (Vorbeiflüge und Reaktionen auf die Attrappen) zwischen den Futterbehandlungen, und unterschieden sich die Anzahlen der einzelnen Reaktionen (Anflüge, Flattern) zwischen den Futterbehandlungen? Da hierbei zwei statistische Tests an demselben Datensatz durchgeführt wurden, ermittelte ich die Signifikanz nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur ([Hochberg 1988](#)).

2.4 Messung des Umgebungslichts

Da die spektrale Verteilung des Umgebungslichts $A(\lambda)$ einen maßgeblichen Einfluß auf das Erscheinungsbild von Farben hat (Gleichung 2.4, Seite 36), ist deren (zumindest annähernde) Kenntnis bei Untersuchungen von Farben in Kommunikationssystemen notwendig. Ich bestimmte die spektrale Quantenverteilung der Beleuchtung in dem Flugraum, in dem die Verhaltensversuche stattfanden, und an der Stelle, an der die Verhaltensversuche im Freiland stattfanden. Die Messungen im Freiland erfolgten nicht gleichzeitig mit den Verhaltensversuchen, aber zur gleichen Jahreszeit, Tageszeit, bei vergleichbarem Wetter und bei einem ähnlichen Vegetationszustand.

Lichtstrahlung geht von Objekten aus, die Licht produzieren, die Licht reflektieren oder durch die Licht fällt ([Endler 1993](#)). Objekte, von denen Lichtstrahlung in einer dieser Formen ausgeht, werden im folgenden als Lichtquellen oder Strahlungsquellen bezeichnet. Gemessen wurde die auf eine nach oben weisende, horizontale Fläche auftreffende Lichtstrahlung, das heißt die Summe der Strahlungen aller Strahlungsquellen, deren Licht diese Fläche erreicht (*spectral irradiance*) ([Endler 1990, 1993](#)). Dies schließt also im Freiland das direkte Sonnenlicht ein, das Licht des blauen Himmels, das durch Wolken fallende Licht und das an Wolken oder Gegenständen (insb. Vegetation) auf der Erde reflektierte Licht. Im Flugraum wurde neben dem durch das Insektengitter fallende Lampenlicht vor allem auch von den Wänden reflektiertes Licht erfaßt. Im Flugraum befand sich der Meßkopf im Zentrum der Positionen der Weibchenattrappen, im Freiland auf der Höhe der Weibchenattrappen. So sollten die Meßbedingungen möglichst den Verhältnissen nahe kommen, unter denen die Weibchenattrappen in den Wahlversuchen präsentiert wurden.

Die *spectral irradiance* wurde mit einem Spektroradiometersystem der Firma Bentham (Doppelmonochromator DM150BC; Gitter mit 1200 Linien/mm; Photomultiplier 231; Quarz-Lichtleiter mit Meßkopf zur Messung der *spectral irradiance*) bestimmt. Die Messungen erfolgten von 280 nm bis 720 nm in Schritten von 1,0 nm im Flugraum bzw. von 5,0 nm im Freiland. Die Steuerung des Radiometersystems und die Datenaufnahme erfolgten mit einem Personalcomputer, der mit dem Steuergerät des Radiometersystems (Bent-

ham PMC3B/IEEE, 228A, 265LF, 215, 217/2) verbunden war. Die Wellenlängenkalibrierung wurde mit den Quecksilber-Spektrallinien einer Leuchtstoffröhre (Osram L20W/19) und den Angaben von [Sansonetti et al. \(1996\)](#) vorgenommen. Das Spektroradiometer lieferte nach Kalibrierung mit einer Kalibrierlampe (Bentham CL2 mit stabilisierter Stromquelle Bentham 505) Energiespektren mit absoluten Werten, die nachträglich in die für sehphysiologische Zwecke benötigten Quantenspektren umgerechnet wurden.

2.5 Untersuchung des Sehsystems von *Polyommatus icarus*

2.5.1 Morphologie der Augen

Die Augen von *P. icarus* sind durch dunkle Schirmpigmente völlig schwarz und weisen praktisch keine Reflexionen an der Cornea auf. Auf Photographien erscheinen sie deshalb meist ohne Details und wirken manchmal fast wie ein Loch im Film (Abb. 1.5, Seite 15; Abb. 3.24, Seite 103). Für Aufnahmen der Augen zog ich darum ein Rasterelektronenmikroskop (Cambridge Instruments Stereoscan 90) heran. Die Präparate wurden entweder an der Luft bei Raumtemperatur oder nach dem Kritischer-Punkt-Verfahren (Balzers CPD 020; Entwässerungsreihe mit Ethanol, Überführung in Aceton und Austausch gegen Kohlendioxid) getrocknet und anschließend mit Gold bedampft (Edwards Sputter Coater S150B). Die Untersuchungen im Rasterelektronenmikroskop wurden bei einer Beschleunigungsspannung von 15 kV durchgeführt. Ausgewählte Ansichten dokumentierte ich photographisch auf dem Film Agfapan APX 25.

Ergänzend bestimmte ich die Facettenzahl und die Facettendurchmesser auf lichtmikroskopischen Abbildungen präparierter Corneae von fünf Männchen (je ein Auge) (Abb. 3.22, Seite 101).

Längenmessungen führte ich an gescannten Negativen bzw. Bildern einer auf dem Lichtmikroskop montierten Digitalkamera durch. Für die Bestimmungen der Facettendurchmesser und des Abstands der Corneanippel vermaß ich die Strecke von meist zehn solchen, in einer Linie liegenden Strukturen und bestimmte daraus den Mittelwert für die Größe einer Struktur. Anschließend wurden wiederum mehrere solcher Messungen gemittelt.

2.5.2 Ommatidiendivergenzwinkel

Das räumliche Auflösungsvermögen (Winkelauflösung) von Augen (hier verwendet im Sinne der in der englischsprachigen Literatur gebräuchlichen *visual acuity*, vgl. [Land \(1997\)](#)) wird bestimmt durch den Winkel zwischen zwei Rezeptoren, $\Delta\Phi$, und der Qualität der optischen Abbildung, die die Rezeptoren erreicht ([Land 1989](#)). Alle bisher untersuchten Tagmetterlinge im engeren Sinn, die Papilionoidea, besitzen Appositionsaugen, das heißt die funktionelle Einheit für das räumliche Sehen ist das einzelne Ommatidium ([Miller & Bernard 1968](#), [Nilsson et al. 1984](#), [Van & Nilsson 1987](#), [Nilsson et al. 1988](#), [Nilsson & Howard 1989](#), [Land & Osorio 1990](#), [Land 1997](#)). Bei Appositionsaugen mit geschlossenem Rhabdom ist $\Delta\Phi$ also der Winkel zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien, der Ommatidiendivergenzwinkel. Das räumliche Auflösungsvermögen wird oft auch als Kehrwert von $\Delta\Phi$ ausgedrückt, also als Dichte des Ommatidienrasters. Hier sei auf

die Arbeit von Land (1997) verwiesen, eine vergleichende, aktuelle und sehr gut lesbare Übersicht zur Winkelauflösung bei Insektenaugen.

Neben dem Ommatidiendivergenzwinkel haben als strukturelle Größen des Auges noch der Durchmesser der Photorezeptoren und die Qualität der abbildenden Optik Einfluß auf die Winkelauflösung, indem sie den Öffnungswinkel der einzelnen Detektoren $\Delta\varrho$ bestimmen. Bei allen bisherigen Untersuchungen an helladaptierten, tagaktiven Insekten war $\Delta\varrho$ jedoch im Verhältnis zu $\Delta\Phi$ so klein, daß $\Delta\Phi$ der mit Abstand bestimmende Faktor für das räumliche Auflösungsvermögen war (Land 1997).

Ein erstes, sehr grobes Maß für den mittleren Ommatidiendivergenzwinkel kann aus dem Vergleich des Sehfeldes (d. h. des gesamten, vom Auge erfaßten Bereiches des Raums) und der Anzahl der Ommatidien im Auge gewonnen werden. Die allermeisten Appositionsaugen bei Insekten betrachten die Umwelt jedoch nicht gleichmäßig. Vielmehr variiert die lokale Ommatidiendichte eines Auges oft außerordentlich. Dadurch entstehen Zonen besonders scharfen Sehens (Foveae) und Augenbereiche mit geringerem räumlichen Auflösungsvermögen. Zudem kann sich die Winkelauflösung des Auges in vertikaler Richtung von der in horizontaler Richtung unterscheiden, und auch hierin sind lokale Unterschiede häufig (Land 1997).

Einführung in die Methode

Ich bestimmte das Sehfeld und die Ommatidiendivergenzwinkel von männlichen *P. icarus* unter Zuhilfenahme der leuchtenden Pseudopupille. Bei den meisten Schmetterlingen ist das proximale Ende der Rhabdome von einem aus einer Tracheole gebildeten Tapetum umgeben (Miller & Bernard 1968, Miller 1979), so daß Licht, das im Rhabdom nicht absorbiert wurde, reflektiert wird und das Rhabdom ein weiteres mal durchläuft. Licht, das am proximalen Ende des Rhabdoms immer noch nicht absorbiert wurde, fällt dann durch den dioptrischen Apparat und verläßt das Auge gebündelt durch die Cornealinse. Bei orthodromer, das heißt aus der Beobachtungsrichtung kommender Beleuchtung kann man dieses Licht als leuchtende Pseudopupille sehen. Die leuchtende Pseudopupille kennzeichnet damit die Ommatidien, die den Beobachter abbilden oder, anders ausgedrückt, ihn „ansetzen“ (Abb. 3.24, Seite 103). Bei einer Drehung des Tieres scheint die Pseudopupille über das Auge zu wandern, da immer andere Ommatidien in Richtung des Beobachters projizieren (Stavenga 1979). Wird das Tier nun um einen kleinen, bekannten Winkelbetrag a gedreht und dabei die Anzahl b der Ommatidien ermittelt, die das Zentrum der Pseudopupille überstreicht, so ist der lokale Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ durch die Beziehung

$$\Delta\Phi = \frac{a}{b} \quad (2.6)$$

gegeben. Die Größe der Pseudopupille bzw. die Anzahl der leuchtenden Facetten hängt vom Ommatidiendivergenzwinkel, dem Öffnungswinkel der einzelnen Ommatidien und besonders auch der numerischen Apertur von Beleuchtung und Beobachtung ab (Stavenga 1979).

Stavenga (1979) gibt eine hervorragende, illustrierte Übersicht über die verschiedenen Pseudopupillenphänomene bei Komplexaugen. In der Arbeit von Stavenga *et al.* (2001) findet man zahlreiche, vergleichende Farbabbildungen von leuchtenden Pseudopupillen bei Schmetterlingen. Weitere Details zur Optik der Augen von Tagsschmetterlingen, zu Pseudopupillen und zur Methodik finden sich zum Beispiel bei Miller & Bernard (1968),

Franceschini (1975), Horridge (1978), Ribi (1980), Wehner (1981), Land (1984), Nilsson *et al.* (1984), Land & Eckert (1985), Van & Nilsson (1987), Nilsson *et al.* (1988), Nilsson & Howard (1989), Land & Osorio (1990), Stavenga & Arikawa (1996), Arikawa & Stavenga (1997) und Land (1997).

Versuchsaufbau

Zur Messung der Ommatidiendivergenzwinkel fixierte ich lebende Schmetterlinge mit niedrigschmelzendem Wachs im Zentrum eines Goniometers, das sich um zwei Achsen drehen ließ. Während der Messungen waren die Versuchstiere, abgesehen von der Fixierung, unversehrt. Sie tranken bereitwillig Zuckerlösung oder Honigwasser, nachdem die Proboscisspitze vorsichtig darin eingetaucht wurde. Es war mir möglich, die Tiere so auszurichten, daß die Schwenkrichtungen des Goniometers in der Äquatorialebene und der Medianebene des Auges (zugleich auch der des Tieres) liegen konnten. So waren keine weitergehenden Korrekturen durch Abweichungen von der Äquatorialebene nötig (vgl. Land & Eckert 1985). Ich drehte das Versuchstier in Schritten von 10° in der Medianebene um einen Winkel ε (Abb. 2.8). Bei jeder Winkeleinstellung von ε drehte ich das Tier dann in Schritten von 10° von der Medianebene nach lateral um eine zu ε senkrecht stehende, in der Medianebene liegende Achse. Die dabei eingenommenen Winkel δ bezeichnen also den Winkelabstand zur Medianebene.

Das Zentrum der leuchtenden Pseudopupille wurde nach jeder Drehung durch horizontale Verschiebung des Goniometers mit dem Schnittpunkt der Haarlinien eines Fadenkreuzes im Strahlengang eines Mikroskops in Übereinstimmung gebracht (Leitz-Mikroskop mit Ultrapak-Dunkelfeld-Adapter, Objektive UO 4/0,10 und UO 6,5/0,18). Dann fotografierte ich das Auge zusammen mit dem Fadenkreuz.

Der Teil des Objektivs, der für die Dunkelfeldbeleuchtung vorgesehen ist, war während der Versuche entfernt. Die orthodrome Beleuchtung wurde aus einem Quarzlichtleiter ($\varnothing 0,5$ mm) geliefert und mit einem Deckglas als Strahlteiler zwischen Objektiv und Auge eingespiegelt. Der Öffnungswinkel der orthodromen Beleuchtung betrug, vom Insektenauge aus betrachtet, etwa 2° , was einer numerischen Apertur von ca. 0,035 entspricht.

Haare und kleine Schmutzteilchen auf den Augen, die Augenform, gelegentlich vorkommende Fehler im sonst sehr regelmäßigen, hexagonalen Ommatidienraster, sowie die Beschuppung am Augenrand ermöglichten auf den Photographien die Orientierung über das Auge hinweg (Abb. 2.9, Abb. 3.26, Seite 105). Auf den Photographien ermittelte ich die Lage des Zentrums der Pseudopupille im Ommatidienraster entlang der schrägen Reihen (die Reihen x und y der Arbeiten von Braitenberg (1967), Hausen (1981) und Land & Eckert (1985)) (Abb. 2.9). Diese sind leichter zu lokalisieren als die vertikalen (v) und horizontalen (h) Reihen von Beersma *et al.* (1975). Die Reihen $x = 0$ und $y = 0$ waren dabei als diejenigen definiert, die durch den Ursprung des Winkelkoordinatensystems liefen, das heißt durch den Schnittpunkt der Medianebene mit der Horizontalebene. Das Ommatidium (0,0) eines Auges blickt demnach in der Horizontalebene parallel zur Medianebene nach vorne ($\varepsilon = 0^\circ$ und $\delta = 0^\circ$). Dieses Ommatidium lag etwa vier bis fünf Reihen lateral vom medianen Augenrand. Die Ommatidien median davon blickten dann auf die kontralaterale Seite, die lateral davon auf die ipsilaterale Seite.

Aus der Auswertung der Photographien erhielt ich eine Reihe von Winkelkoordinaten im Raum (ε, δ) , die Koordinaten (x, y) im Ommatidienraster zugeordnet waren. Der lokale Ommatidiendivergenzwinkel berechnete sich jeweils aus zwei benachbarten Meßpunkten,

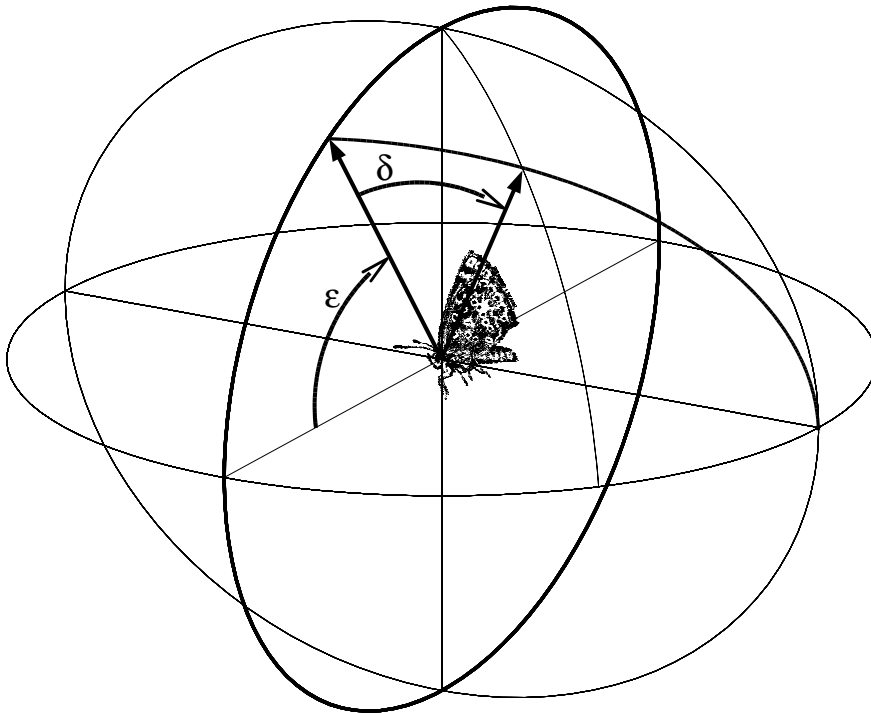


Abb. 2.8: Schemazeichnung des Versuchsaufbaus für die Messung von Sehfeld und Ommatidien-divergenzwinkeln bei *Polyommatus icarus*. Das Tier befand sich im Zentrum eines Goniometers und wurde um Winkelbeträge ε in der Medianebene und um Winkelbeträge δ senkrecht zu dieser gedreht. Die Richtung $\varepsilon = 0^\circ, \delta = 0^\circ$ entsprach der Medianebene auf Höhe des Augenäquators. Für Positionen ventral des Äquators erhielt ε negative Vorzeichen, für Positionen dorsal davon positive Vorzeichen. Für Positionen kontralateral der Medianebene erhielt δ negative Vorzeichen, für Positionen ipsilateral davon positive Vorzeichen.

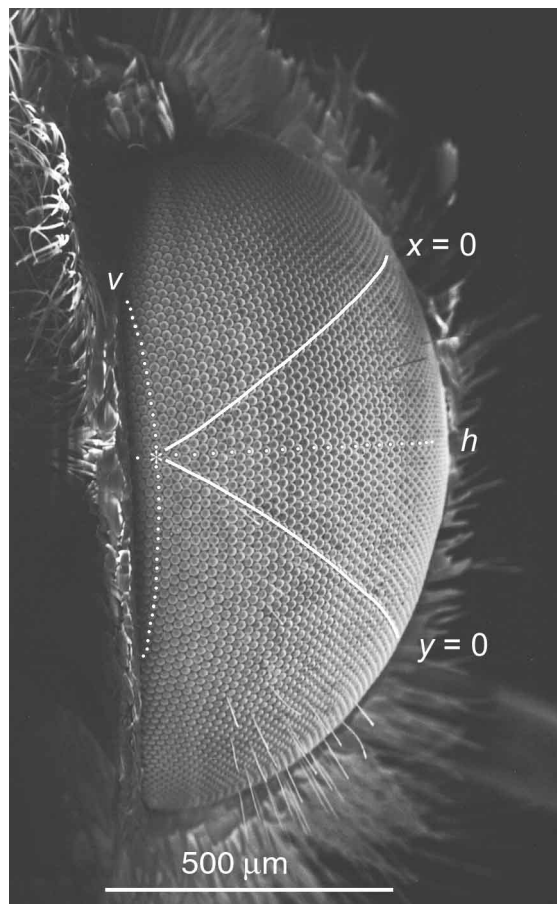


Abb. 2.9: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Auges von *Polyommatus icarus* mit dem sehr gleichmäßigen, hexagonalen Ommatidienraster (siehe Text). Das Ommatidium ($x = 0, y = 0$), das in der Horizontalebene geradeaus blickt, ist mit einem Asteriskus (*) markiert. Es bildet den Ursprung des durch die schrägen Ommatidienreihen gebildeten x - y -Koordinatensystems (weiße Linien). Die Ommatidien der vertikalen (v) und horizontalen (h) Reihen durch diesen Ursprung sind mit weißen Punkten markiert. Man beachte auch die abstehende Beschuppung der median vom Auge gelegenen Palpen (links im Bild) und um den gesamten Augenrand. Linkes Auge eines Männchens. Skalenstrich $500\ \mu\text{m}$.

entweder in Richtung von ε ($\Delta\Phi_\varepsilon$; δ konstant) oder in Richtung von δ ($\Delta\Phi_\delta$; ε konstant). Beim Übergang von einem Meßpunkt zu seinem nächst benachbarten veränderten sich zumeist sowohl x als auch y . Die gleichzeitige Veränderung von x und y wurde in eine Veränderung nur entlang einer der beiden Koordinatenachsen umgerechnet. Dabei nutzte ich aus, daß das Ommatidienraster hexagonal war und (zumindest lokal) die x - und y -Koordinatenachsen einen Winkel von 60° einschlossen. In die Berechnung ging weiterhin die Annahme an, daß der Facettendurchmesser lokal in alle Richtungen gleich war. Dieser neue Wert für die Anzahl an überstrichenen Facetten bildete dann die Größe b aus Gleichung 2.6 für die Berechnung des lokalen Ommatidiendivergenzwinkels (Einheit Grad) und der lokalen Ommatidiendichte (Einheit Grad^{-1}). Die Berechnungen erfolgten mit einem Computerprogramm, dessen Quelltext im Anhang E.1 (Seite 209) abgedruckt ist.

Im hexagonalen Raster gibt es mehrere Möglichkeiten, den Ommatidiendivergenzwinkel anzugeben, und dies wurde von verschiedenen Autoren auch unterschiedlich gehandhabt (Land 1997). Deshalb sei die hier verwendete Konvention noch einmal betont: Der Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ ist in dieser Arbeit der Winkel zwischen direkt benachbarten, aneinandergrenzenden Ommatidien einer Facettenreihe. Er entspricht damit auch dem gleichnamigen Winkel bei Snyder (1979), Stavenga (1979) und Land (1989, 1997). Die Bestimmung von $\Delta\Phi$ erfolgte dabei in Richtung von ε ($\Delta\Phi_\varepsilon$; δ konstant), was der vertikalen Richtung entspricht, und in Richtung von δ ($\Delta\Phi_\delta$; ε konstant), was (außer am Augenäquator) von der horizontalen Richtung abweicht (vgl. Abb. 2.8). Der Index bei $\Delta\Phi_\delta$ und $\Delta\Phi_\varepsilon$ kennzeichnet hier nur die Richtung, in der $\Delta\Phi$ bestimmt wurde. $\Delta\Phi_\delta$ und $\Delta\Phi_\varepsilon$ entsprechen nicht den partiellen Ommatidiendivergenzwinkeln $\Delta\Phi_h$ und $\Delta\Phi_v$ von Stavenga (1979) und Land (1989, 1997).

2.5.3 Sehfeld

Ich bestimmte das Sehfeld von *P. icarus*, das heißt die Grenzen des Raumes, der von den Augen erfaßt werden kann. Dazu wurden Tiere in der oben (Seite 49) beschriebenen Weise am Goniometer befestigt. Ich achtete dabei besonders darauf, daß die Lage des Kopfes im Verhältnis zum Thorax normal blieb. Die auf die Raumbelichtung helladaptierten Tiere drehte ich in der Medianebene in Schritten von 10° um einen Winkel ε (Abb. 2.8). Bei jeder dieser Winkeleinstellungen von ε schwenkte ich die Tiere um eine Achse in der Medianebene, die senkrecht zu ε stand, bis die leuchtende Pseudopupille am nächstgelegenen Augenrand verschwand. Dieser Winkel δ , der dem Abstand der randständigen Facetten zur Medianebene entspricht, wurde notiert. Die Winkel ε und δ entsprechen den gleichnamigen Winkeln in der Arbeit von Burkhardt & de la Motte (1983) und den Winkeln $\vartheta - 90^\circ$ und ζ bei Beersma *et al.* (1977).

Meist wurde die Pseudopupille bereits vor dem Augenrand durch den eigenen Körper verdeckt, vor allem durch die Palpen und die abstehende Beschuppung am Kopf, im caudalen Bereich aber auch durch die Flügel oder den Thorax. Hier reichte das Sehfeld soweit, daß sich das Tier selbst sah und, zumindest bei der Kopfhaltung im Versuch, der Körper die weitere Sicht auf die Umwelt verdeckte. In diesem Fall wurde δ mit einem entsprechenden Hinweis versehen und gibt nur eine minimale Schätzung des vom Auge her begrenzten Wertes. Es war nicht möglich, alle Winkelbeträge gleichermaßen für beide Augen eines Tieres zu ermitteln, da auf einer Körperseite ein Teil des Auges durch die Versuchsausrüstung verdeckt war.

Die Beobachtung erfolgte bei diesen Versuchen durch ein Zeiss Epi-Techniskop (Objektiv mit $f = 125$ mm, Okulare $20\times$) bei orthodromer Beleuchtung durch das eingebaute Glühlampensystem.

Kapitel 3

Ergebnisse

3.1 Flügelfarben

3.1.1 Erscheinungsbild und Reflexionsspektren

Den folgenden Analysen liegen knapp 11000 Reflexionsspektren von 282 Individuen – ganz überwiegend Weibchen – aus 15 Futterbehandlungen zugrunde.

Die Nahrung der Raupen hatte einen ausgeprägten Einfluß auf die Flügelfärbung der Imagines von *P. icarus*. Die Wirkung aus der Raupennahrung sequestrierter Flavonoide auf die Flügelfarben im sichtbaren und UV-Bereich soll zuerst am Beispiel von Tieren dargestellt werden, die auf einem künstlichen Raupenfutter aufwuchsen, das sich nur im Gehalt des Flavonoids Quercetin unterschied. Anschließend wird dann auf den Effekt anderer Futterbehandlungen auf das äußere Erscheinungsbild der Falter eingegangen.

Die im folgenden Abschnitt als „flavonoidfrei“ bezeichneten Tiere erhielten Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz, die als „flavonoidreich“ bezeichneten erhielten Kunstfutter mit einem Zusatz von 2,5 % Quercetin. Kornmaier (1999) und Burghardt (2000) wiesen mittels HPLC-Analysen nach, daß *P. icarus* große Mengen Flavonoide aus diesem Futter mit Quercetinzusatz sequestriert, aber keine Flavonoide aus dem Futter ohne Quercetinzusatz.

Kunstfutter ohne Flavonoide (flavonoidfreie Tiere) vs. Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin (flavonoidreiche Tiere)

Erscheinungsbild im Sichtbaren Für das menschliche Auge waren bei beiden Geschlechtern die Flügeloberseiten flavonoidreicher und flavonoidfreier Schmetterlinge nicht zu unterscheiden. Auf den Flügelunterseiten erschienen die weißen Flecken und die Hintergrundfärbung flavonoidreicher Schmetterlinge oft etwas cremefarbener oder gelblicher und unter Umständen etwas heller (Abb. 3.1A, B). Dieser Effekt war jedoch nicht sehr ausgeprägt und wurde erst beim Vergleich größerer Serien von Faltern merklich, zumal Individuen in allen Zwischenstufen vorkamen.

Erscheinungsbild im UV Im Gegensatz dazu waren auf Photographien im UV-Bereich sofort deutliche Unterschiede zwischen den Flügelunterseiten flavonoidfreier und flavonoidreicher Falter festzustellen (Abb. 3.1C, D). Flavonoidfreie Individuen reflektierten sehr viel mehr UV-Licht als flavonoidreiche. Während die Flügelunterseiten flavonoidfreier Individuen fast wie Schwarz-Weiß-Bilder im Sichtbaren erschienen, sahen flavonoidreiche Indi-

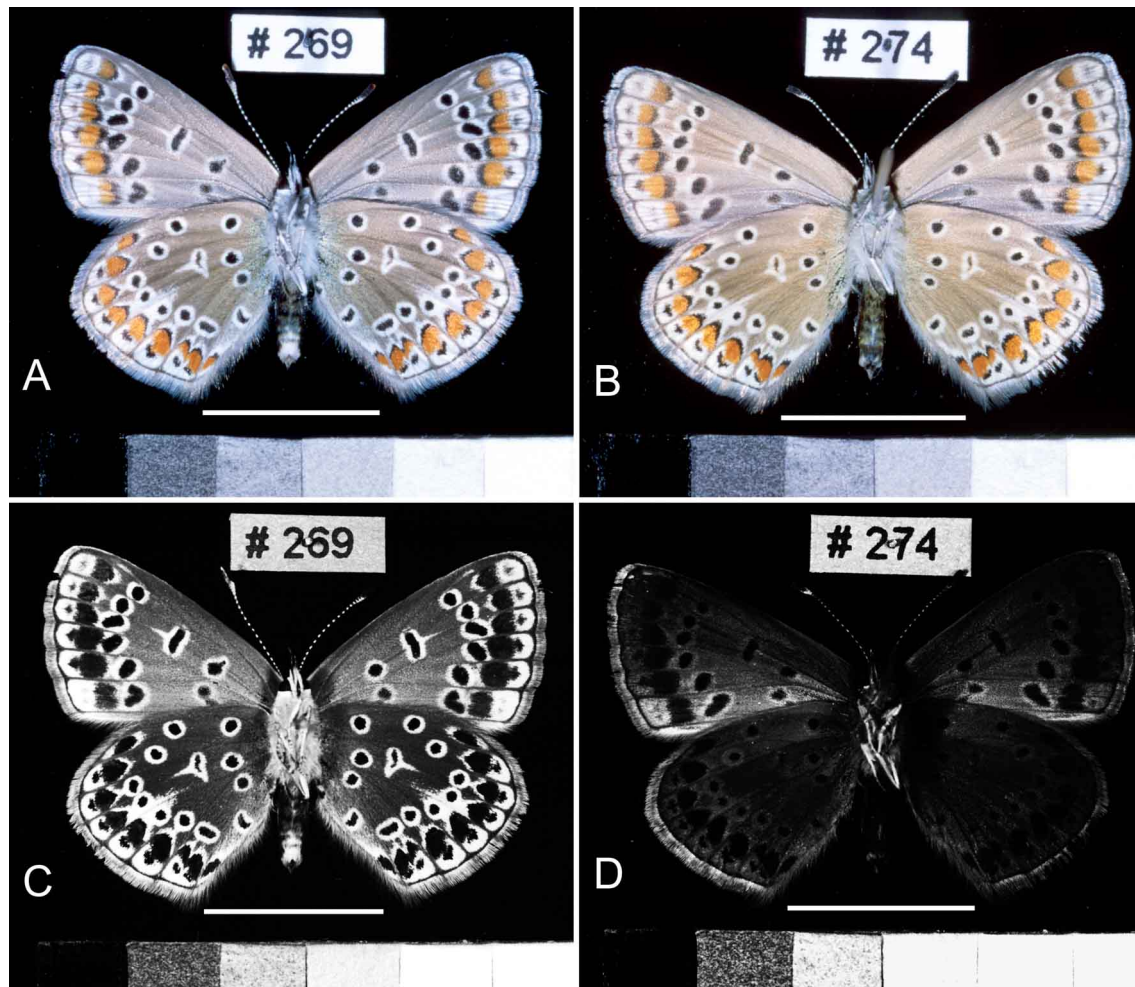


Abb. 3.1: Unterseiten weiblicher Imagines von *Polyommatus icarus*. A und B: Farbphotographien. C und D: UV-Photographien. A: Individuum, das als Raupennahrung ein künstliches Futter erhielt, aus dem keine Flavonoide sequestriert wurden. B: Individuum, das die gleiche, künstliche Raupennahrung erhielt wie das Tier in A, der aber das Flavonoid Quercetin (2,5 % vom Trockengewicht) zugesetzt war. Es gibt nur geringe Unterschiede in der Flügelfärbung im sichtbaren Bereich. C: Gleiches Individuum wie in A. Die orangen und schwarzen Flecken sind stark UV-absorbierend, der Hintergrund weist mittlere Werte der UV-Reflexion auf, und die weißen Flecken reflektieren am meisten UV-Licht. D: Das gleiche Individuum wie in B. Die Flügelunterseiten sind stark UV-absorbierend, wobei die weißen Flecken fast ununterscheidbar vom Hintergrund sind. Ein Gradient zunehmender UV-Reflexion ist in den Vorderflügeln von anterior nach posterior zu sehen. Eine Grauskala bekannter UV-Reflexion (vgl. Abb. 2.5) ist Bestandteil jeder Aufnahme. Skalenstrich: 10 mm.

viduen auf UV-Aufnahmen ganz anders aus. Flavonoidfreie Individuen wiesen sehr helle weiße Flecken auf einem Hintergrund mittlerer Helligkeit auf, während die orangen und die schwarzen Flecken fast das gesamte UV-Licht absorbierten und sehr dunkel erschienen. Die Hintergrundfärbung der flavonoidreichen Tiere war gegenüber der flavonoidfreier Tiere wesentlich dunkler, so daß der Unterschied zu den im UV-Photo schwarz erscheinenden, orangen und schwarzen Flecken fast verschwinden konnte. Am auffälligsten jedoch war, daß bei flavonoidreichen Tieren das Muster der weißen Flecken fast ganz verloren gehen konnte und sich damit das Erscheinungsbild der Tiere völlig veränderte. Bei den flavonoidreichen Tieren war in den Vorderflügeln ein deutlicher Gradient zunehmender UV-Reflexion von anterior nach posterior zu sehen, der bei flavonoidfreien Tieren kaum merklich war. Lebende Tiere werden im UV noch unterschiedlicher als in den Photographien aussehen, da bei ihnen die posterioren Anteile der Vorderflügelunterseiten die meiste Zeit hinter den Hinterflügeln versteckt gehalten werden und allenfalls der vordere Rand gut sichtbar ist. Diese Ergebnisse trafen im wesentlichen für UV-Photographien beider Geschlechter zu, die Unterschiede waren aber ausgeprägter bei Weibchen (vgl. Abb. 3.5, Seite 64 und Abb. 3.6, Seite 65), die in HPLC-Untersuchungen auch fast immer deutlich mehr Flavonoide als Männchen sequestrierten (Wiesen 1993, Burghardt *et al.* 1997a, Schittko 1997, Kornmaier 1999, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a).

Reflexionsspektren mit Konfidenzintervallen Die in den UV-Photographien deutlich gewordenen Unterschiede der Flügelfärbung fanden sich auch in den Reflexionsspektren wieder (Abb. 3.2, Seite 59). Die Mittelwertspektren der Futterbehandlungen (d. h. die über die Individuen gemittelten Spektren der Mittelwerte aus allen Einzelmessungen der Individuen der jeweiligen Futterbehandlung) mit Konfidenzintervallen erlaubten hier den direkten Vergleich der Futterbehandlungen (vgl. Kap. 2.2.5, Seite 35). Außer wenn ausdrücklich angegeben, beziehen sich alle folgenden Angaben auf Weibchen. Die Spektren der dunkelbraunen Flügeloberseiten stiegen, bei geringer Intensität, mit der Wellenlänge monoton an (Abb. 3.2F). Die orangen Flecken beider Flügelseiten wiesen eine sehr geringe und flache Reflexion bis etwa 500 nm auf, mit einem plötzlichen Anstieg bei größeren Wellenlängen und einem kurzen Abfall ab ca. 660 nm (Abb. 3.2D, E). Die Mittelwertspektren und sogar die Konfidenzintervalle der braunen Flügeloberseiten und der orangen Flecken der Oberseiten waren für die beiden Futterbehandlungen fast gleich und sind deshalb in der Abbildung zum Teil nicht voneinander zu trennen. Dies galt auch für die orangen Flecken der Flügelunterseiten im Sichtbaren, während im UV-Bereich die Reflexion bei den flavonoidreichen Tieren etwas geringer war. Dieser Unterschied war statistisch signifikant, wie die nicht-überlappenden Konfidenzintervalle zeigten, aber nur sehr klein in absoluten Zahlen (maximal ca. 1 %) (Abb. 3.2D). Die spektrale Reflexion der weißen Flecken (Abb. 3.2A) flavonoidfreier Tiere war im sichtbaren Bereich mehr oder weniger flach und nahm mit kleineren Wellenlängen langsam ab. Im Gegensatz dazu war die Reflexion der weißen Flecken flavonoidreicher Tiere im UV sehr niedrig, nahm aber ab etwa 400 nm stark zu, um bei ca. 450 nm die Werte flavonoidfreier Tiere zu erreichen. Ab da stieg die Reflexion langsam weiter an, bis sie oberhalb von ca. 620 nm die Werte der flavonoidfreien Tiere signifikant überstieg. Die Reflexionsspektren der Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten (Abb. 3.2B) stiegen monoton an, wobei die der flavonoidfreien Tiere flacher waren. Die Spektren der Hintergrundfärbung der flavonoidreichen Tiere blieben im UV sehr niedrig, überstiegen die der flavonoidfreien Individuen aber oberhalb von

420 nm. Ein ähnliches Muster gab es bei den Spektren der schwarzen Flecken, nur bei viel niedrigeren absoluten Werten der Reflexion (Abb. 3.2C).

Die Konfidenzintervalle der Mittelwerte dieser zwei Futterbehandlungen waren für alle Farben recht klein (Abb. 3.2), was anzeigte, daß die Mittelwertspektren der Individuen, die der Berechnung zugrunde lagen, nahe beieinander lagen. Dies galt insbesondere im UV-Bereich, in dem bei allen Spektren die Reflexion am niedrigsten war. Die verkürzende Bezeichnung der auf Kunstfutter gezogenen Individuen als flavonoidfrei und der auf Kunstfutter mit Zusatz von 2,5 % Quercetin gezogenen als flavonoidreich erscheint also auch nach den Reflexionsspektren und nicht nur nach den HPLC-Untersuchungen von Burghardt (2000) gerechtfertigt. Bei einigen der anderen Futterbehandlungen waren dagegen die Konfidenzintervalle im UV-Bereich am größten (siehe unten).

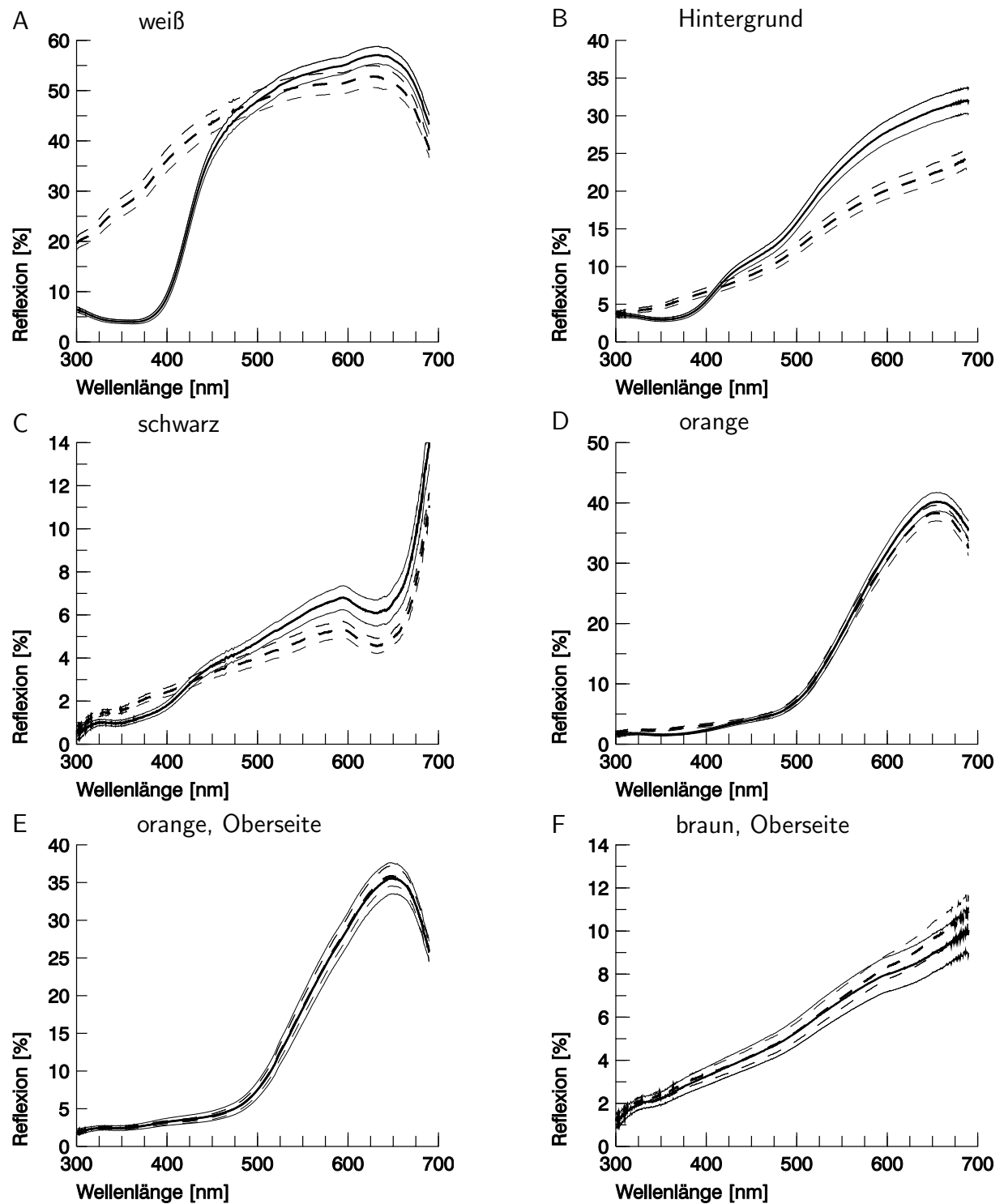


Abb. 3.2: Spektrale Reflexion der Flügel Farben von flavonoidreichen (F+, durchgezogene Linien) und flavonoidfreien (F-, gestrichelte Linien) Weibchen von *P. icarus*. Die Tiere erhielten ein künstliches Raupenfutter ohne Flavonoide oder mit Zusatz von 2,5 % Quercetin. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95-%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A-D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (F+: $n = 27$, F-: $n = 30$). B: Hintergrund (F+: $n = 26$, F-: $n = 29$). C: schwarze Flecken (F+: $n = 26$, F-: $n = 29$). D: orange Flecken (F+: $n = 26$, F-: $n = 29$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (F+: $n = 22$, F-: $n = 22$). F: braun (F+: $n = 23$, F-: $n = 22$). n : Anzahl der Individuen. Von jedem Individuum wurden im allgemeinen pro Farbkategorie 10 (weiß, Hintergrund) bzw. 5 (schwarz, orange, braun) Reflexionsspektren gemessen, deren arithmetisches Mittel als Datenpunkt in die Berechnung der dargestellten Mittelwertspektren der Futterbehandlungen einging.

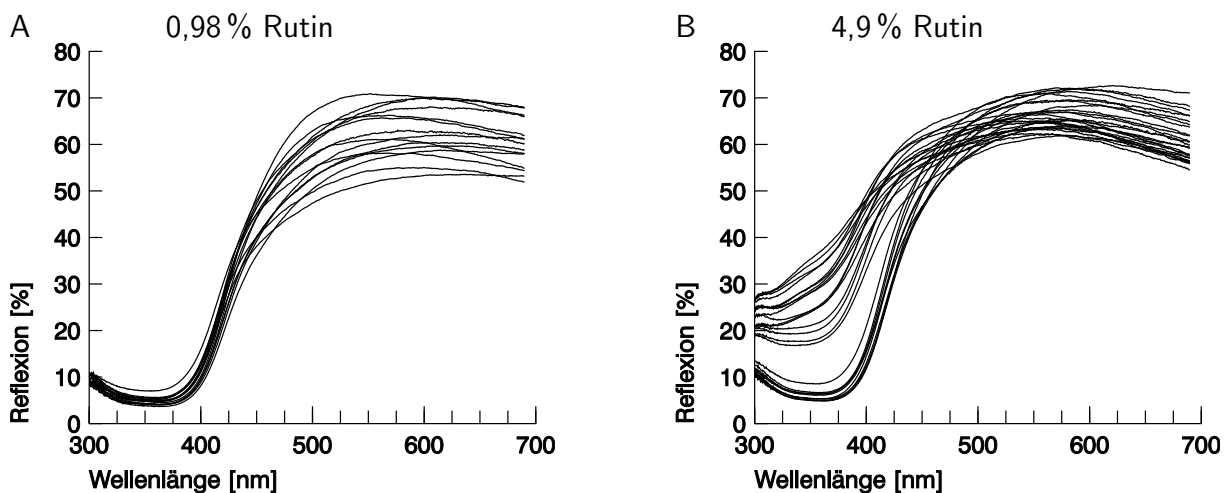


Abb. 3.3: Spektrale Reflexion der weißen Flecken einzelner Individuen von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter eine künstliche Nahrung mit Zusatz von Rutin erhielten. A: 0,98 % Rutin. Mittelwerte von 15 Individuen. B: 4,9 % Rutin. Mittelwerte von 26 Individuen. Je Individuum wurden die Spektren von zehn Meßstellen auf der Hinterflügelunterseite gemittelt.

Andere Futterbehandlungen

Die Spektren der anderen Futterbehandlungen verliefen in der Form grundsätzlich gleichartig (Abb. 3.3, 3.4, B.1, B.2, B.3, B.4, B.5, B.6, B.7) wie die bisher dargestellten. Allgemein fanden sich Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen vor allem in der Steilheit von Flanken und, zu einem geringeren Teil, auch in den erreichten Absolutwerten der Reflexion. Am deutlichsten, weil nicht von anderen Pigmenten überdeckt, wurden die oben dargestellten Effekte von Flavonoiden in der Raupennahrung bei den Spektren der weißen Flecken sichtbar. Deshalb gehe ich im folgenden besonders auf diese Spektren ein, bevor die anderen Farbkategorien behandelt werden.

Weißer Flecken Fast alle Futterbehandlungen wiesen im UV ähnlich geringe Werte der Reflexion auf, wie sie für die flavonoidreichen Tiere (Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin) gefunden wurden. Nur Tiere, die auf Blättern von *Medicago sativa* oder auf Kunstfutter mit 4,9 % Rutin aufwuchsen, hatten teilweise deutlich höhere Werte der Reflexion im UV.

Wie oben erläutert, wiesen die weißen Flecken einheitlich aller Individuen von Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin eine sehr geringe Reflexion im UV auf (Abb. 3.2, B.1). Bei Tieren die nur ein Fünftel dieser Quercetinkonzentration (0,5 %) in Kunstfutter erhielten, lagen die Reflexionsspektren der weißen Flecken im gesamten Wellenlängenbereich etwas über denen der Tiere mit der hohen Konzentration (Abb. B.1). Die Werte im UV waren aber trotzdem noch sehr klein und setzten sich deutlich von denen im sichtbaren Wellenlängenbereich ab. Die Konfidenzintervalle dieser beiden Futterbehandlungen überlappten nicht und waren sehr schmal, d. h. die Futterbehandlungen unterschieden sich signifikant und die (Mittelwerte der) einzelnen Individuen waren einander sehr ähnlich.

Vergleicht man die Spektren der Tiere von Kunstfutter mit 0,98 % und 4,9 % Rutin miteinander, so zeigt sich ein ganz anderes Bild (Abb. B.2A). Diese Tiere erhielten mit der Nahrung zwar, als Masse ausgedrückt, unterschiedliche Mengen von Flavonoiden, aber die gleiche molare (!) Flavonoidkonzentration und damit die gleiche molare Konzentration des Chromophors wie die Tiere mit 0,5 % bzw. 2,5 % Quercetin im Futter. Die Reflexi-

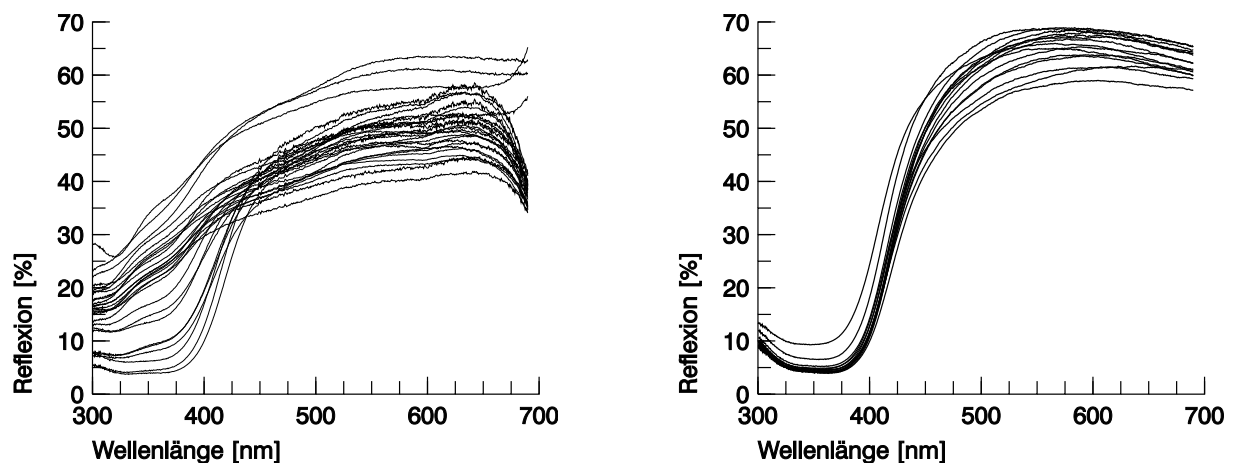


Abb. 3.4: Spektrale Reflexion der weißen Flecken einzelner Individuen von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blätter bzw. Blüten von *Medicago sativa* erhielten. A: Blätter. Mittelwerte von 27 Individuen. B: Blüten. Mittelwerte von 15 Individuen. Je Individuum wurden im allgemeinen die Spektren von zehn Meßstellen auf der Hinterflügelunterseite gemittelt.

on der Tiere der niedrigeren Rutinkonzentration lag im Bereich der Werte der Tiere der niedrigeren (und damit gleichen molaren) Konzentration von Kunstfutter mit Quercetin. Die Reflexion im UV war wie bei den Quercetintieren sehr klein (bis zu unter 5 %), und auch die Konfidenzintervalle im UV waren sehr schmal, da die Werte der einzelnen Individuen sehr nahe beieinander lagen (Abb. 3.3A). Demgegenüber lag der Mittelwert der Reflexion der Tiere der höheren Rutinkonzentration im UV- und Blaubereich weit darüber, und die Konfidenzintervalle im UV waren deutlich größer als bei allen anderen Futterbehandlungen (Abb. B.2A). Betrachtet man die dem Mittelwert dieser Futterbehandlungen zugrundeliegenden Mittelwertspektren der einzelnen Individuen (Abb. 3.3B), so wird deutlich, daß es, wiederum anders als bei den bisher besprochenen Futterbehandlungen, beim Kunstfutter mit 4,9 % Rutin offenbar zwei Gruppen von Individuen gab. Zehn der insgesamt 26 Individuen wiesen eine sehr geringe Reflexion im UV auf, wie sie typisch für die Tiere der bisher dargestellten flavonoidhaltigen Futtermedien war. Die Reflexion der anderen 16 Individuen lag dagegen im UV deutlich höher, und die meisten Spektren ähnelten denen von Tieren, die Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz erhalten hatten (vgl. Abb. 3.3, Abb. 3.2A). Bei einigen der Tiere mit der hohen UV-Reflexion läßt allerdings die Form der Spektren den Einfluß von Flavonoiden errahnen. Auf diese Futterbehandlung reagierten die Individuen also unterschiedlich. Ein Teil der Individuen (38 %) reagierte auf die hohe Rutinkonzentration im Futter mit veränderten Flügelfarben, wie sie auch bei den anderen Gruppen mit flavonoidhaltigem Kunstfutter gefunden wurden, während beim überwiegenden Teil (63 %) der Individuen keine oder nur eine kaum merkliche Beeinflussung der Flügelfarben zu erkennen war. Da das Futter eine sehr homogene Mischung war, müssen diesem Unterschied in den Flügelfarben individuelle Unterschiede in der physiologischen Reaktion auf die hohe Rutinkonzentration zugrunde liegen. Die Nachkommen (F1) einzelner Weibchen verhielten sich bei der Reaktion auf die hohe Flavonoidkonzentration uneinheitlich. Ebenso wenig determinierte die geographische Herkunft (Bayreuth oder Regensburg) der Mutter, ob ein Individuum dieser Futterbehandlung eine hohe oder eine niedrige UV-Reflexion aufwies.

Die Reflexion der auf natürlichen Futterpflanzen aufgewachsenen Tiere lag im UV-Bereich meist deutlich unter 10 % (Abb. B.3A, B.4A, B.5A, B.6A, B.7A). Nur die auf

Medicago-sativa-Blättern aufgezogenen Tiere unterschieden sich hier klar von allen anderen Futterpflanzen und Futterpflanzenteilen (Abb. 3.4A, B.5A). Der Mittelwert der Individuen dieser Futterbehandlung stieg von 15 % bei 300 nm auf 30 % bei 400 nm an. Die Konfidenzintervalle waren, bei kleineren Absolutwerten der Reflexion, vom UV bis zu ca. 450 nm am größten, da sich die Individuen in diesem Bereich zum Teil erheblich unterschieden (Abb. 3.4). Die meisten Individuen wiesen Spektren auf, die denen der Tiere von flavonoidfreiem Kunstfutter ähnelten und die alle mehr oder weniger parallel waren, aber etwas in der Höhe versetzt. Bei einem knappen Drittel der Individuen fiel hingegen die Reflexion vom Sichtbaren ab etwa 450 nm zum UV hin deutlich ab, wobei einige der Individuen im UV so niedrige Werte der Reflexion wie bei den anderen Futterbehandlungen erreichten. Die unterschiedlichen Kurven deuten darauf hin, daß ein Teil der Tiere unterschiedliche Mengen UV-absorbierender Flavonoide aus den *Medicago-sativa*-Blättern sequestriert und in die Flügel eingelagert hatte. Die allermeisten Individuen von *Medicago-sativa*-Blättern taten dies aber offenbar nicht, so daß sie sich in der Reflexion der weißen Flecken bis hinauf zu etwa 450 nm weit von den Tieren absetzten, die Blüten der gleichen Futterpflanze gefressen hatten. Als Ursache für die so unterschiedliche Flavonoidsequestrierung aus den *Medicago*-Blättern können unerkannte Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung des Futters, anders als beim Kunstfutter mit 4,9 % Rutin nicht ausgeschlossen werden.

Melilotus officinalis war neben *Medicago sativa* die einzige Pflanzenart, bei der im UV ein, wenn auch geringer, Unterschied zwischen den Tieren von Blüten- und Blattnahrung bestand (Abb. B.6A). Im UV lag die Reflexion der Blütentiere etwas unter der der Blatttiere und zu größeren Wellenlängen hin verlief das Reflexionsspektrum der Blütentiere flacher. Ab etwa 550 nm war es dann anhand der Konfidenzintervalle nicht mehr von dem der Blatttiere zu trennen. Auch bei *Lotus corniculatus* verlief das Reflexionsspektrum der Blütentiere im Bereich von 410 nm bis 500 nm etwas flacher als das der Blatttiere (Abb. B.4A). Bei *Trifolium repens* lag die Reflexion der auf Blättern gezogenen Individuen oberhalb von ca. 420 nm über der der Blütentiere (Abb. B.7A).

Zusammenfassend lag, wenn in einem Spektralbereich überhaupt ein Unterschied bestand, die Reflexion der weißen Flecken bei Tieren, die Blüten gefressen hatten, immer unter der von Tieren, die Blätter derselben Pflanzenart gefressen hatten. Dies war bei vier der Futterpflanzenarten (*Lotus corniculatus*, *Medicago sativa*, *Melilotus officinalis* und *Trifolium repens*) der Fall, nicht jedoch bei *Coronilla varia*, bei der (mit nur sehr kleinem Stichprobenumfang) kein Unterschied zwischen Blättern und Blüten festzustellen war.

Hintergrund Wenn bei den Spektren der weißen Flecken ein großer Unterschied im UV zwischen Behandlungen gegeben war, so fand sich ein zwar geringerer, aber immer noch deutlicher Unterschied in der gleichen Richtung auch zwischen den Spektren der Hintergrundfärbung (Kunstfutter ohne Flavonoide *vs.* Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin, Abb. B.1B; Kunstfutter mit 0,98 % Rutin *vs.* Kunstfutter mit 4,9 % Rutin, Abb. 3.3, B.1B; *Medicago sativa* Blätter *vs.* Blüten, Abb. 3.4, B.5B). Bei den anderen Futterbehandlungen ergaben sich im UV-Bereich keine Unterschiede in der Reflexion. Beim Vergleich der Tiere von flavonoidfreiem Kunstfutter mit denen von Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin lag die Reflexion der flavonoidhaltigen Tiere im UV unter der der flavonoidfreien Tiere, überstieg sie bei einem steileren Anstieg des Spektrums aber im sichtbaren Bereich (Abb. 3.2B). Ähnliches fand sich, schwächer ausgeprägt, auch bei den im UV unter den Blatttieren, im

sichtbaren aber darüber liegenden Blütentieren von *Medicago sativa* (Abb. 3.4, B.5B).

Schwarze Flecken Die Reflexion der schwarzen Flecken war erwartungsgemäß sehr gering (Abb. B.1C, B.2C, B.3C, B.4C, B.5C, B.6C, B.7C). Anhand der Konfidenzintervalle ergaben sich teilweise statistisch signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen, wie etwa zwischen Kunstfutter mit und ohne Zusatz von 2,5 % Quercetin (Abb. 3.2C). Die absoluten Unterschiede waren aber nur sehr klein, und die Flecken liegen immer umgeben von (außer im UV-Bereich) sehr viel helleren weißen Bereichen, so daß ich diesen Unterschieden keine biologische Bedeutung zumesse.

Orange Flecken der Ober- und Unterseiten, braune Oberseiten Bei diesen Flügelfarben ergaben sich keine Unterschiede beim Vergleich der Kunstfutterbehandlungen oder der Blüten- und Blatttiere einer Pflanzenart (Abb. B.1D–F, B.2D–F, B.3D–F, B.4D–F, B.5D–F, B.6D–F, B.7D–F). Nur die Reflexion der orangen Flecken der Flügeloberseite von auf *Trifolium-repens*-Blättern aufgezogenen Tieren lag über der der entsprechenden Blütentiere (Abb. B.7E).

Erscheinungsbild im Sichtbaren und UV Die Unterschiede in den Reflexionsspektren zwischen Tieren, die auf verschiedenen natürlichen Futterpflanzen gezogen wurden, spiegelten sich auch auf Farb- und UV-Photographien wider. Im sichtbaren Wellenlängenbereich waren keine Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen anhand einzelner Individuen festzustellen (Abb. 3.5). Anders dagegen im UV. Die meisten Tiere, die Blätter von *Medicago sativa* fraßen, wiesen auch im UV helle Flügelbereiche auf, und vor allem die weißen Flecken waren deutlich erkennbar (Abb. 3.5). Diese Falter sahen im UV aus wie die Tiere von Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz (Abb. 3.1C). Bei den Tieren der anderen Futterpflanzen und Futterpflanzenteile verschwanden die weißen Flecken im UV-Photo weitestgehend, und die Hintergrundfärbung erschien etwas dunkler (Abb. 3.5), ganz wie bei den Tieren mit 2,5 % Quercetin im Kunstfutter (Abb. 3.1D). Zuweilen waren die Falter, die als Raupen Blattnahrung erhielten, im UV ein klein wenig heller als die, die mit Blüten gefüttert wurden.

Bei Farb- und UV-Photographien von Männchen ergab sich das gleiche Bild, nur waren Männchen im UV generell heller gefärbt (Abb. 3.6). Bei Männchen mit einer allgemein geringen UV-Reflexion der Flügelunterseiten reflektierte auch die blaue Strukturfärbung der Flügelunterseiten entlang des Körpers sehr wenig UV, ganz im Gegensatz zur blauen Strukturfarbe der Flügeloberseiten (Kap. 3.1.5, Seite 91).

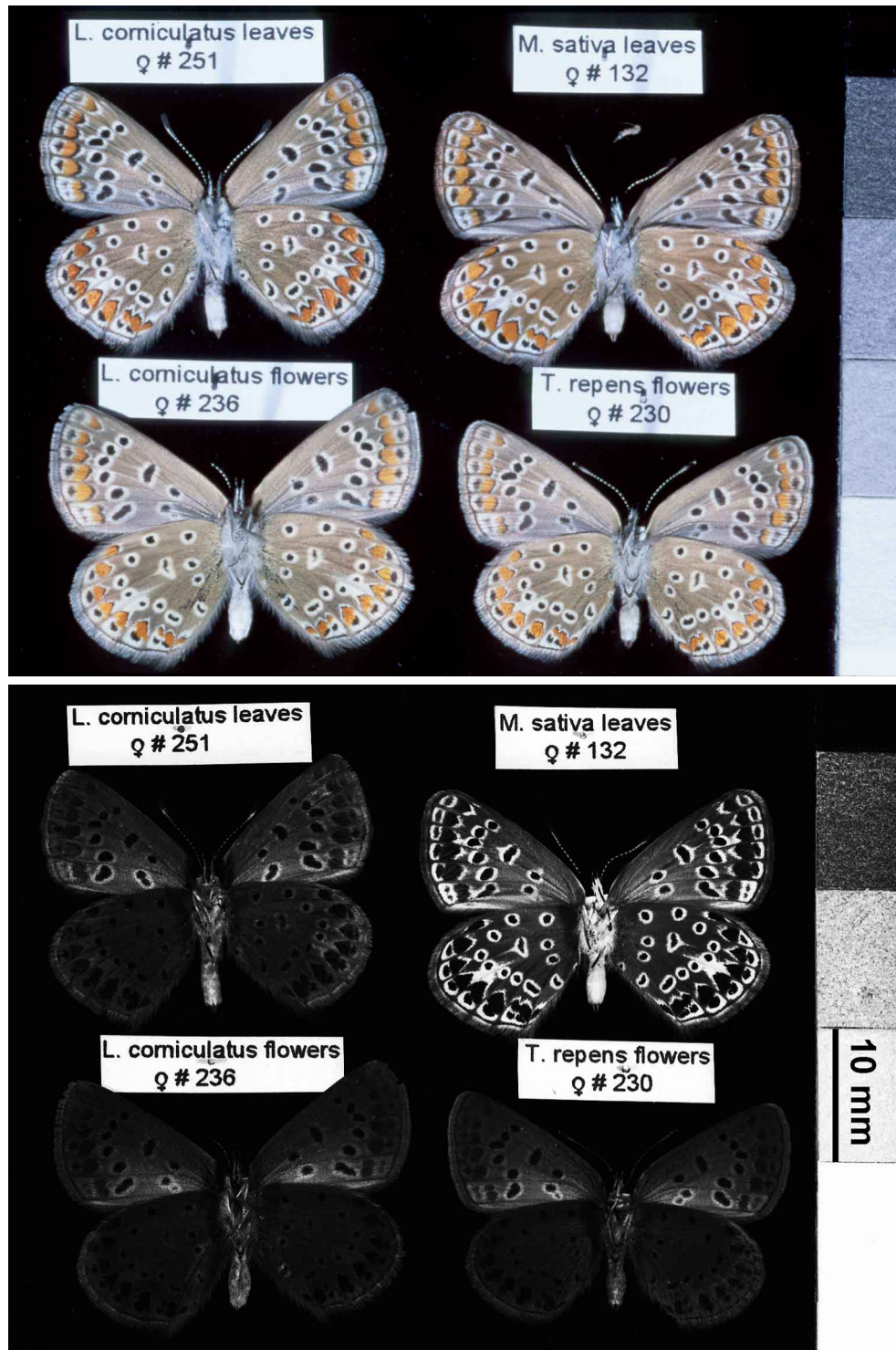


Abb. 3.5: Farbphotographie (oben) und UV-Photographie (unten) der Unterseiten weiblicher Imagines von *Polyommatus icarus*, die auf verschiedenen, natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden: Blätter von *Lotus corniculatus* (links oben), Blüten von *Lotus corniculatus* (links unten), Blätter von *Medicago sativa* (rechts oben) und Blüten von *Trifolium repens* (rechts unten). Die Stufen der Grausakla sind 10 mm breit. Skalenstrich: 10 mm.

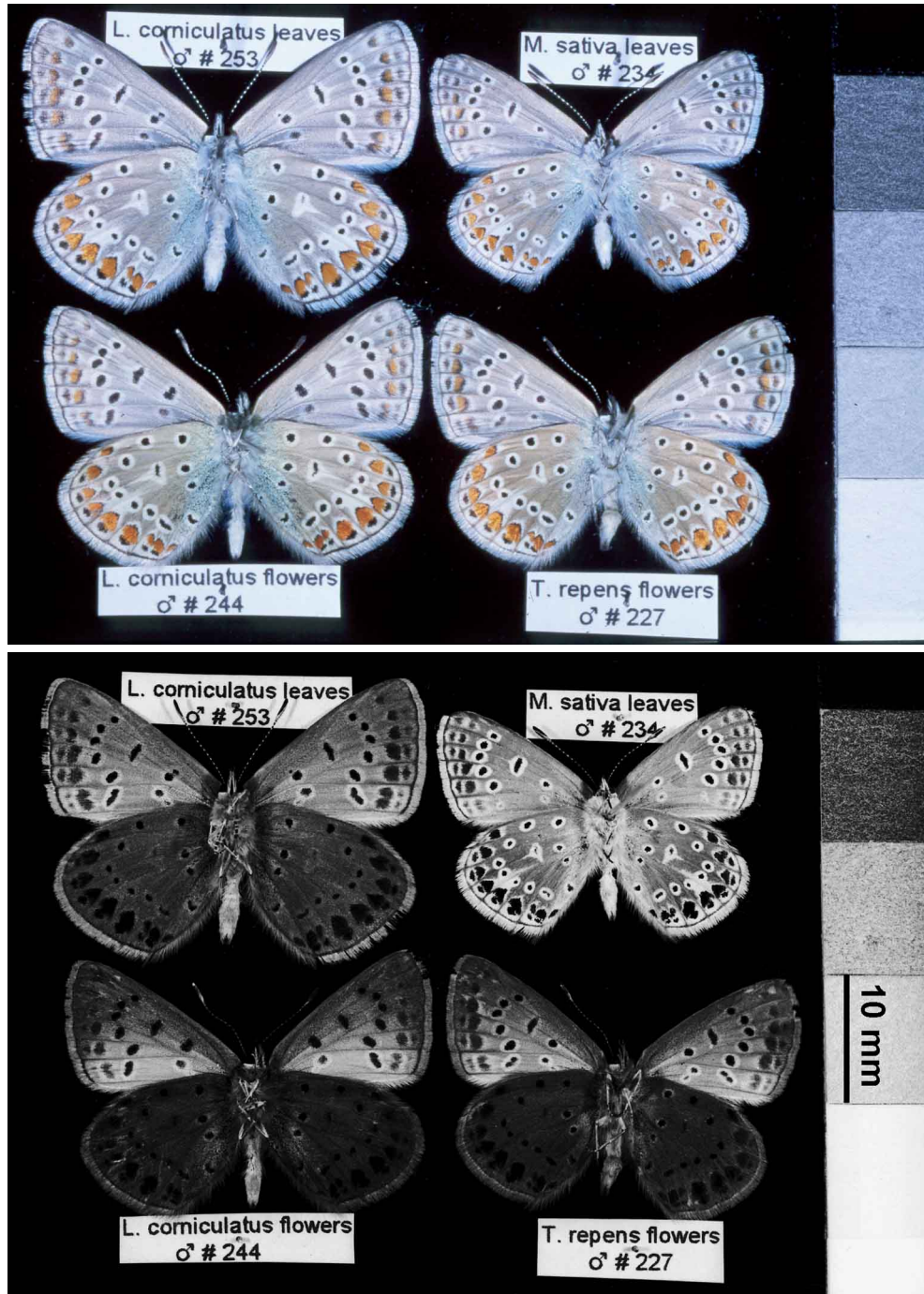


Abb. 3.6: Unterseiten männlicher Imagines von *Polyommatus icarus*, die auf verschiedenen, natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden: Blätter von *Lotus corniculatus* (links oben), Blüten von *Lotus corniculatus* (links unten), Blätter von *Medicago sativa* (rechts oben) und Blüten von *Trifolium repens* (rechts unten). Die Stufen der Grausakla sind 10 mm breit. Skalenstrich: 10 mm.

Reflexionsspektren und Flavonoidkonzentration der Falter

Aus dem bisher Dargestellten wurde deutlich, daß der Effekt von Flavonoiden auf die Flügelfarben am ausgeprägtesten bei den weißen Flügelflecken zum Tragen kam. Hier konnte sich die hohe Reflexion im UV-Bereich bei flavonoidfreien Tieren durch das Vorhandensein von Flavonoiden stark verringern, weil die Pigmentwirkung der Flavonoide nicht durch andere, auch UV-absorbierende Pigmente verdeckt wurde. Deshalb untersuchte ich, ob es einen Zusammenhang der mittleren spektralen Reflexion der weißen Flecken im UV- (300–400 nm) und Violettbereich (400–450 nm) mit der Flavonoidkonzentration in den Faltern gab. Bei **Wiesen (1993)**, **Wiesen et al. (1994)** und **Burghardt (2000)** finden sich Angaben zur Flavonoidkonzentration in den Faltern von *P. icarus*, die auf neun der auch von mir verwendeten Futtermedien gezogen worden waren (*Coronilla varia*, Blüten; *Lotus corniculatus*, Blüten; *Medicago sativa*, Blätter und Blüten; *Melilotus officinalis*, Blüten; *Trifolium repens*, Blätter und Blüten; das von mir entwickelte Kunstfutter, ohne Flavonoidzusatz und mit 2,5 % Quercetin). Diese Daten verglich ich in Regressionsanalysen mit der logarithmierten mittleren spektralen Reflexion in den Bereichen 300–400 nm und 400–450 nm (Mittelwerte der Futterbehandlungen). Wegen des Lambert-Beerschen Gesetzes erwartet man einen etwa linearen Zusammenhang zwischen den Logarithmus-transformierten Werte der Reflexion und der Flavonoidkonzentration.

Die Flavonoidkonzentration korrelierte negativ sowohl mit der logarithmierten mittleren Reflexion im UV-Bereich (Abb. 3.7) als auch mit der logarithmierten mittleren Reflexion im Violettbereich (Abb. 3.8). Die Flavonoidkonzentration erklärte dabei etwa 76 % bzw. 73 % der Varianz der mittleren spektralen Reflexion. Diese Werte sind erstaunlich hoch, wenn man die verschiedenen Einschränkungen des Vergleichs der chemischen mit den optischen Daten bedenkt. Nicht alle Flavonoide der Tiere sind in den Flügeln deponiert, während die chemischen Analysen an Ganzkörperextrakten durchgeführt worden waren. Die chemischen Daten stammten nicht von denselben Tieren wie die optischen Untersuchungen. Es dürften auch Unterschiede in der spektralen Absorption der, in Abhängigkeit vom Raupenfutter differierenden, sequestrierten Flavonoide vorhanden sein. Trotzdem kann die mittlere spektrale Reflexion der weißen Flecken im UV- und im Violettbereich, mit leichten Einschränkungen, als Maß für die Menge sequestrierter Flavonoide dienen.

Im Violettbereich bis ca. 450 nm stieg die Reflexion der weißen Flecken bei flavonoidhaltigen Tieren zu längeren Wellenlängen stark an. Unterschiede in der Lage und der Steilheit der Kanten der Reflexionsspektren machten einen Großteil der Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen aus. Sie fanden ihren Niederschlag auch im Mittelwert der spektralen Reflexion in diesem Bereich, der zu einem Großteil durch die Flavonoidkonzentration der Falter erklärt werden kann. Im Spektralbereich von 400–450 nm lagen auch die Kanten der Absorptionsspektren von häufig sequestrierten Flavonoiden (Abb. 1.2). Zunehmende Mengen von Flavonoiden verschieben die Kanten der spektralen Reflexion der weißen Flecken zum Langwelligen.

Weder bei den Tieren von flavonoidfreiem Kunstfutter ($r^2 = 0,054$; $n = 30$; $t_{=1,266}$; $P = 0,216$), noch bei den Tieren von Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin ($r^2 = 0,144$; $n = 24$; $t_{= -1,927}$; $P = 0,067$) war ein signifikanter Einfluß der Körpergröße – gemessen als Flügellänge – auf die mittlere Reflexion im Kurzwelligen festzustellen.

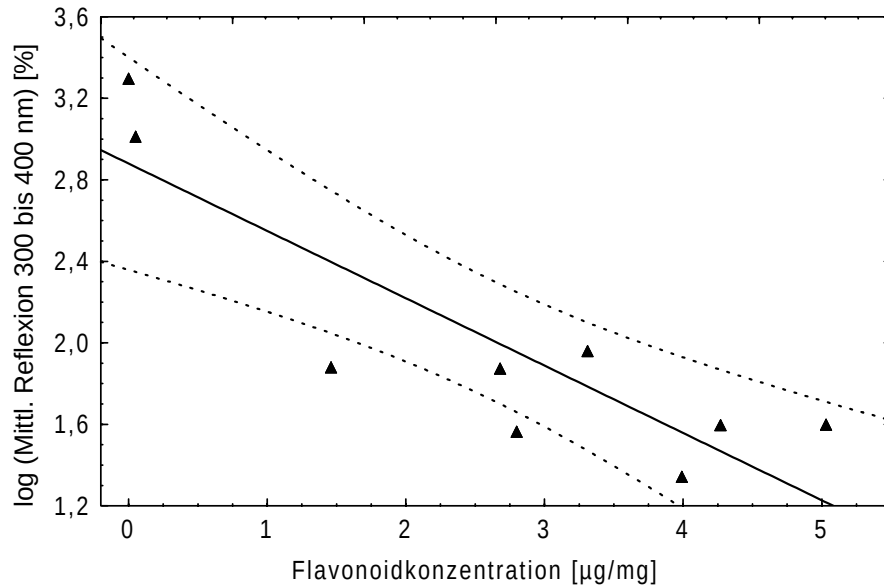


Abb. 3.7: Mittlere spektrale Reflexion der weißen Flügelflecken im UV-Bereich (300–400 nm) in Abhängigkeit von der Flavonoidkonzentration der Falter. Daten der Flavonoidkonzentration aus [Wiesen \(1993\)](#), [Wiesen *et al.* \(1994\)](#) und [Burghardt \(2000\)](#). Regressionsgerade (mit 95%-Konfidenzintervall): $y = 2,88 - 0,33x$; $r^2 = 0,763$; $n = 9$; $t_7 = -4,749$; $P = 0,0021$.

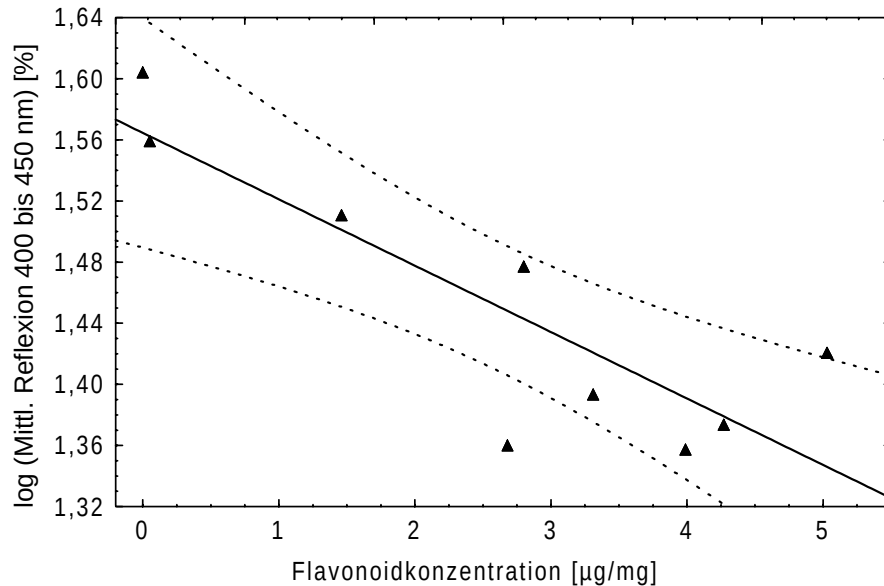


Abb. 3.8: Mittlere spektrale Reflexion der weißen Flügelflecken im Violettbereich (400–450 nm) in Abhängigkeit von der Flavonoidkonzentration der Falter. Daten der Flavonoidkonzentration aus [Wiesen \(1993\)](#), [Wiesen *et al.* \(1994\)](#) und [Burghardt \(2000\)](#). Regressionsgerade (mit 95%-Konfidenzintervall): $y = 1,56 - 0,04x$; $r^2 = 0,729$; $n = 9$; $t_7 = -4,336$; $P = 0,0034$.

3.1.2 Hauptkomponentenanalyse von Reflexionsspektren

Es wurden zwölf Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionsspektren durchgeführt (die Kombination aller Kunstfutterbehandlungen und die Kombination aller Behandlungen mit natürlichem Futter, jeweils für die vier Farben der Flügelunterseite und zwei Farben der Flügeloberseite), deren Ergebnisse weiter mit MANOVAs analysiert wurden. Entsprechend untersuchte ich die mittlere Reflexion der Flügel Farben in ANOVAs für die Kombination aller Kunstfutterbehandlungen und für die Kombination aller Behandlungen mit natürlichem Futter.

ANOVAs der Mittelwerte der Reflexionsspektren

Der Mittelwert eines Reflexionsspektrums ist ein Maß für die Intensität einer Farbe. Er unterscheidet sich von einem sonst oft verwendeten Maß der Intensität, dem Integral über dem Spektrum (vgl. Gleichung 2.1, Seite 26), nur durch eine, vom gewählten Wellenlängenbereich (bzw. der Anzahl der Meßpunkte; je nach Art der Berechnung) abhängige Konstante. Dabei hat der Mittelwert durch seine Unabhängigkeit vom betrachteten Wellenlängenintervall den Vorteil, anschaulicher zu sein.

Kunstfutter Ich fand bei allen Flügel Farben, außer den orangen Flecken der Flügelunterseiten und der braunen Oberseitenfärbung, signifikante Unterschiede zwischen den Kunstfutterbehandlungen (Tab. 3.1). Das erreichte Signifikanzniveau lag dabei sehr hoch. Die Farbintensität wird demnach bei allen Musterlelementen der Flügelzeichnung von *P. icarus* stark vom Flavonoidgehalt der larvalen Ernährung beeinflusst.

Natürliche Futterpflanzen Es gab bei allen Flügel Farben hochsignifikante Unterschiede zwischen den Futterpflanzenarten (Tab. 3.2). Außer bei den orangen Flecken der Flügelober- und der Flügelunterseiten lagen auch hochsignifikante Unterschiede in der mittleren Reflexion zwischen den auf Blättern und den auf Blüten gezogenen Tieren vor.

Absolute Unterschiede Betrachtet man die Unterschiede in der mittleren Reflexion zwischen den Futterbehandlungen, so fällt auf, daß die absoluten Differenzen bei vier der sechs Flügel Farben (schwarz, Hintergrund, orange auf der Flügelunterseite und die braune Oberseitenfärbung) mit 0,9–3,3 % trotz teilweise gegebener statistischer Signifikanz nur sehr klein waren (Tab. 3.1, 3.2). Sehr große absolute Unterschiede gab es allerdings bei den weißen Flecken (maximal 12,8 % bzw. 14,2 %), bei deren Reflexionsspektren vor allem im UV große Unterschiede vorlagen. Die mittlere Reflexion der weißen Flecken lag bei Blütentieren immer unter der von auf Blättern derselben Art aufgezogenen Tieren, außer bei *Coronilla*, bei der nur sehr wenige Individuen vermessen werden konnten. Die mittlere Reflexion der orangen Flecken der Flügeloberseiten differierte absolut ebenfalls deutlich, wenn auch bei weitem nicht so sehr wie bei den weißen Flecken. Große Unterschiede lagen hier vor allem zwischen den verschiedenen Kunstfutterbehandlungen und zwischen den Futterpflanzenarten vor. Die absoluten Differenzen zwischen Blüten und Blättern einer Art waren geringer. Die Anzahl und Ausbildung der orangen Flecken der Flügeloberseite waren sehr variabel und stark von der Größe eines Tieres abhängig. Diese Flecken waren weniger scharf gegen die dunkelbraune Grundfärbung abgegrenzt als die

Tab. 3.1: Mittlere spektrale Reflexion der Flügefalten von weiblichen *Polyommatus icarus*, die auf künstlichen Futtermedien mit unterschiedlichen Flavonoidgehalten aufgezogen wurden. Für Details der statistischen Auswertung siehe Kap. 2.2.4, S. 34.

Statist. Ergebnisse	Flügelunterseite			Flügeloberseite		
	weiß	schwarz	orange	Hintergrund	orange	braun
F^i	50,01	50,17	2,46	15,88	25,31	1,69
Freiheitsgrade	4, 106	4, 106	4, 106	4, 105	4, 75	4, 95
P^{ii}	0,0001*	0,0001*	0,0500	0,0001*	0,0001*	0,1590
Mittl. Reflexion (%) ⁱⁱⁱ						
flavonoidfrei	43,7 ^a	3,8 ^a	14,8	13,0 ^a	14,2 ^a	5,7
Quercetin 0,5%	44,0 ^a	2,6 ^b	15,9	15,1 ^{bc}	18,9 ^b	6,3
Quercetin 2,5%	36,1 ^b	4,3 ^a	14,8	16,3 ^b	14,0 ^a	5,4
Rutin 0,98%	41,7 ^a	2,4 ^b	14,7	13,2 ^{ac}	16,6 ^c	5,8
Rutin 4,9%	50,3 ^c	2,2 ^b	15,9	13,6 ^{ac}	17,8 ^{bc}	5,9
Max. Differenz ^{iv}	14,2	2,1	1,2	3,3	4,9	0,9

ⁱ Ergebnis einer ANOVA mit Meßwiederholungen.
ⁱⁱ Ein Asteriskus* kennzeichnet Signifikanz auf dem 5%-Niveau (sequentielle Bonferroni-Hochberg-Korrektur für 6 Tests).
ⁱⁱⁱ Homogene Gruppen (nach Scheffé-Test) sind durch hochgestellte Kleinbuchstaben^{abc} gekennzeichnet.
^{iv} Differenz zwischen dem kleinsten und dem größten Mittelwert.

Tab. 3.2: Mittlere spektrale Reflexion der Flügelfarben von weiblichen *Polyommatus icarus*, die auf natürlichen Futterpflanzen aufgezogen wurden. Für Details der statistischen Auswertung siehe Kap. 2.2.4, S. 34.

Statist. Ergebnisse	Flügelunterseite				Flügeloberseite	
	weiß	schwarz	orange	Hintergrund	orange	braun
EFFEKT FUTTERPFLANZENART						
F^i	25,65	45,75	8,00	5,61	23,88	4,40
Freiheitsgrade	4, 131	4, 133	4, 132	4, 131	4, 81	4, 127
P^{ii}	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0023*
EFFEKT ORGAN (BLÜTEN vs. BLÄTTER)						
F^i	35,74	37,47	0,03	9,08	0,00	6,47
Freiheitsgrade	1, 131	1, 133	1, 132	1, 131	1, 81	1, 127
P^{ii}	0,0001*	0,0001*	0,8463	0,0031*	0,9694	0,0122*

Mittl. Reflexion (%)ⁱⁱⁱ

<i>Lotus</i> Blätter	46,3 ^{af}	2,4 ^a	15,8 ^{ab}	14,4 ^{abc}	16,7 ^a	4,8 ^{abc}
<i>Lotus</i> Blüten	41,1 ^{acde}	2,6 ^a	16,7 ^b	15,9 ^c	18,9 ^a	6,3 ^c
<i>Coronilla</i> Blätter	42,7 ^{acdef}	2,1 ^a	15,1 ^{ab}	14,2 ^{abc}	15,7 ^{abc}	4,8 ^{abc}
<i>Coronilla</i> Blüten	46,5 ^{adef}	2,8 ^{ab}	15,2 ^{ab}	15,6 ^{abc}	17,2 ^{ac}	6,7 ^{bc}
<i>Medicago</i> Blätter	39,1 ^{cd}	3,4 ^b	14,1 ^a	12,5 ^a	12,8 ^{bc}	4,8 ^{abc}
<i>Medicago</i> Blüten	33,7 ^b	3,9 ^b	14,2 ^{ab}	13,7 ^{abc}	12,3 ^{bc}	5,2 ^{abc}
<i>Melilotus</i> Blätter	46,4 ^f	2,0 ^a	15,7 ^{ab}	13,2 ^{ab}	15,3 ^{ac}	5,1 ^{abc}
<i>Melilotus</i> Blüten	39,9 ^{cde}	2,2 ^a	14,9 ^{ab}	15,1 ^{bc}	16,9 ^a	4,7 ^{ab}
<i>Trifolium</i> Blätter	44,2 ^{acdf}	2,1 ^a	14,7 ^{ab}	14,7 ^{abc}	16,3 ^{ac}	5,0 ^{abc}
<i>Trifolium</i> Blüten	37,2 ^{bc}	3,6 ^b	14,6 ^{ab}	14,0 ^{abc}	11,3 ^b	4,2 ^a
Max. Differenz ^{iv}	12,8	1,9	2,6	3,4	7,6	2,5

ⁱ Ergebnis einer ANOVA mit Meßwiederholungen.

ⁱⁱ Ein Asteriskus* kennzeichnet Signifikanz auf dem 5%-Niveau (sequentielle Bonferroni-Hochberg-Korrektur für 6 Tests).

ⁱⁱⁱ Homogene Gruppen (nach Scheffé-Test) sind durch hochgestellte Kleinbuchstaben^{a-f} gekennzeichnet.

^{iv} Differenz zwischen dem kleinsten und dem größten Mittelwert.

andersfarbigen Flecken. Sie wiesen daher im Farbton Übergänge zu braun auf, was die großen Unterschiede in der mittleren Reflexion erklären könnte.

Vergleich der einzelnen Futterbehandlungen In *post-hoc*-Tests lokalisierte ich die signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Futterbehandlungen. Die sich dabei ergebenden, homogenen Gruppen von Futterbehandlungen unterschieden sich deutlich zwischen den einzelnen Flügelfarben. Dies galt sowohl für die Kunstfutterbehandlungen wie für die Behandlungen mit natürlichem Raupenfutter (Tab. 3.1, 3.2). Es war nicht möglich, einfache Gruppierungen der Futterbehandlungen einheitlich für mehrere Flügelfarben vorzunehmen. Die einzelnen Futterbehandlungen wirkten sich also auf die mittlere Reflexion der verschiedenen Flügelfarben jeweils unterschiedlich aus.

Korrelationsmatrizen

Die Korrelationsmatrizen aller Hauptkomponentenanalysen waren schlecht konditioniert, das heißt bei diesen Korrelationsmatrizen waren einige Variablen hoch interkorreliert und daher redundant (Anonymus 1999b). Dies überrascht nicht, da alle Reflexionsspektren sehr glatt waren und ebene Bereiche aufwiesen. Um eine schlecht konditionierte Matrix invertieren zu können, ein notwendiger Schritt bei der Durchführung einer Hauptkomponentenanalyse, reduzierte das verwendete Statistikprogramm (Anonymus 1999a) solange die Korrelation der Variablen, bis die Inversion der Matrix möglich war. Dieses Verfahren stellt für die hier betrachteten Fragen kein Problem dar, da die Muster der Hauptkomponenten dadurch nicht wesentlich beeinflusst werden, obwohl die Ergebnisse nicht ganz exakt sind (Anonymus 1999b).

Eigenwerte und erklärte Varianz

Die Eigenwerte der ersten drei Hauptkomponenten waren sehr groß, das heißt, sie erklärten den größten Teil der zwischen den Spektren vorliegenden Varianz der Spektrenform. In jeder Analyse extrahierte die erste Hauptkomponente bereits mindestens 62 % der Varianz, meist aber deutlich mehr. Die ersten zwei Hauptkomponenten zusammen erklärten immer mindestens 89 % der Varianz und die ersten drei immer mindestens 96 % der Varianz. Für die kumulierte erklärte Varianz der ersten drei Hauptkomponenten wurden dabei Werte bis nahe 100 % erreicht (Anhang C.1, Seite 197).

Koeffizienten der Faktorwerte

Die Koeffizienten der Faktorwerte wiesen für die verschiedenen Wellenlängen sehr unterschiedliche Werte auf. Bei Auftragung gegen die Wellenlänge ergab sich meist ein dreiphasiger, oft auch vierphasiger Verlauf mit abwechselnd zu- oder abnehmenden und negativen oder positiven Werten (Abb. 3.9, 3.10). Die Hauptkomponenten stellten also differenzielle Maße für alternierende, mehr oder weniger schmale Wellenlängenbereiche dar. Die Koeffizienten der dritten Hauptkomponente waren meist viel größer als die der ersten zwei Hauptkomponenten.

Die Form der in den Abb. 3.9 und 3.10 dargestellten „Koeffizientenspektren“ einer Hauptkomponente unterschied sich zum Teil deutlich zwischen den verschiedenen Flügelfarben innerhalb einer der zwei Behandlungsserien künstliches und natürliches Raupenfutter. Demgegenüber waren sich die Koeffizientenspektren einer Hauptkomponente bei

einer Flügelfarbe im Vergleich der zwei Behandlungsserien oft recht ähnlich (Abb. 3.9, 3.10) (Ein umgekehrtes Vorzeichen ist hierbei zu vernachlässigen, so daß man sich beim Vergleich einzelne Kurven auch an der Nulllinie gespiegelt denken kann).

Das bedeutet, daß die einzelnen Hauptkomponenten bei den verschiedenen Flügelfarben einer Behandlungsserie auch eher verschiedenes maßen, bei der gleichen Farbe aber eher ähnliches in den beiden Behandlungsserien. Dies wiederum bedeutet, daß durch die verschiedenen künstlichen Futtermischungen bei einer Farbe eine ähnliche Variation in der Spektrenform erzeugt wurde, wie durch die verschiedenen Behandlungen mit natürlichem Raupenfutter. Demgegenüber unterschied sich die Variation in der Spektrenform zwischen den Flügelfarben auch innerhalb einer der Behandlungsserien mit künstlichem oder natürlichem Futter. Anders ausgedrückt heißt das, daß es unterschiedliche Effekte des Raupenfutters auf die verschiedenen Flügelfarben gab, aber bei einer Flügelfarbe ähnliche Effekte durch die natürlichen und die künstlichen Futterbehandlungen.

Trotz der Ähnlichkeit der Koeffizienten bei einer ganzen Reihe von Hauptkomponenten unterschieden sich diese bei genauerer Betrachtung doch im Detail, insbesondere in der Steilheit von Flanken und der Lage von Maxima. Es war mir nicht möglich, die Form oder Variabilität der Reflexionsspektren konsistent mit den Koeffizienten der Faktorwerte in Beziehung zu setzen. So blieb die physikalische Bedeutung der Hauptkomponenten unklar und damit, was die Hauptkomponenten eigentlich maßen.

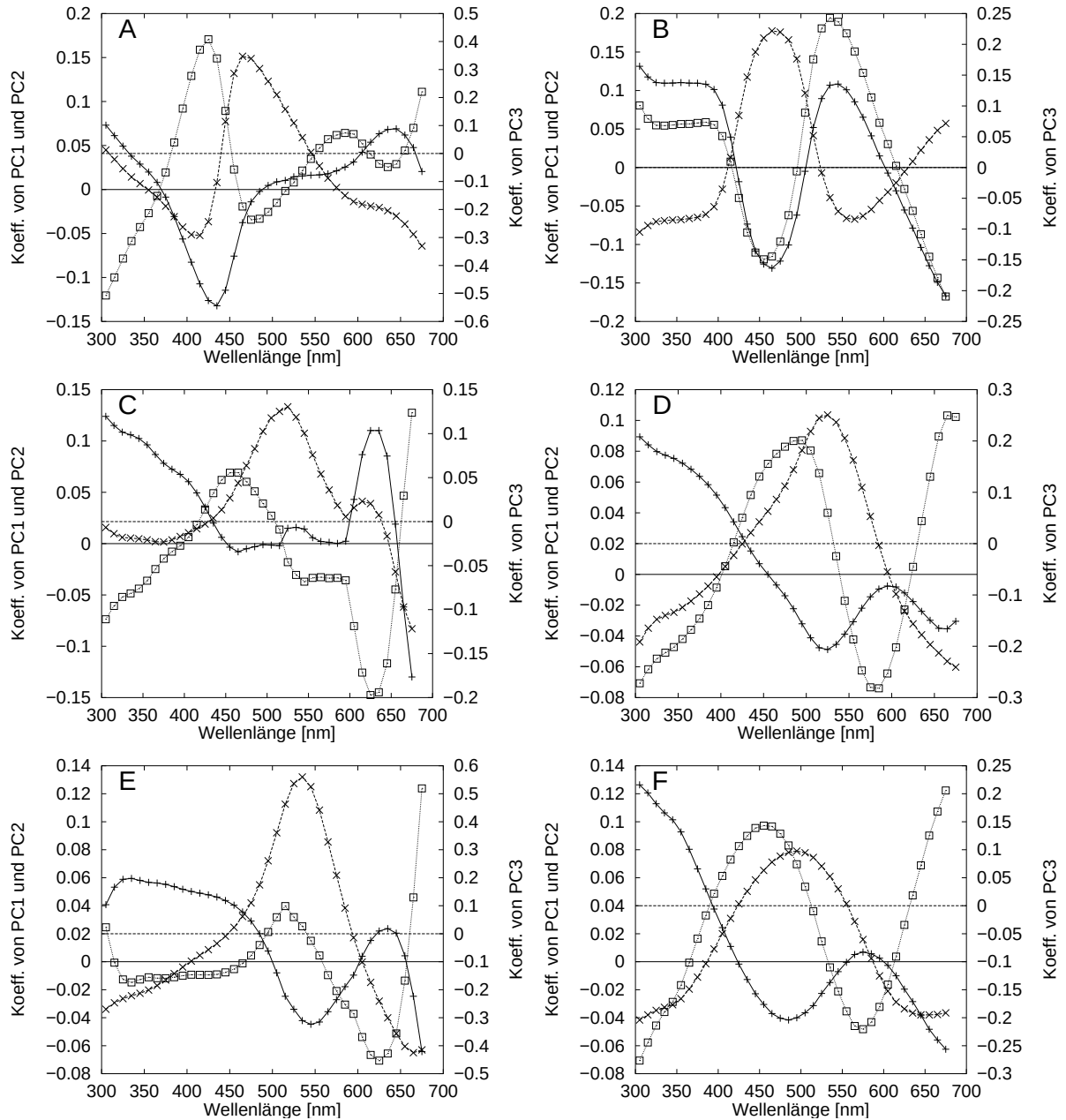


Abb. 3.9: Koeffizienten der ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionsspektren von Flügelfarben. Die Weibchen von *Polyommatus icarus* erhielten als Raupen künstliche Raupenfuttermischungen. A–D: Flügelunterseite. A: weißer Flecken. B: Hintergrund. C: schwarze Flecken. D: orange Flecken. E–F: Flügeloberseite. E: orange Flecken. F: braun. Abszisse: Wellenlänge [nm]. Linke Ordinate: Koeffizienten der ersten zwei Hauptkomponenten (PC1–2). Rechte Ordinate: Koeffizienten der dritten Hauptkomponente (PC3). +: PC1. x: PC2. □: PC3.

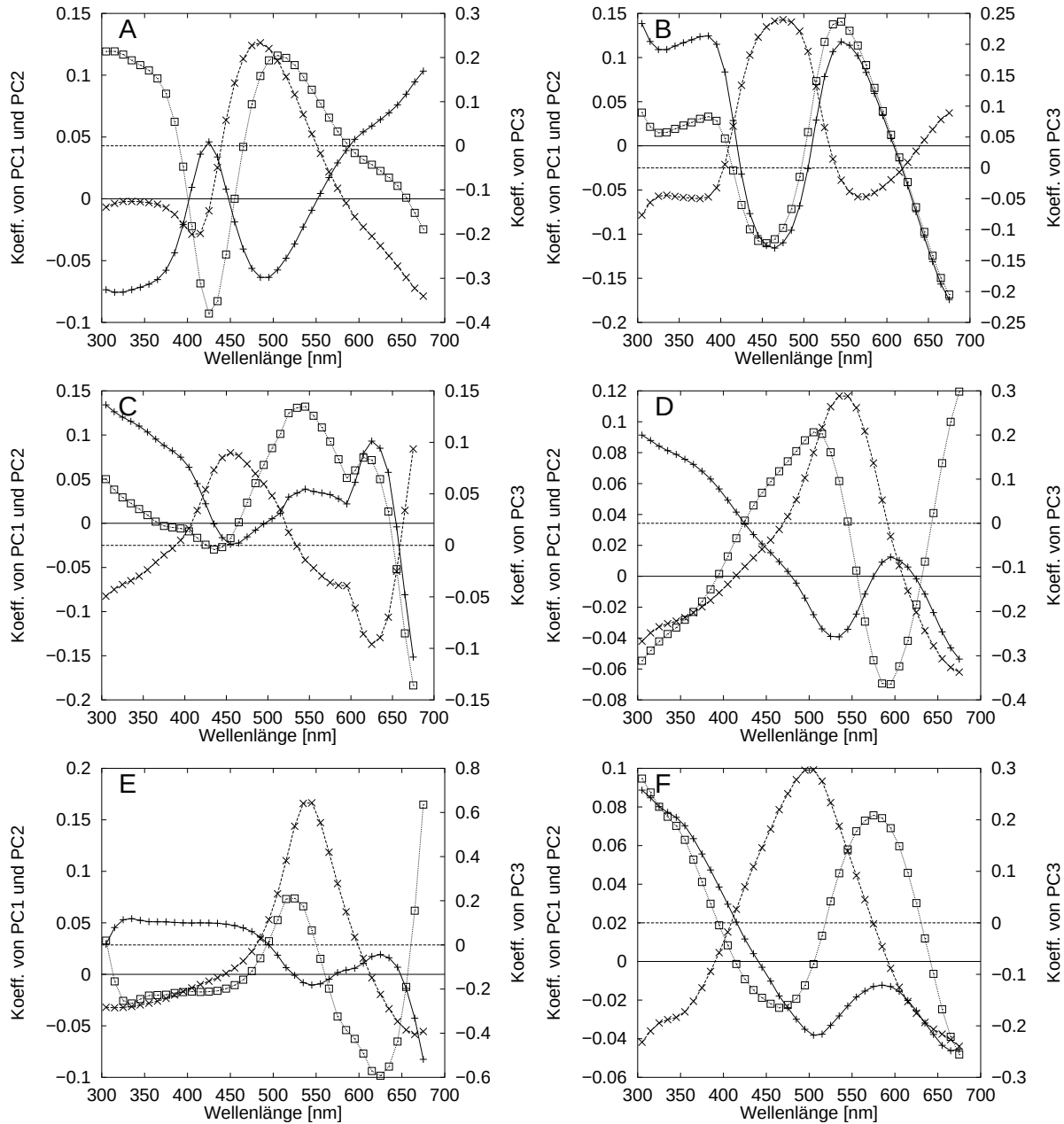


Abb. 3.10: Koeffizienten der ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionsspektren von Flügelfarben. Die Weibchen von *Polyommatus icarus* erhielten als Raupen Blüten bzw. Blätter natürlicher Futterpflanzen. A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken. B: Hintergrund. C: schwarze Flecken. D: orange Flecken. E–F: Flügeloberseite. E: orange Flecken. F: braun. Abszisse: Wellenlänge [nm]. Linke Ordinate: Koeffizienten der ersten zwei Hauptkomponenten (PC1–2). Rechte Ordinate: Koeffizienten der dritten Hauptkomponente (PC3). +: PC1. x: PC2. □: PC3.

Ordination durch die Faktorwerte der Hauptkomponenten

Eine der Hauptanwendungen der Hauptkomponentenanalyse ist der Einsatz als Ordinationsverfahren, um Strukturen in komplexen und umfangreichen Datensätzen aufzudecken. Hauptkomponentenanalysen können so im Rahmen eines *data mining* auch zur Hypothesenbildung verwendet werden, ein Aspekt, der hier aber nicht im Vordergrund stand. Vielmehr sollten Ordinationsdiagramme mit den Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten, die zusammen immer mindestens 89 % der Variabilität im Datensatz erklärten (Seite 71), auf einfache Weise graphisch illustrieren, ob und wie sich die Futterbehandlungen in diesen Hauptkomponenten unterschieden. Es waren ja diese Faktorwerte, die dann in MANOVAs statistisch analysiert wurden.

In den Ordinationsdiagrammen (Abb. 3.11; Abb. C.1, Seite 200; Abb. C.2, Seite 201; Abb. C.3, Seite 202; Abb. C.4, Seite 203; Abb. C.5, Seite 204) sind die Faktorwerte der ersten zwei Hauptkomponenten gegeneinander aufgetragen, also die Werte der neuen Variablen nach der Hauptkomponentenanalyse. Bei der Interpretation dieser Abbildungen beachte man, daß für unsere Fragen nur die relative Lage der Faktorwerte zueinander wichtig ist, nicht aber deren Absolutwerte. Die Futterbehandlungen zeigten meist große Überlappungen, nahmen dabei oft aber etwas unterschiedliche Regionen im Diagramm ein, wodurch sie durchaus als getrennt zu erkennen waren.

Bei den weißen Flecken (Abb. 3.11) setzten sich die Tiere von flavonoidfreiem Kunstfutter weit von den meisten anderen ab. Die auf Kunstfutter mit 4,9 % Rutin aufgezogenen Tiere wiesen die gleiche Disparität auf, wie sie bei den Reflexionsspektren beobachtet wurde (vgl. Abb. 3.3, Seite 60). Auch im Ordinationsdiagramm fielen 16 der Individuen in die Nähe der Tiere von flavonoidfreiem Kunstfutter und die anderen zehn Individuen lagen im Bereich der flavonoidreichen Tiere der anderen Futterbehandlungen.

Bei den weißen Flecken war die Mehrzahl der Individuen von *Medicago-sativa*-Blättern weit getrennt von den Tieren der anderen Futterbehandlungen. Die Individuen dieser Futterbehandlung lagen aber über einen sehr weiten Bereich verstreut. Genau wie bei den Reflexionsspektren gab es dabei alle Übergänge zu den anderen Futterbehandlungen. Bei den anderen Futterbehandlungen lagen die Werte der Individuen meist recht kompakt beieinander. Diese „Cluster“ überlappten weit, nahmen aber etwas unterschiedliche Positionen im Diagramm ein.

Zusammenfassend fanden sich bei der visuellen Inspektion in diesen Ordinationsdiagrammen Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen in etwa der Art und Weise und in den Ausmaßen, wie sie schon bei den Reflexionsspektren festgestellt worden waren. Die in den Spektren festgestellte Variabilität spiegelte sich also sehr gut in den nur zweidimensionalen Diagrammen wider, bei denen ein Spektrum – das Mittelwertspektrum eines Individuums – auf nur einen Datenpunkt reduziert war. Die spektrale Lage und die physikalische Natur der Unterschiede war, anders als bei den Spektren, allerdings nicht mehr zu erkennen. Genauer, statistisch abgesicherten Aufschluß auch über subtilere Unterschiede lieferten die folgenden MANOVAs und ANOVAs mit den Faktorwerten der ersten drei Hauptkomponenten.

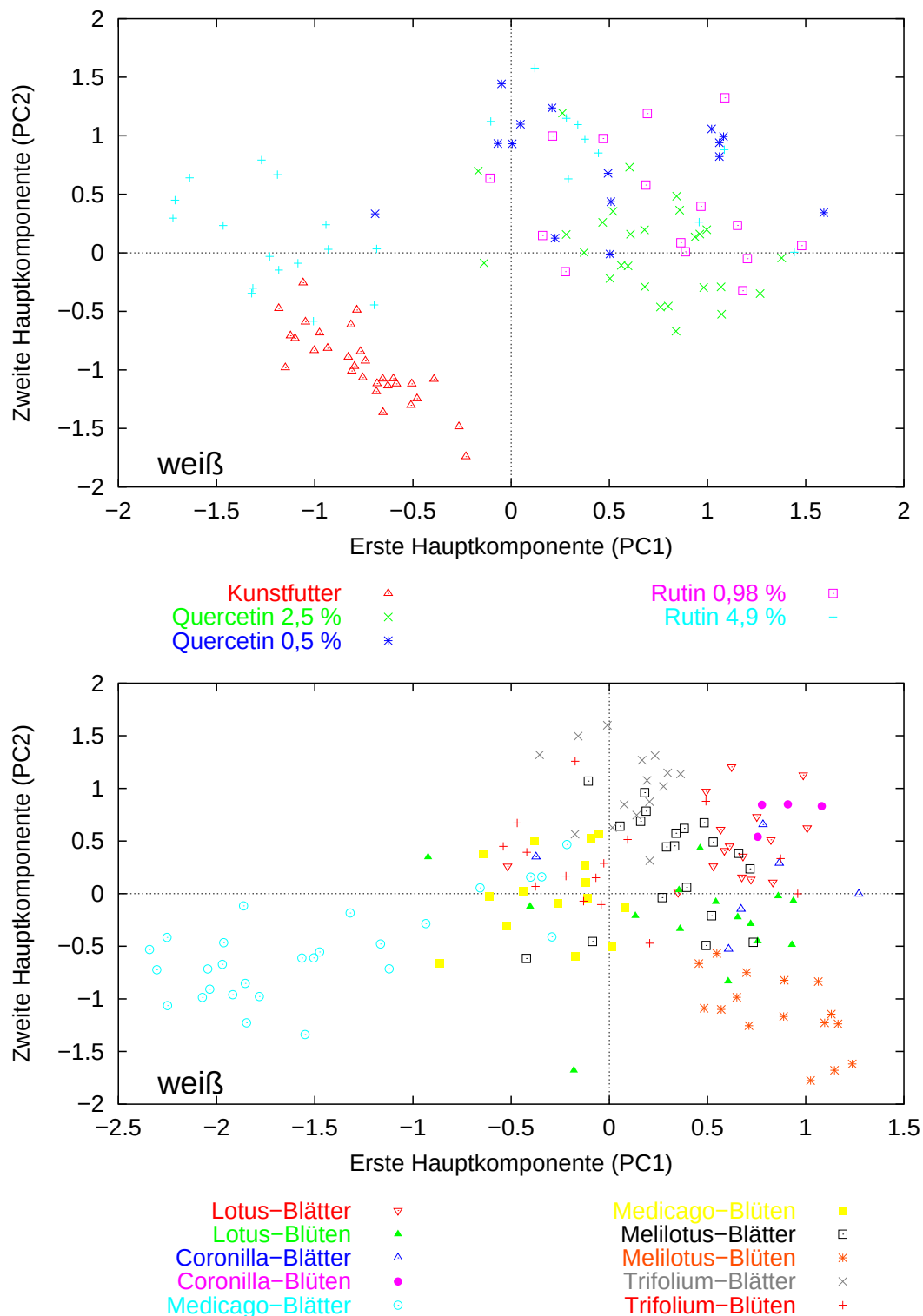


Abb. 3.11: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren (weiße Flügelflecken). Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums und enthält damit die Information von zumeist zehn Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

Tab. 3.3: *Künstliche Raupenfuttermischungen.* Ergebnisse der MANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren von Flügelfarben. Gesamtdesign mit den ersten drei Hauptkomponenten PC1 bis PC3 für den Effekt Raupenfutter. Für Details siehe Text. Die Ergebnisse der ANOVAs mit den einzelnen Hauptkomponenten sind in Tab. 3.5, Seite 79 dargestellt. Zusätzliche Angaben zu den Eigenwerten und erklärten Varianzen bei den Hauptkomponentenanalysen findet man in Tab. C.1, Seite 198.

Flügelseite und -farbe	Wilks' λ	Raos R	P^a	Freiheitsgrade
Unterseite				
weiß	0,084	35,55	0,0001*	12, 275
schwarz	0,067	40,96	0,0001*	12, 275
orange	0,352	11,12	0,0001*	12, 275
Hintergrund	0,199	19,15	0,0001*	12, 272
Oberseite				
braun	0,682	3,19	0,0003*	12, 246
orange	0,087	24,49	0,0001*	12, 193

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Signifikanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

MANOVAs der Faktorwerte der Hauptkomponenten

Statistisches Gesamtdesign Ich untersuchte die Faktorwerte der ersten drei Hauptkomponenten (PC1–PC3) auf Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen. Die MANOVAs mit den Kunstfutterbehandlungen zeigten hochsignifikante Unterschiede der Spektrenform bei allen sechs Flügelfarben (Tab. 3.3). Bei den Behandlungen mit natürlichem Futter lagen bei allen Flügelfarben hoch signifikante Unterschiede der Spektrenform zwischen den Futterpflanzenarten vor. Es lagen auch bei allen Flügelfarben außer orange (Flügelober- und Flügelunterseiten) hochsignifikante Unterschiede zwischen den Blatt- und den Blütenfutterbehandlungen vor (Tab. 3.4).

Beitrag der einzelnen Hauptkomponenten In den meisten Fällen trugen alle drei Hauptkomponenten zur Signifikanz bei und nur in einem Fall (orange Flecken der Oberseite, Effekt Futterpflanzenorgan) weniger als zwei der ersten drei Hauptkomponenten (Tab. 3.5, 3.6). Nur in zwei Fällen trug die erste Hauptkomponente, die den ganz überwiegenden Anteil der Varianz erklärte, nicht zur Signifikanz des Gesamtdesigns bei (orange Flecken der Oberseite, Effekt Futterpflanzenorgan und braune Flügeloberseiten, künstliches Futter). Da aber die genaue Bedeutung der Hauptkomponenten unklar blieb, mußte auch offen bleiben, was an den Spektrenformen die signifikanten Unterschiede erzeugte.

Vergleich der einzelnen Futterbehandlungen Mit *post-hoc*-Tests lokalisierte ich signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Futterbehandlungen. Innerhalb der zwei Behandlungsserien mit künstlichem bzw. natürlichem Raupenfutter verglich ich dabei für jede Flügelfarbe alle Futterbehandlungen miteinander. In den Tab. 3.7 und 3.8 ist dargestellt, bei welchen Flügelfarben sich die Futterbehandlungen paarweise signifikant voneinander bezüglich der Spektrenform unterschieden.

Tab. 3.4: *Natürliches Raupenfutter.* Ergebnisse der MANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren von Flügelfarben. Gesamtdesign mit den ersten drei Hauptkomponenten PC1 bis PC3 für die Effekte Futterpflanzenart und Futterpflanzenorgan. Für Details siehe Text. Die Ergebnisse der ANOVAs mit den einzelnen Hauptkomponenten sind in Tab. 3.6, Seite 80 dargestellt. Zusätzliche Angaben zu den Eigenwerten und erklärten Varianzen bei den Hauptkomponentenanalysen findet man in Tab. C.1, Seite 198.

Flügelseite und -farbe	Wilks' λ	Raos R	P^a	Freiheitsgrade
EFFEKT FUTTERPFLANZENART				
Unterseite				
weiß	0,140	31,37	0,0001*	12, 341
schwarz	0,212	23,09	0,0001*	12, 346
orange	0,512	8,27	0,0001*	12, 344
Hintergrund	0,527	7,80	0,0001*	12, 341
Oberseite				
braun	0,576	6,40	0,0001*	12, 331
orange	0,148	18,48	0,0001*	12, 209
EFFEKT FUTTERPFLANZENORGAN				
Unterseite				
weiß	0,495	43,87	0,0001*	3, 129
schwarz	0,627	26,02	0,0001*	3, 131
orange	0,976	1,05	0,3703	3, 130
Hintergrund	0,678	20,41	0,0001*	3, 129
Oberseite				
braun	0,878	5,76	0,0010*	3, 125
orange	0,882	3,52	0,0188*	3, 79

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Signifikanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

Tab. 3.5: *Künstliche Raupenfuttermischungen.* Ergebnisse der ANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren von Flügelfarben. Die ANOVAs wurden jeweils einzeln für die ersten drei Hauptkomponenten berechnet (PC1-PC3; Effekt Raupenfutter). Für Details siehe Text. Die Ergebnisse der MANOVAs am Gesamtdesign sind in Tab. 3.3, Seite 77 dargestellt. Zusätzliche Angaben zu den Eigenwerten und erklärten Varianzen bei den Hauptkomponentenanalysen findet man in Tab. C.1, Seite 198.

Flügelseite und -farbe	PC1			PC2			PC3			PC1-PC3 d.f. ^c
	F	P ^a	Var. (%) ^b	F	P ^a	Var. (%) ^b	F	P ^a	Var. (%) ^b	
Unterseite										
weiß	36,14	0,0001*	79,37†	48,60	0,0001*	17,26†	38,14	0,0001*	1,45	4, 106
schwarz	211,89	0,0001*	68,28†	5,22	0,0007*	21,17†	8,89	0,0001*	6,38†	4, 106
orange	3,88	0,0056*	72,21†	19,02	0,0001*	23,57†	7,88	0,0001*	2,13	4, 106
Hintergrund	40,01	0,0001*	75,98†	2,40	0,0543	20,08†	18,44	0,0001*	2,48	4, 105
Oberseite										
braun	1,06	0,3789	63,45†	3,42	0,0118*	31,20†	5,72	0,0004*	3,11†	4, 95
orange	35,55	0,0001*	78,15†	3,16	0,0187*	19,04†	24,68	0,0001*	1,49	4, 75

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Sigifikanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

^b Anteil an der Gesamtvarianz des Datensatzes, der von dieser Hauptkomponente erklärt wird. Ein † kennzeichnet einen Eigenwert größer oder gleich 1,0.

^c d.f., Freiheitsgrade.

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Signifikanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

^b Anteil an der Gesamtvarianz des Datensatzes, der von dieser Hauptkomponente erklärt wird. Ein † kennzeichnet einen Eigenwert größer oder gleich 1,0.

^c d.f., Freiheitsgrade.

Tab. 3.6: *Natürliches Raupenfutter.* Ergebnisse der ANOVAs der Hauptkomponentenwerte standardisierter Reflexionsspektren von Flügelfarben. Die ANOVAs wurden jeweils einzeln für die ersten drei Hauptkomponenten berechnet (PC1–PC3; Effekte Futterpflanzenart und Futterpflanzenorgan). Für Details siehe Text. Die Ergebnisse der MANOVAs am Gesamtdesign sind in Tab. 3.4, Seite 78 dargestellt. Zusätzliche Angaben zu den Eigenwerten und erklärten Varianzen bei den Hauptkomponentenanalysen findet man in Tab. C.1, Seite 198.

Flügelseite	PC1			PC2			PC3			PC1-PC3
und -farbe	F	P ^a	Var. (%) ^b	F	P ^a	Var. (%) ^b	F	P ^a	Var. (%) ^b	d.f. ^c
EFFEKT FUTTERPFLANZENART										
Unterseite										
weiß	68,68	0,0001*	73,99†	30,01	0,0001*	21,25†	6,83	0,0001*	2,23	4, 131
schwarz	106,11	0,0001*	62,31†	5,89	0,0002*	28,12†	3,29	0,0132*	6,20†	4, 133
orange	13,63	0,0001*	75,16†	8,49	0,0001*	21,56†	0,57	0,6829	1,64	4, 132
Hintergrund	8,28	0,0001*	75,44†	10,31	0,0001*	20,61†	5,99	0,0002*	2,72†	4, 131
Oberseite										
braun	3,45	0,0103*	68,06†	15,98	0,0001*	27,25†	1,92	0,1104	2,80†	4, 127
orange	34,00	0,0001*	82,64†	1,37	0,2521	15,74†	28,25	0,0001*	0,80	4, 81
EFFEKT FUTTERPFLANZENORGAN										
Unterseite										
weiß	16,40	0,0001*	73,99†	21,21	0,0001*	21,25†	108,30	0,0001*	2,23	1, 131
schwarz	74,11	0,0001*	62,31†	0,19	0,6618	28,12†	8,25	0,0047*	6,20†	1, 133
orange	0,21	0,6459	75,16†	0,66	0,4167	21,56†	2,62	0,1077	1,64	1, 132
Hintergrund	44,62	0,0001*	75,44†	12,72	0,0005*	20,61†	1,57	0,2113	2,72†	1, 131
Oberseite										
braun	10,38	0,0016*	68,06†	3,94	0,0491	27,25†	4,24	0,0414	2,80†	1, 127
orange	1,22	0,2925	82,64†	4,26	0,0421	15,74†	2,12	0,1491	0,80	1, 81

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Sigifikanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

^b Anteil an der Gesamtvarianz des Datensatzes, der von dieser Hauptkomponente erklärt wird. Ein † kennzeichnet einen Eigenwert größer oder gleich 1,0.

^c d.f., Freiheitsgrade.

^a Ein Asteriskus* kennzeichnet Sigifkanz auf dem 5%-Niveau nach sequentieller Bonferroni-Hochberg-Korrektur für sechs Tests.

^b Anteil an der Gesamtvarianz des Datensatzes, der von dieser Hauptkomponente erklärt wird. Ein † kennzeichnet einen Eigenwert größer oder gleich 1,0.

^c d.f., Freiheitsgrade.

Künstliches Futter Zwischen allen Kunstfutterbehandlungen lagen signifikante Unterschiede der Spektrenform bei mindestens einer, meist aber mehreren Flügelfarben vor (Tab. 3.7). Dabei unterschieden sich die Futterbehandlungen immer auch in der Hintergrundfärbung oder den weißen Flecken der Flügelunterseiten.

Natürliches Futter Bei den natürlichen Futterbehandlungen zeigte sich ein ähnliches Bild. Zwischen fast allen Futterbehandlungen lagen in mindestens einer Flügelfarbe signifikante Unterschiede der Spektrenform vor (Kap. 3.8). Es gab nur vier Kombinationen von Futterbehandlungen, die sich nicht unterschieden. An drei dieser vier Kombinationen war *Coronilla* beteiligt, für die die Anzahl der Individuen aufgrund einer hohen Raupensterblichkeit sehr gering war (4 bzw. 6 Individuen). Es ist daher zu vermuten, daß bei größerem Stichprobenumfang auch hier noch mehr signifikante Unterschiede aufgetreten wären. Nur in drei Vergleichen der natürlichen Futterbehandlungen war ein signifikanter Unterschied nicht oder nicht auch auf die weißen Flecken zurückzuführen.

Zusammenfassung Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß sich fast alle Futterbehandlungen von allen anderen in der Spektrenform signifikant unterschieden. Besonders häufig kamen Unterschiede in der Hintergrundfärbung und den weißen Flecken der Flügelunterseiten vor. Bei diesen zwei Flügelfarben war auch im Erscheinungsbild für den menschlichen Beobachter und bei den Reflexionsspektren der Einfluß von Flavonoiden am deutlichsten (Kap. 3.1.1). Es ließen sich aber nicht einfach und einheitlich für alle Flügelfarben homogene Gruppen von Futterbehandlungen bilden, die sich von anderen Futterbehandlungen unterschieden. Vielmehr hatten alle Futterbehandlungen einen überzufälligen Effekt auf die Spektrenform der Flügelfarben. Dieser Effekt unterschied sich zudem jeweils charakteristisch zwischen den einzelnen Flügelfarben. Da die physikalische Bedeutung der Hauptkomponenten unklar blieb (vgl. Seite 71) und sich die Bedeutung der Hauptkomponenten zwischen den einzelnen Analysen unterschied, kann allerdings keine Aussage darüber gemacht werden, welche biologische Relevanz diese statistischen Unterschiede haben. Die Befunde belegen aber klar, daß Falter von *P. icarus* in ihrem äußerem Erscheinungsbild hinsichtlich der Flügelfärbung eine sehr große phänotypische Plastizität in Abhängigkeit von der larvalen Ernährung zeigen.

Tab. 3.7: *Künstliche Raupenfuttermischungen.* Ergebnisse der *post-hoc*-Tests (Scheffé) zur Lokalisierung von Unterschieden der Spektrenform der Flügelfarben von *P. icarus*-Weibchen. Aufgeführt sind jeweils die Flügelfarben, bei denen signifikante Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen vorlagen ($P = 95\%$). **w** = weiß, Unterseite; **s** = schwarz, Unterseite; **ou** = orange, Unterseite; **H** = Hintergrund, Unterseite; **oo** = orange, Oberseite; **b** = braun. Weiß und Hintergrund der Flügelunterseiten sind durch Fettdruck hervorgehoben, da hier aufgrund der Reflexionsspektren der Flügelfarben flavonoidfreier Tiere (Abb. 3.2, Seite 59) und der Absorptionsspektren der Flavonoide (Abb. 1.2, Seite 8) die deutlichsten Effekte erwartet wurden.

	Kunstfutter	Quercetin 0, 5%	Quercetin 2, 5%	Rutin 0, 98%	Rutin 4, 9%
Kunstfutter	_____				
Quercetin 0, 5%	w , s, ou, H , b	_____			
Quercetin 2, 5%	w , s, ou, H	w , s, ou, H , b	_____		
Rutin 0, 98%	w , s, ou, H , b	H	s, ou, H , b	_____	
Rutin 4, 9%	w , s, ou, H , b, oo	w , H , oo	w , s, ou, H , b, oo	w	_____

Tab. 3.8: *Natürliche Futterpflanzen.* Ergebnisse der *post-hoc*-Tests (Scheffé) zur Lokalisierung von Unterschieden der Spektralfarben von *Polyommatus-icarus*-Weibchen. Aufgeführt sind jeweils die Flügelfarben, bei denen signifikante Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen vorlagen ($P = 95\%$). **w** = weiß, Unterseite; **s** = schwarz, Unterseite; **ou** = orange, Unterseite; **H** = Hintergrund, Unterseite; **oo** = orange, Oberseite; **b** = braun. $\emptyset$: kein signifikanter Unterschied. Weiß und Hintergrund der Flügelunterseiten sind durch Fettdruck hervorgehoben, da hier aufgrund der Reflexionsspektren der Flügelfarben flavonoidfreier Tiere (Abb. 3.2, Seite 59) und der Absorptionsspektren der Flavonoide (Abb. 1.2, Seite 8) die deutlichsten Effekte erwartet wurden.

Art	Lotus corniculatus		Coronilla varia		Medicago sativa		Melilotus officinalis		Trifolium repens		
	Organ	Blätter	Blüten	Blätter	Blüten	Blätter	Blüten	Blätter	Blüten	Blätter	Blüten
Lotus	Blätter	—									
	Blüten	w, oo	—								
Coronilla	Blätter	w	Ø	—							
	Blüten	w	w	—							
Medicago	Blätter	w, s, ou, H , oo	w, s, ou, H , oo	w, s H , oo	—						
	Blüten	w, s, ou, H , b, oo	w, s, ou, b, oo	w, s, b b, oo	w, s, H , b	—					
Melilotus	Blätter	Ø	w, H	w w, H		w, s, ou, oo	w, s, H , b, oo	—			
	Blüten	w, H	w, b	w		w, s, H , oo	w, s, H , b, oo	w	—		
Trifolium	Blätter	w, H	w	w Ø		w, s, H , oo	w, s, H , b, oo	w, H	w	—	
	Blüten	w, s, H , oo	w, s, oo	s s, oo		w, s, ou, H	w, s, b	w, s, H , oo	w, s, H , oo	w, s, ou, H , oo	—

3.1.3 Andere Vergleichsverfahren für Spektren

Quantenfang

Ich berechnete den Quantenfang hypothetischer Photorezeptoren von *P. icarus* für die Mittelwerte der Reflexionsspektren der Futterbehandlungen Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz und Kunstfutter mit Zusatz von 2,5 % Quercetin sowie für deren Konfidenzintervalle. Die Reflexionsspektren dieser Futterbehandlungen können als exemplarisch für flavonoidfreie und flavonoidreiche Falter gelten (siehe Kap. 3.1.1, Seite 55). Die Werte für den Quantenfang der verschiedenen Rezeptoren normierte ich auf den Maximalwert der beiden Futterbehandlungen, um einen direkten Vergleich der Werte beider Futterbehandlungen mit Hilfe der Konfidenzintervalle zu vereinfachen (Abb. 3.12). Wie von den oben präsentierten Untersuchungen her zu erwarten (vgl. auch Abb. 3.2A–D, Seite 59), unterschieden sich die Werte des UV-Rezeptors (P360) für alle Farben der Flügelunterseite zwischen den Futterbehandlungen signifikant, ebenso wie die Werte des Blau-Rezeptors (P437) für die weißen Flecken (Abb. 3.12). Bei der Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten gab es keinen Unterschied beim Blaurezeptor, wohl aber beim Grün-Rezeptor (P500) und beim Rot-Rezeptor (P568), die beide bei den flavonoidreichen Tieren mehr Quanten einfingen. Die Werte des Rotrezeptors unterschieden sich auch bei den schwarzen Flecken signifikant. Bei keinem der Rezeptoren ergaben sich für die Farben der Flügeloberseite signifikante Unterschiede zwischen den Futterbehandlungen.

Kontrast zwischen den Flügelfarben

Im vorhergehenden Absatz untersuchte ich den Quantenfang hypothetischer Photorezeptoren im direkten Vergleich zwischen den Flügelfarben flavonoidfreier und flavonoidreicher Tiere. Aus der Sicht eines Schmetterlings mag es allerdings wichtiger sein, die verschiedenen Farben eines Flügels zu vergleichen, das heißt das Flügelmuster zu betrachten und dann Unterschiede im Flügelmuster zwischen den Futterbehandlungen zu untersuchen. Dies sollte der natürlichen Situation bei der Partnerwahl näher kommen, da ein einzelner potentieller Paarungspartner immer alle Farben einer Flügelseite synchron als visuelles Muster bietet, während verschiedene Paarungspartner mit möglicherweise unterschiedlichen, futterbedingten Flügelfarben fast immer in einem deutlichen zeitlichen Abstand angetroffen werden. Die Beschreibung der Unterschiede zwischen den Flügelfarben erfolgt am zweckmäßigsten als Kontrast für die verschiedenen, hypothetischen Photorezeptoren.

Die mit Abstand größten Kontraste bestanden zwischen den weißen Flecken der Flügelunterseiten und den anderen Flügelfarben (Tab. 3.9).

Der Kontrast der orangefarbenen Flecken der Flügeloberseite zu deren dunkelbraunen Grundfärbung war bei flavonoidfreien und flavonoidreichen Tieren bei allen Photorezeptortypen praktisch identisch (Tab. 3.9).

Auf der Flügelunterseite waren sich die Kontraste zwischen den orangen und den schwarzen Flecken und die Kontraste dieser Flecken zum Hintergrund bei flavonoidfreien und flavonoidreichen Tieren bei allen Photorezeptoren sehr ähnlich. Ebenso blieb der Kontrast der orangen und schwarzen Flecken zu den weißen Flecken für die langwelligeren Photorezeptoren im Blau- (P437), Grün- (P500) und im Rotbereich (P568) bei beiden Futterbehandlungen weitgehend gleich. Für den UV-Rezeptor (P360) nahm dagegen der Kontrast zwischen den weißen Flecken zum Hintergrund und zu den orangen und schwarzen Flecken bei den flavonoidreichen Tieren im Vergleich mit den flavonoidfreien Tieren

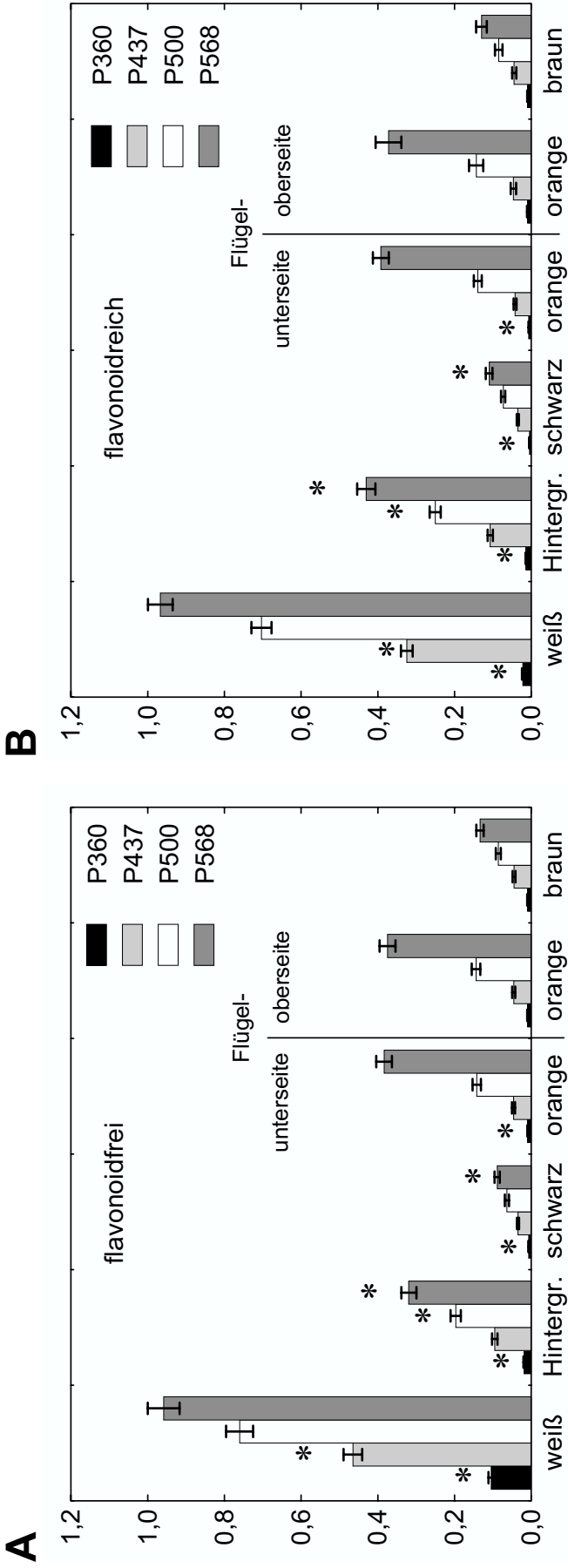


Abb. 3.12: Berechneter relativer Quantenfang von hypothetischen Lycaeniden-Photorezeptoren mit 95-%-Konfidenzintervallen. Die Berechnung erfolgte auf der Basis gemittelter Reflexionsspektren von Flügel Farben und deren Konfidenzintervallen. A. Flavonoidfreie Weibchen, die als Raupenfutterer ein flavonoidfreies Kunstfutter erhalten hatten. B. Flavonoidreiche Weibchen, die als Raupenfutterer das Kunstfutter mit Zusatz von 2,5 % Quercetin erhalten hatten. Die Daten beider Futterbehandlungen können direkt miteinander verglichen werden, da sie auf das gemeinsame Maximum normiert wurden. Abszisse: Flügel Farben. Ordinate: Relativer Quantenfang. P360–P568: Rhodopsin-Nomogramme mit maximaler Empfindlichkeit bei 360 nm (UV), 437 nm (blau), 500 nm (grün) und 568 nm (rot). Ein Asteriskus * bezeichnet nicht-überlappende Konfidenzintervalle und damit statistisch signifikante Unterschiede im Quantenfang zwischen den zwei Futterbehandlungen.

deutlich ab. Besonders ausgeprägt war diese Reduktion im Kontrast bei den flavonoidreichen Tieren im UV-Bereich zwischen den weißen Flecken und dem Hintergrund. Der Kontrast der weißen Flecken zum Hintergrund war allerdings auch im gesamten restlichen Wellenlängenbereich bei den flavonoidreichen Tieren etwas reduziert.

Zusammenfassend nahm also durch die Flavonoideinlagerung der Kontrast der weißen Flecken zu den anderen Flügelfarben für den UV-Rezeptor drastisch ab, weniger deutlich der Kontrast der weißen Flecken zum Hintergrund auch für die anderen Rezeptoren. Der Einfluß der Flavonoide auf den Kontrast der Flügelfarben im UV-Bereich ist übrigens in den UV-Photographien sehr schön illustriert (Abb. 3.1, Seite 56; Abb. 3.5, Seite 64; Abb. 3.6, Seite 65). Zwar unterscheiden sich die spektralen Kennlinien der UV-Photographien und des UV-Rezeptors, doch ist auch auf den UV-Photographien bei den flavonoidfreien Tieren das Muster der weißen Flecken aufgrund des hohen Kontrastes deutlich zu erkennen, während es bei den flavonoidreichen Tieren weitgehend verloren geht.

Doch Unterschiede in den Kontrasten sind nicht der einzige Faktor, der für die Unterscheidbarkeit von Musterelementen wichtig sind. Je geringer der Intensitätsunterschied zwischen Objekten ist, das heißt, je kleiner der Kontrast zwischen ihnen ist, desto mehr Lichtquanten müssen vorhanden sein, um die Objekte mit einer vorgegebenen Irrtumswahrscheinlichkeit noch sicher unterscheiden zu können (Land 1981, Warrant & McIntyre 1993). Um geringe Intensitätsunterschiede noch wahrnehmen zu können ist also eine hohe Intensität der Beleuchtung ausschlaggebend. Zudem ist auch bedeutsam, wieviele Quanten der Beleuchtung von den Objekten reflektiert werden und dann für das Sehen zur Verfügung stehen. Bei einer geringen Reflexion der Objekte stehen weniger Quanten zur Verfügung als bei einer höheren. Bei einem gegebenen Kontrast zwischen Objekten (ein relatives Maß) kann es deshalb durchaus sein, daß sie als getrennt erkannt werden, wenn es sich um helle Objekte handelt, während sie nicht mehr als getrennt erkannt werden können, wenn es sich um dunkle Objekte handelt, da dann absolut zu wenig Quanten zur Verfügung stehen. Die Unterscheidung zwischen „hellen“ und „dunklen“ Objekten kann dabei nicht nur zwischen verschiedenen Objekten liegen, sondern bei identischen Objekten durchaus auch im Wellenlängenbereich begründet sein. Für den einen Photorezeptortyp können dieselben Objekte hell und unterscheidbar sein, die für einen anderen Photorezeptortyp dunkel und ununterscheidbar sind.

Damit wäre es möglich, daß, bei konstantem Kontrast, Musterelemente in einem Wellenlängenbereich gesehen werden, in einem anderen aber nicht mehr. Wo solche intensitätsbedingten Grenzen für *P. icarus* liegen könnten, muß mit dem derzeitigen Wissensstand zur Sehphysiologie noch offen bleiben

Tab. 3.9: Kontraste zwischen den Flügelfarben innerhalb einer Futterbehandlung von *Polyommatus-icarus*-Weibchen, die auf einer künstliche Raupennahrung ohne Flavonoidzusatz oder mit Zusatz von Quercetin (2,5% vom Trockengewicht) aufwuchsen.

Flügelfarben	Photorezeptor			
	P360	P437	P500	P568
FLAVONOIDFREI				
Unterseite				
weiß <i>vs.</i> Hintergrund	0,69	0,66	0,59	0,50
weiß <i>vs.</i> schwarz	0,88	0,86	0,85	0,83
weiß <i>vs.</i> orange	0,84	0,82	0,68	0,43
Hintergrund <i>vs.</i> schwarz	0,47	0,47	0,51	0,56
Hintergrund <i>vs.</i> orange	0,34	0,35	0,16	0,09
schwarz <i>vs.</i> orange	0,15	0,15	0,38	0,62
Oberseite				
orange <i>vs.</i> braun	0,01	0,01	0,25	0,47
QUERCETIN 2,5%				
Unterseite				
weiß <i>vs.</i> Hintergrund	0,23	0,50	0,47	0,38
weiß <i>vs.</i> schwarz	0,65	0,81	0,81	0,80
weiß <i>vs.</i> orange	0,55	0,77	0,67	0,42
Hintergrund <i>vs.</i> schwarz	0,49	0,51	0,55	0,59
Hintergrund <i>vs.</i> orange	0,36	0,43	0,29	0,05
schwarz <i>vs.</i> orange	0,16	0,09	0,31	0,56
Oberseite				
orange <i>vs.</i> braun	0,02	0,02	0,26	0,48

3.1.4 Flavonoidnachweis *in situ* durch Fluoreszenz

Ich verglich die Fluoreszenz weiblicher Schmetterlinge nach Behandlung mit Naturstoffreagenz A. Bereits beim Besprühen der Flügelunterseiten mit dem Naturstoffreagenz verfärbten sich diese bei den Rutin-besprühten und den natürlicherweise flavonoidreichen Tieren intensiv gelb, was bei den flavonoidfreien Tieren unterblieb (Abb. 3.13). Die Gelbfärbung ist der typische bathochrome Effekt, der die Anwesenheit von Flavonoiden anzeigt (Neu 1956).

Bei Beleuchtung mit UV-Licht wiesen flavonoidfreie, mit Naturstoffreagenz A behandelte Tiere eine blaue Fluoreszenz der hellen Körper- und Flügelbereiche auf, die umso intensiver war, je heller der jeweilige Körperbereich im sichtbaren Licht gefärbt war (Abb. 3.14). Eine solches Muster mit blauer Fluoreszenz wiesen außerdem alle flavonoidhaltigen und flavonoidfreien Tiere auf, wenn sie nicht mit Naturstoffreagenz behandelt worden waren. Die blaue Fluoreszenz wurde bei den flavonoidhaltigen Tiere nach Aufsprühen von Naturstoffreagenz A weitestgehend oder vollständig durch eine gelbe Fluoreszenz ersetzt, die charakteristisch für das gleichzeitige Vorhandensein von Flavonoiden und Naturstoffreagenz A ist (Abb. 3.14).

Die Fluoreszenz des oberflächlich Rutin-behandelten Tieres in der Abb. 3.14 war deutlich intensiver als die des natürlicherweise flavonoidhaltigen Tieres. Dies mag vor allem auf die, zudem reichliche, Aufbringung des Rutins auf die Flügeloberfläche zurückzuführen sein, während die sequestrierten Flavonoide vermutlich im Innern der Schuppen zu finden sind.

Wichtiger ist aber, daß sowohl bei den natürlicherweise flavonoidhaltigen Tieren wie auch bei den Tieren mit externer Applikation von Rutin die gelbe Fluoreszenz umso intensiver war, je heller die darunterliegenden Flügel- und Körperbereiche waren. So leuchten vor allem die weißen Körper- und Flügelbereiche gelb hervor. Das gleichmäßig auf der Oberfläche verteilte Rutin ließ sich somit in den Bereichen der orangen Flecken und der Hintergrundfärbung nur sehr schlecht und in den schwarzen Flecken und anderen sehr dunklen Stellen gar nicht durch Fluoreszenz des Naturstoffreagenz nachweisen.

Eine quantitative Analyse zum Vergleich der relativen Flavonoidmengen an verschiedenen Stellen im Flügel ist mit dieser Methode also nicht möglich. Es bestätigte sich aber immerhin, daß überhaupt Flavonoide in den Flügel vorhanden waren, wenn solche in sequestrierbarer Form im Futter verfügbar waren. Daraus läßt sich schließen, daß Flavonoide für die oben (Kap. 3.1.1, Seite 55) gefundenen Unterschiede in der Reflexion der Flügel Farben zwischen flavonoidfreien und flavonoidhaltigen Faltern verantwortlich sein können. Gleichzeitig war auch keine flavonoidspezifische Fluoreszenz in den Flügeln vorhanden, wenn im Futter keine sequestrierbaren Flavonoide vorlagen.

Ein schneller, qualitativer Nachweis von Flavonoiden in den hellen Flügelflecken und sonstigen Körperteilen war auch mit Ammoniak möglich. Wurden flavonoidhaltige Falter Ammoniakdämpfen ausgesetzt, so färbten sich die hellen, flavonoidhaltigen Stellen intensiv gelb. Diese Testmethode ist schon lange bekannt und hat den Vorteil, reversibel zu sein. Nach Entfernung aus der Ammoniakatmosphäre verblaßt die Gelbfärbung rasch, und es verbleibt wohl nichts von der Testchemikalie am Objekt (Scott-Moncrieff 1932, Ford 1941).

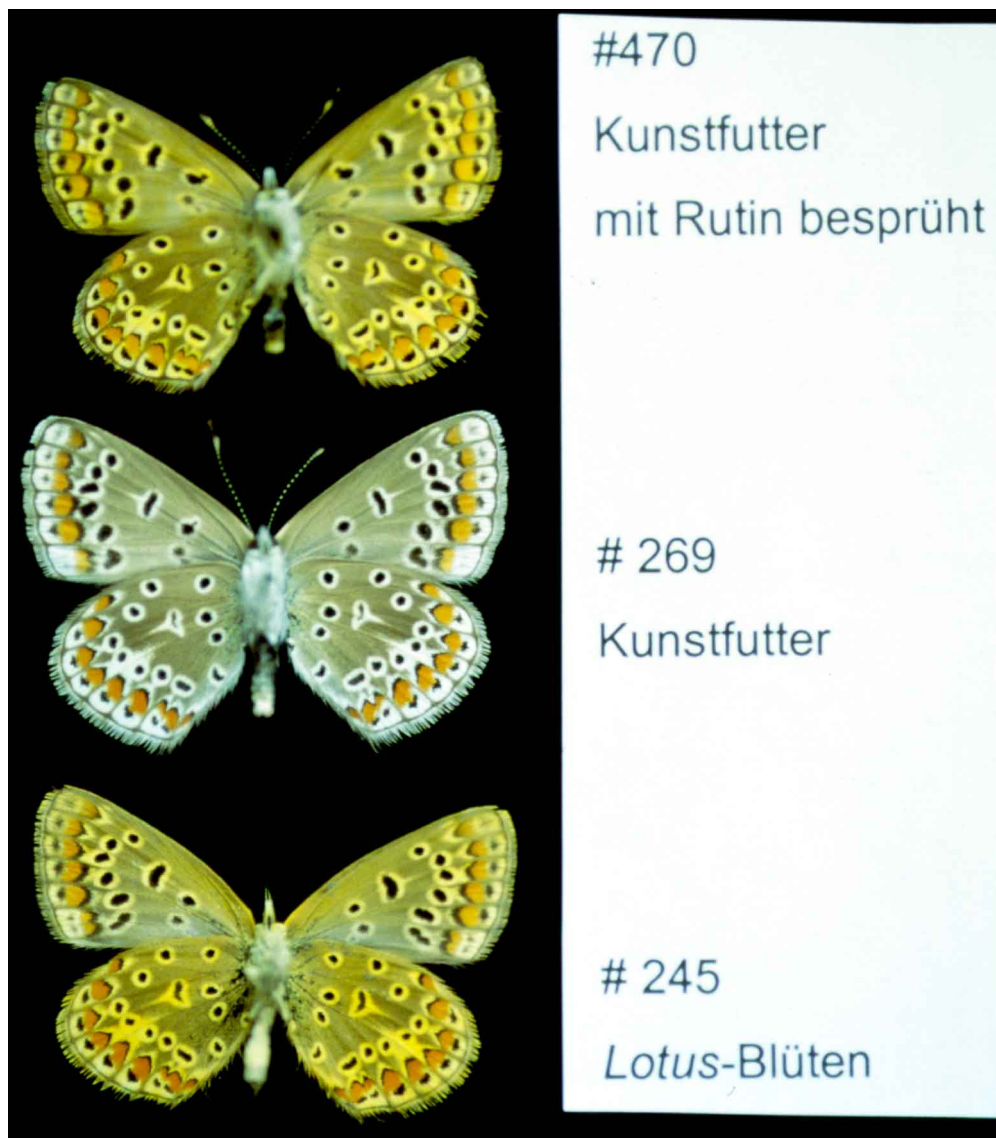


Abb. 3.13: Flügelunterseiten von *Polyommatus icarus* (Weibchen) nach Besprühen mit einer 1%igen methanolischen Lösung von Naturstoffreagenz A im sichtbaren Wellenlängenbereich. Die beiden oberen Tiere erhielten ein künstliches Futter ohne Flavonoide. Die Unterseite des obersten Tieres wurde vor dem Aufbringen des Naturstoffreagenz mit einer Lösung des Flavonoids Rutin (2 mg/ml in Ethanol) besprüht. Das untere Tier erhielt als Raupennahrung Blüten von *Lotus corniculatus*. Die beiden Tiere mit Flavonoiden (das oberste und das unterste) wiesen nach der Applikation des Naturstoffreagenz eine intensive gelbe Färbung auf.

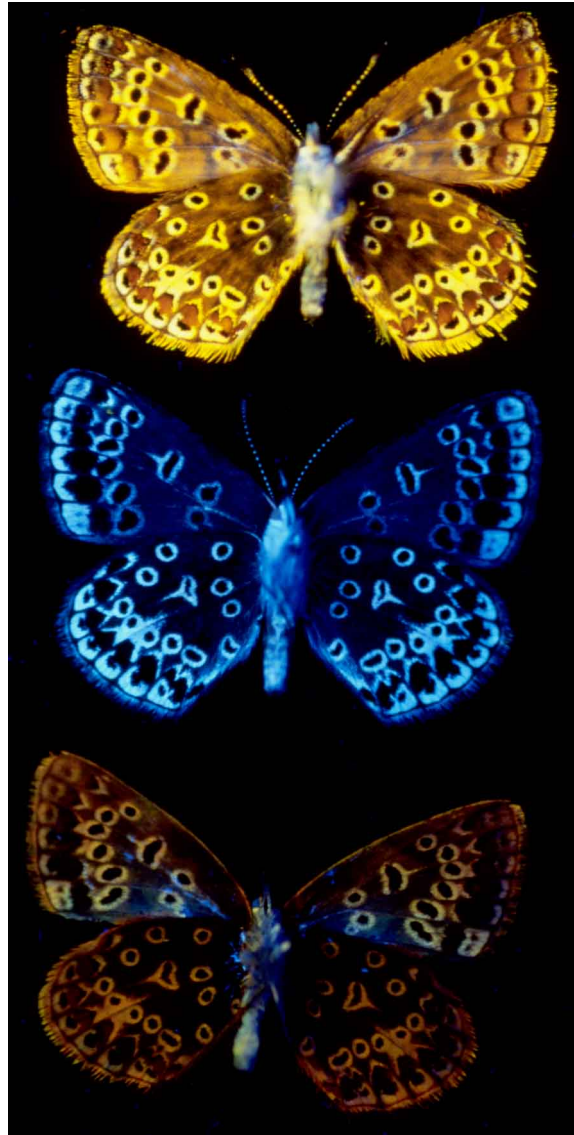


Abb. 3.14: Fluoreszenz der Flügelunterseiten von *Polyommatus icarus* (Weibchen) im sichtbaren Wellenlängenbereich nach Besprühen mit einer 1%igen methanolischen Lösung von Naturstoffreakgenz A und Beleuchtung mit UV-Licht. Die Tiere sind dieselben und in derselben Anordnung wie in Abb. 3.13. Das flavonoidfreie Tier (Mitte) wies eine blaue Fluoreszenz der hellen Stellen auf. Die beiden Tiere mit Flavonoiden (das oberste und das unterste) zeigten eine intensive, gelbe Fluoreszenz, die auch bei dem Tier mit gleichmäßig extern aufgebrachtem Rutin (oben) auf die hellen Stellen des Flügelpatterns und des Körpers beschränkt blieb.

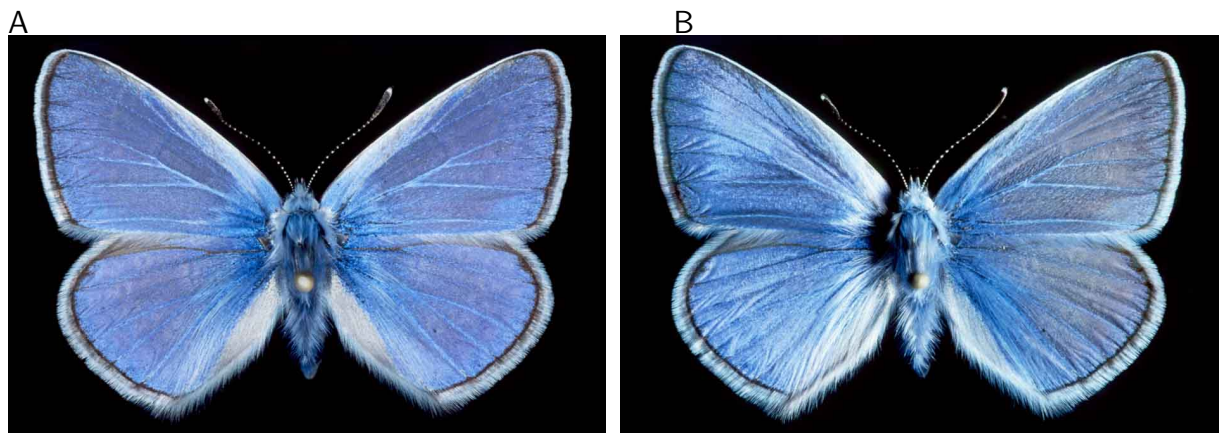


Abb. 3.15: Blaue, irisierende Flügeloberseiten eines Männchens von *Polyommatus icarus* bei unterschiedlichen Beleuchtungen. Die Flügel waren angenähert senkrecht zur Blickrichtung positioniert. A: Aufsicht von einem ringförmig das Objektiv umschliessenden Blitzgerät, d. h. in etwa aus der Blickrichtung. Die Färbung der Flügel beider Körperseiten erscheint symmetrisch und ist von Blauviolett dominiert. B: Schräg von rechts unter einem Winkel von ca. 20–30° auf den Flügel treffendes Licht von einem Blitzgerät. Bei den rechten, aus apikaler Richtung beleuchteten Flügeln ist die irisierende Färbung nur von geringer Intensität, so daß die braunen Grundschuppen der Flügeloberseite durchscheinen und sich teilweise sogar Musterelemente der Flügelunterseite durchzeichnen. Die linken, aus proximaler Richtung beleuchteten Flügel weisen aufgrund der ausgeprägten Strukturfärbung eine intensive, hellblau dominierte Färbung auf.

3.1.5 Blaue Flügelhärbung der Männchen

Die blaue Färbung der Flügeloberseiten der Männchen wird physikalisch erzeugt und stammt von pigmentlosen, sogenannten Strukturschuppen, die darunterliegende, dunkelbraune Grundschuppen überlagern (Schmidt & Paulus 1970, Moss & Gibbs 1997). Abhängig von der Beobachtungs- und der Beleuchtungsrichtung veränderten sich Farbton und Intensität der Flügeloberseitenfärbung stark, es handelt sich also um eine irisierende Färbung (Abb. 3.15, 3.16, 3.17). Dabei war die blauviolette Färbung bei Betrachtung oder Beleuchtung von der proximalen Flügelhälfte her am intensivsten und am gesättigtsten. Bei Betrachtung oder Beleuchtung senkrecht zum Flügel oder aus distaler Richtung war die Intensität der Strukturfärbung eher gering, und die braunen Grundschuppen der Flügeloberseite oder die Muster der Flügelunterseite trugen erheblich zum Erscheinungsbild der Flügel bei (Abb. 3.15).

Diese qualitativen Beobachtungen spiegelten sich auch in den Reflexionsspektren wider. Die Maximalwerte der Reflexion lagen bei proximalen bis leicht distalen Meßrichtungen zwischen 350 nm und 380 nm, während sie bei stärker distalen Meßrichtungen meist am langwelligen Ende des Meßbereichs bei 700 nm lagen (Abb. 3.16, 3.17). Bei Messung aus proximaler Richtung wiesen die Flügel eine intensive, breitbandige Reflexion im UV- und Blaubereich auf, die (bei den gewählten Meßbedingungen) im Bereich von 360 nm bis 380 nm mehr als 90 % betragen konnte (Abb. 3.16, 3.17). Der ganz überwiegende Teil dieser Reflexion liegt im UV-Bereich unterhalb von 400 nm. Die maximal erreichten Werte der Reflexion waren stark vom Meßwinkel abhängig und bei Winkeln von 50° bis 60° proximal vom Lot am größten. Die Wellenlängenposition des Maximums blieb bei den verschiedenen Meßwinkeln nahezu konstant (Abb. 3.16, 3.17). Wenn die Reflexionsspektren auf die maximale Reflexion normiert wurden, war die Spektralförmigkeit für Meßwinkel von 30° bis 65° proximal vom Lot nahezu identisch und wurde für Meßwinkel weiter distal

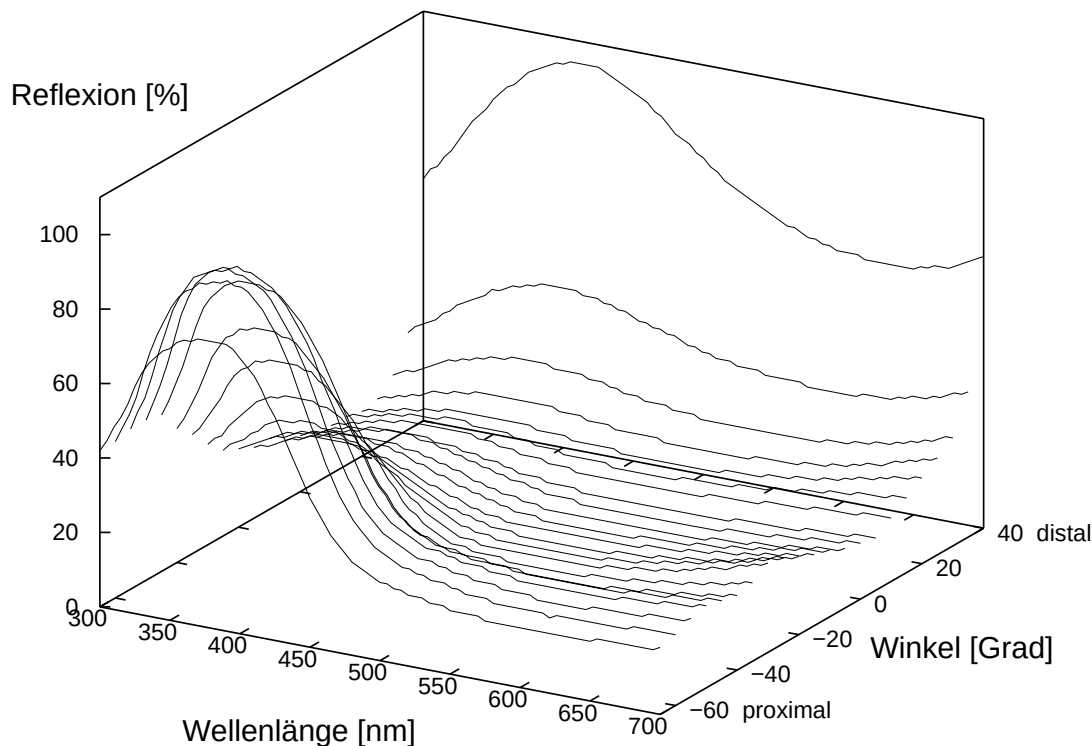


Abb. 3.16: Spektrale Reflexion der Vorderflügeloberseite eines Männchens von *Polyommatus icarus* bei verschiedenen Meß- und Beleuchtungswinkeln. Angegeben ist die Meßrichtung als Winkel zur Flächennormale, d. h. 0° entspricht einer Messung senkrecht zur Flügelebene. Die Beleuchtung erfolgte jeweils aus einem Winkel von 45° distal von der Meßrichtung (z. B. entspricht die Meßrichtung $+40^\circ$ (distal) einer Beleuchtungsrichtung von $+85^\circ$, d. h. fast streifend von distal mit einem Winkel von 5° zur Flügelfläche). Die dargestellten Spektren sind Einzelspektren eines Individuums aus der Flügelmitte.

sukzessive breiter.

Bei etwa senkrechter oder distaler Meßrichtung war die UV- und Blaureflexion nur noch schwach ausgeprägt und wurde deutlich von typischen Braunspektren (mit der Wellenlänge monoton steigende Reflexion) überlagert, so daß die absoluten Maximalwerte der Reflexion meist bei 700 nm erreicht wurden (Abb. 3.16, 3.17).

Bei stark distalen Meßwinkeln, mit nur noch streifender Beleuchtung, stieg die Reflexion im gesamten Wellenlängenbereich, v. a. aber auch im UV- und Blaubereich, stark an, was einen intensiven, ungesättigt hellblauen Farbeindruck erzeugte. Für dieses letzte Ergebnis war wohl vor allem der Glanz erzeugende, streifende Lichteinfall auf die nach distal und dorsal stehenden stehenden Strukturschuppen verantwortlich. Die Werte der Reflexion, die bei 40° distal vom Lot 100 % überschreiten können, wurden vermutlich auch etwas überschätzt, da beim streifenden Lichteinfall die Lambertschen Reflexionseigenschaften des Weißstandards nicht mehr optimal gegeben waren (Anonymus 1996a, Young 1997).

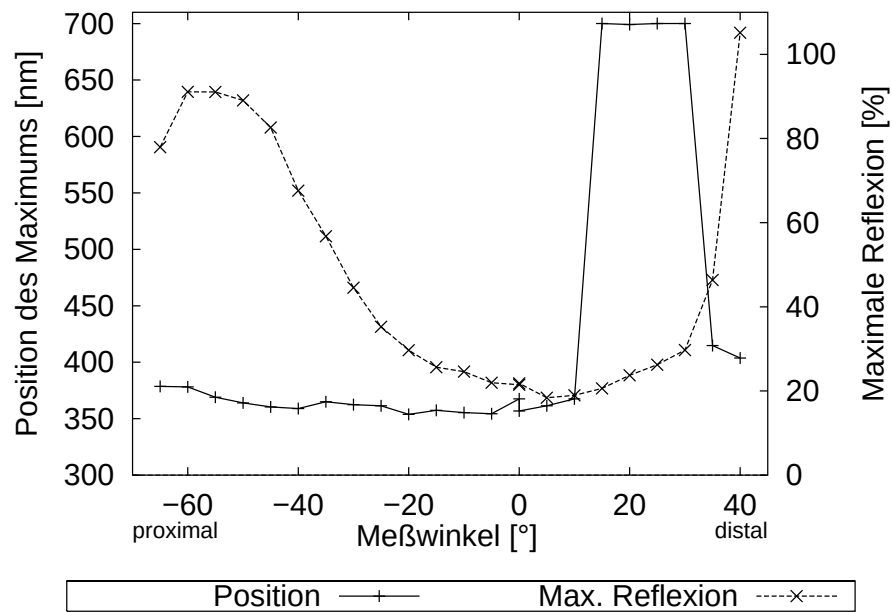


Abb. 3.17: Maxima der Reflexionsspektren der Vorderflügeloberseite eines Männchens von *Polyommatus icarus* aus Abb. 3.16 (durchgezogene Linie, rechte Ordinate) und Wellenlängenposition dieser Maxima (gestrichelte Linie, linke Ordinate). Weitere Details bei Abb. 3.16 und im Text.

3.2 Verhaltensversuche

3.2.1 Verhaltensversuche im Labor

In den Verhaltensversuchen im Labor reagierten Männchen sehr häufig auf Weibchen-Attrappen. „Anflüge“ waren außerordentlich zahlreich, während „Flattern“ und „Kopulationsversuche“ zwar beobachtet wurden, aber recht selten waren. Deshalb kam eine getrennte statistische Auswertung der beiden letzteren Verhaltenskategorien nicht in Frage. Ich summierte alle Reaktionen an den Attrappen eines Typs für die Teilabschnitte der Verhaltensversuche auf und korrigierte diese Werte auf die tatsächliche Beobachtungszeit. Dann testete ich, ob sich die relativen Häufigkeiten der Reaktionen zwischen den beiden Attrappentypen eines Versuchs unterschieden (Tab. 3.10, Tab. D.1 und Tab. D.2, Seite 205f).

Die Männchen zeigten keine Präferenz für kleine oder große Attrappen (Summe der korrigierten Anzahlen von Reaktionen der Versuchsabschnitte: große Attrappen 2159,3, kleine Attrappen 2062,4; relative Häufigkeiten (MW $\pm$ SD): große Attrappen $0,51 \pm 0,04$, kleine Attrappen $0,49 \pm 0,04$; $n = 9$; $t = 1,04$; $P = 0,33$).

Bei allen Experimenten, bei denen eine Wahl zwischen flavonoidreichen und flavonoidarmen Attrappen möglich war, wurden immer mehr Reaktionen von Männchen an flavonoidreichen Attrappen gezählt (Tab. 3.10). Diese Präferenz war unabhängig von der Flügelstellung der Attrappen immer statistisch signifikant. Die relative Häufigkeit der Reaktionen auf die flavonoidreichen Attrappen unterschied sich jedoch etwas zwischen den Verhaltensversuchen. Wenn nur die Flügelunterseiten der Attrappen sichtbar waren, wurden 60 % der Reaktionen an flavonoidreichen Attrappen gezählt. Dieser Prozentsatz betrug 57 % für die Attrappen, bei denen beide Flügelseiten sichtbar waren, und 53 % für die Attrappen, bei denen die Flügelunterseiten größtenteils durch eine Blütenattrappe verborgen waren.

Ich besprühte flavonoidfreie Attrappen mit einer Rutinlösung, so daß die Färbung der Flügelunterseiten, insbesondere im UV, weitgehend der von flavonoidreichen Tieren entsprach (siehe Anhang D.3, Seite 208). Auch an diesen künstlich flavonoidreichen Attrappen wurden (hoch-)signifikant mehr Reaktionen von Männchen gezählt als an der flavonoidfreien Kontrollgruppe.

3.2.2 Verhaltensversuche im Freiland

Im Freiland präsentierte ich in zwei Versuchen den freifliegenden Männchen einer natürlichen Population Weibchenattrappen. Es wurden jeweils flavonoidfreie (bzw. flavonoidarme) und flavonoidreiche Weibchenattrappen zur Auswahl geboten. Im ersten Versuch wurden Attrappen verwendet, die auf natürlichen Futterpflanzen (*Medicago*-, *Trifolium*-Attrappen) aufgezogen worden waren, im zweiten Versuch solche von künstlichem Futter (Kunstfutter-, Quercetin-Attrappen). Die Attrappen standen in Konkurrenz zu den wilden, lebenden Weibchen im Habitat.

In den insgesamt über 20 Beobachtungsstunden der beiden Versuche kamen 25 Attrappen zum Einsatz. Die im Habitat patrouillierenden Männchen reagierten deutlich auf die Attrappen. In dem Versuch mit Attrappen von natürlichem Futter zeigten 56 % der Männchen in einem Umkreis von 20 cm eine merkbare Reaktion auf die Attrappen, während dies 51 % der Männchen in dem Versuch mit Attrappen von künstlichem

Tab. 3.10: Ergebnisse der Verhaltensversuche mit Männchen von *Polyommatus icarus* an Weibchenattrappen im Labor. Für Details siehe Text.

Verhaltensversuch	Reaktionen auf flavonoidreiche Attr.		Testergebnis		
	Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^a	Rel. Häufigkeit ^b Mittelwert $\pm$ SD	n^c	t^d	P
Flügel halboffen	322,3	0,57 $\pm$ 0,06	6	2,63	0,0467
Flügel ganz geöffnet	2867,5	0,53 $\pm$ 0,01	6	6,16	0,0016
Flügel geschlossen	3316,1	0,60 $\pm$ 0,05	6	5,07	0,0039
Flügel eingesprüht	3256,5	0,58 $\pm$ 0,04	9	5,76	0,0004

^a Summe der korrigierten Anzahlen der Reaktionen der Versuchsteilabschnitte.

^b Arithmetisches Mittel der relativen Häufigkeiten der Versuchsteilabschnitte. Die relative Häufigkeit für die flavonoidfreien Attrappen berechnet sich als Differenz dieser Werte zu 1,0.

^c Anzahl der Versuchsteilabschnitte.

^d Ergebnis eines zweiseitigen t -Tests für abhängige Stichproben

Futter taten (jeweils die beiden Attrappentypen eines Versuchs zusammen, unabhängig von ihrem Flavonoidgehalt). Dieser geringfügige Unterschied im Anteil der reagierenden Männchen zwischen den beiden Versuchen war statistisch nicht signifikant ($\chi_1^2 = 0,67$; $P = 0,41$). Zu beachten ist hierbei, daß die Kunstfutter- (16,0 $\pm$ 0,4 mm) und Quercetin-Attrappen (16,0 $\pm$ 0,4 mm) des einen Versuchs im Mittel größer waren als die *Medicago*- (13,5 $\pm$ 0,7 mm) und *Trifolium*-Attrappen (13,4 $\pm$ 0,7 mm) des anderen Versuchs.

In keinem der beiden Versuche unterschied sich der Anteil der vorbeifliegenden Männchen an allen gezählten Ereignissen (Summe von Vorbeiflügen und Reaktionen) zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Attrappen (Künstliches Futter: $\chi_1^2 = 0,09$; $P = 0,76$. Natürliche Futterpflanzen: $\chi_1^2 = 0,19$; $P = 0,66$) (Abb. 3.18; detaillierte Daten in Anhang D.2, Seite 207). Es wurden also von keinem der beiden in einem Versuch gebotenen Attrappentypen mehr Männchen aus der Ferne angelockt als von dem anderen, weder im Versuch mit den Attrappen von natürlichen noch in dem mit den Attrappen mit künstlichem Futter.

Es gab jedoch einen deutlichen Unterschied im Verhalten der reagierenden Männchen im Nahbereich zwischen den Attrappentypen bei dem Versuch mit den Attrappen von künstlichem Futter. Während bei den flavonoidreichen Quercetin-Attrappen 65,3 % der Reaktionen in dem intensiveren Flattern endeten, war dies bei den flavonoidfreien Kunstfutter-Attrappen nur bei 41,6 % der Fall (Abb. 3.18). Männchen waren also stärker an den flavonoidreichen Attrappen interessiert und verbrachten dort unter einem höheren Energieaufwand längere Zeit. Dieses Ergebnis ist auch nach Bonferroni-Hochberg-Korrektur hochsignifikant ($\chi_1^2 = 10,57$; $P = 0,0011$). Bei dem Versuch mit Attrappen von natürlichem Futter deutet sich zwar eine Präferenz der reagierenden Männchen für die flavonoidreichen Attrappen von *Trifolium*-Blüten an, aber dieses Ergebnis erreichte nicht statistische Signifikanz ($\chi_1^2 = 3,03$; $P = 0,08$).

Ich bestimmte die spektrale Reflexion der Flügelfarben der Attrappen erst nach den Verhaltensversuchen, um die Attrappen zu schonen. Es stellte sich dabei heraus, daß die meisten Attrappen von *Medicago-sativa*-Blättern eine unerwartet geringe UV-Reflexion

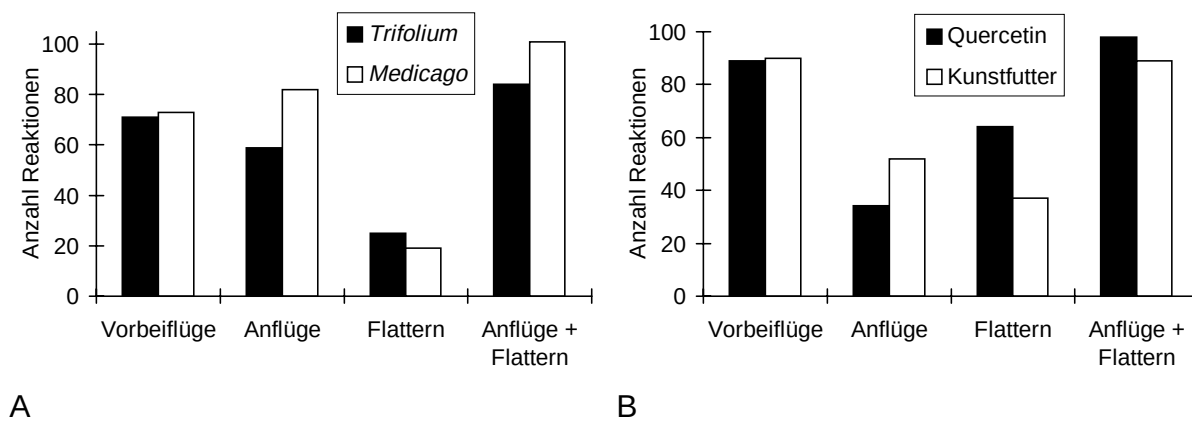


Abb. 3.18: Ergebnisse der Verhaltensversuche im Freiland. Anzahl der Reaktionen freilebender Männchen von *P. icarus* gegenüber Weibchenattrappen, die aus Tieren mit unterschiedlichem Raupenfutter hergestellt wurden. A. Natürliches Futter: *Trifolium repens*, Blüten und *Medicago sativa*, Blätter (Beobachtungszeit: 12:41 h). B. Künstliches Futter mit und ohne Zusatz von Quercetin (Beobachtungszeit: 7:39 h). Ordinate: Anzahl der Männchenreaktionen. Abszisse: Verhaltenskategorie.

hatten und damit nur als flavonoidarm, nicht aber als flavonoidfrei gelten konnten (Abb. 3.19A). Insbesondere unterschieden sich einige der Attrappen in der Färbung nur noch geringfügig von den flavonoidreichen. Wie oben (Seite 60f) dargestellt, traten in meinen Zuchtexperimenten ausgeprägte individuelle Unterschiede in der Flügelfärbung von Tieren auf, die Blätter von *Medicago sativa* als Raupennahrung erhalten hatten. Diese Variabilität war zum Zeitpunkt der Verhaltensversuche aber noch nicht bekannt. In früheren, chemischen Untersuchungen an nur wenigen Individuen waren Falter von *P. icarus* nach Aufzucht auf *Medicago*-Blättern bis auf Spuren immer flavonoidfrei (Burghardt *et al.* 1995, 1997a, 2001a).

Die Flügelfarben der Attrappen der anderen drei Futterbehandlungen entsprachen demgegenüber sehr gut dem Mittelwert aus allen Individuen ihrer jeweiligen Futterbehandlung (Abb. 3.19B, C & D).

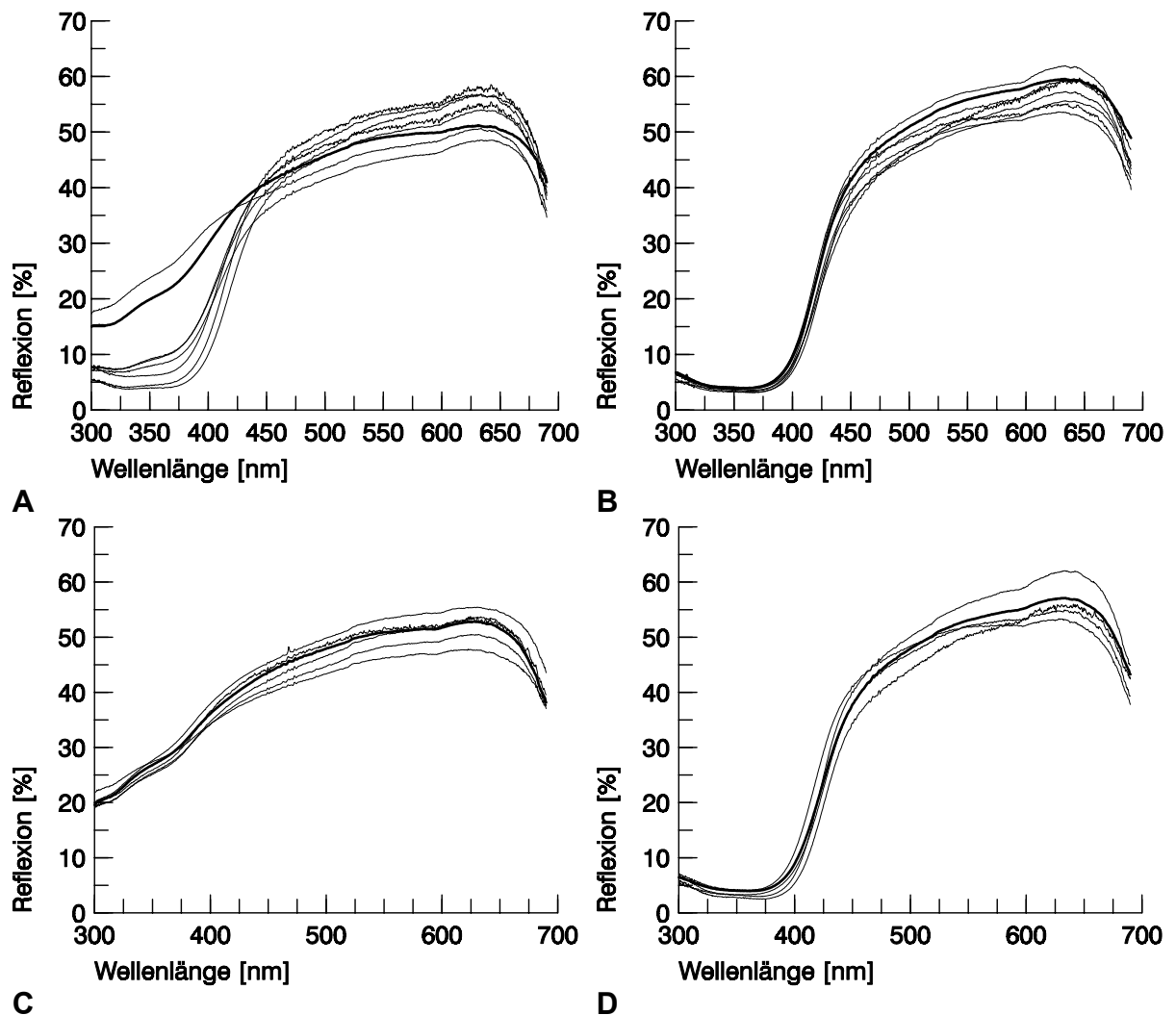


Abb. 3.19: Reflexionsspektren der im Freilandversuch eingesetzten Attrappen (Mittelwerte der Individuen, dünne Linien) im Vergleich zu den Mittelwerten aller Individuen der jeweiligen Futterbehandlungen (dicke Linien). A: Die meisten der sieben Attrappen von *Medicago*-Blättern wiesen eine unerwartet geringe UV-Reflexion auf, die weit vom Gesamtmittelwert dieser Futterbehandlung abwich und sie in dieser Hinsicht zum Teil stark in die Nähe der alternativ präsentierten Futterbehandlung rückte. Die Reflexion der Attrappen der anderen Futterbehandlungen entsprach demgegenüber sehr gut dem Gesamtmittelwert der jeweiligen Futterbehandlung; B: *Trifolium*-Blüten; sieben Attrappen. C: Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz; fünf Attrappen. D: Kunstfutter mit Zusatz von 2,5 % Quercetin (Trockengewicht); vier Attrappen. Alle Spektren stammten von den weißen Flecken der Hinterflügel, da sich bei diesen die Effekte sequestrierter Flavonoide am deutlichsten zeigten.

3.3 Umgebungslicht

3.3.1 Spektrale Quantenverteilung

Ich bestimmte die Quantenverteilung der Beleuchtung im Flugraum, in dem die Verhaltensversuche stattfanden, und im Freiland im direkten Sonnenlicht bei den Bedingungen, unter denen das Wahlverhalten der Männchen von *P. icarus* an Weibchenattrappen getestet wurde. Da bei der Unterscheidung von Farben zuallererst die relativen Unterschiede im Quantenfang zwischen den Photorezeptoren wichtig sind, sollen zuerst die normierten Spektren des Umgebungslichts verglichen werden (Abb. 3.20A). Die *spectral irradiance* im direkten Sonnenlicht im Freiland am Ort der Verhaltensversuche entsprach dabei weitestgehend der CIE-Standardbeleuchtung D65 (CIE 1971), während die *spectral irradiance* der Beleuchtung im Flugraum bei dieser Betrachtungsweise gar keine Ähnlichkeit zum Tageslicht aufwies. Das Licht der Niederdruck-Leuchtstofflampen im Flugraum bestand aus einer breitbandigen, von der Fluoreszenz der Röhrenbeschichtung stammenden Hintergrundstrahlung, die von ausgeprägten Quecksilber-Spektrallinien überlagert war (Abb. 3.20A).

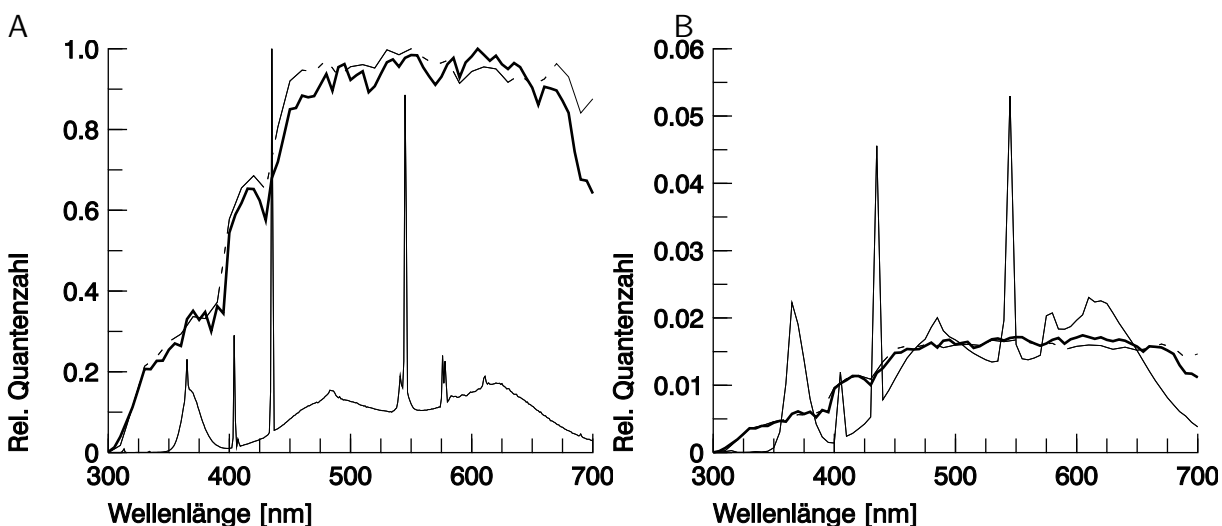


Abb. 3.20: Spektrale Quantenverteilung der Beleuchtung (*spectral irradiance*) im Flugraum (dünne Linie), im direkten Sonnenlicht im Freiland unter den Bedingungen der Verhaltensversuche (dicke Linie) und der CIE-Standardbeleuchtung D65 (gestrichelte Linie). A: Spektren auf das Maximum 1,0 normiert. B: Spektren auf gleiche Intensität (Quantengleichheit) von 1,0 normiert.

3.3.2 Quantenfang der Photorezeptoren

Nun sind Photorezeptoren aber keine schmalbandigen Sensoren, die die Spektrallinien in der gleichen Weise wie das zur Messung verwendete Spektroradiometer auflösen können, sondern besitzen recht breitbandige Absorptionseigenschaften (Abb. 2.4, Seite 36). Deshalb sollen die Beleuchtungsspektren nun in einer Art und Weise betrachtet werden, die diesem Umstand besser Rechnung trägt. Wie sehen also hypothetische Photorezeptoren von *P. icarus* die verschiedenen Beleuchtungen, die für die Unterscheidung von (Flügel-) Farben so wichtig sind (siehe Gleichung 2.1, Seite 26)?

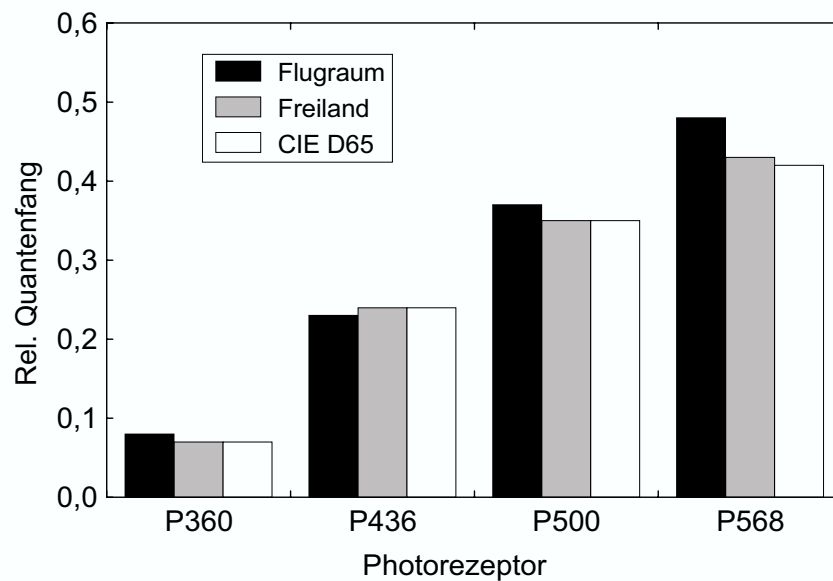


Abb. 3.21: Berechneter relativer Quantenfang hypothetischer *Lycaeniden*-Photorezeptoren für unterschiedliche, quantengleiche Beleuchtungen (*spectral irradiance*). Flugraum: Beleuchtung mit Leuchtstofflampen in dem Flugkäfig, in dem Verhaltensversuche zur Partnerwahl von *P. icarus* stattfanden. Freiland: Beleuchtung auf der Wiese, auf der Verhaltensversuche stattfanden, bei direktem Sonnenlicht und der gleichen Tages- und Jahreszeit wie bei den Verhaltensversuchen. CIE D65: Standardbeleuchtungsspektrum D65 der International Commission on Illumination (CIE). P360–P568: Rhodopsin-Nomogramme mit maximaler Empfindlichkeit bei 360 nm (UV), 437 nm (blau), 500 nm (grün) und 568 nm (rot).

Zum Einsatz kamen die Rhodopsin-Nomogramme von *Lycaena*-Arten, die auch für die Berechnung des Quantenfangs verwendet wurden (vgl. Seite 35). Um den Vergleich des Quantenfangs der Photorezeptoren besser zu ermöglichen, untersuchte ich den Quantenfang der Photorezeptoren für die verschiedenen Beleuchtungen bei gleicher Intensität des Lichts. Gleiche Intensität bedeutet dabei Quantengleichheit, das heißt, daß das Integral jedes Spektrums von 300 nm bis 700 nm gleich war (hier auf 1,0 gesetzt). Die Spektren der Beleuchtung im Flugraum und bei Tageslicht sehen einander bei Quantengleichheit schon sehr viel ähnlicher als bei Normierung auf das Maximum, weisen aber immer noch deutliche Unterschiede auf (Abb. 3.20B, in dieser Abbildung ist auch die Wellenlängenauflösung gleich).

Hingegen ist der Quantenfang der Photorezeptoren von den verschiedenen Beleuchtungen außerordentlich ähnlich, insbesondere für die Photorezeptoren im kurzwelligen Bereich (P360, P436) (Abb. 3.21). Die in ihrer tatsächlichen (hochauflösten) spektralen Zusammensetzung (Abb. 3.20) sehr unterschiedlichen Spektren der Beleuchtung im Flugraum und im Freiland waren also für die hypothetischen Photorezeptoren weitestgehend identisch.

3.4 Das Sehsystem von *P.-icarus*-Männchen

3.4.1 Morphologie der Augen

Augenform und -größe

Der Kopf von *P. icarus* ist annähernd halbkugelig und auf der Caudalseite flach. Die Komplexaugen sind bei oberflächlicher Betrachtung etwa geformt wie Viertelkugeln mit einer Aussparung am dorsalen Ende für die Einlenkung der Antennen (Abb. 2.9, Seite 51; Abb. 2.9, Seite 51; Abb. 3.26, Seite 105). Ein Auge ist, bei Betrachtung von vorne, etwa 1,0–1,3 mm hoch und ungefähr halb so breit. Die medianen Augenränder verlaufen etwa in Paramedianebenen, die lateralen Augenränder ungefähr in einer Frontalebene entlang des posterioren Kopfrandes. Die Komplexaugen bilden somit die lateralen Teile des Kopfes, zwischen denen die anderen Organe sitzen. Bei Ansicht von frontal bilden die medianen Augenränder je eine gerade Linie, genau wie der laterale Augenrand bei Ansicht von der Seite. Am ventralen Kopf befindet sich zwischen den Augen im eingerollten Zustand die Proboscis, dorsal davon ragen die großen Labialpalpen hervor. Der gesamte Kopf ist, bis auf die Augen, dicht mit abstehenden, zum Teil haarförmigen Schuppen bedeckt. Am unmittelbaren Augenrand bildet eine Reihe dichtenanliegender Schuppen einen glatten Saum.

Die Augen beider Geschlechter von adulten *P. icarus* wiesen keine auffälligen externen Unterschiede auf. Die weiteren Ergebnisse zur Sehphysiologie von *P. icarus* wurden nur an Männchen gewonnen, da nur deren Verhalten untersucht worden war.

Ommatidienraster

Das hexagonale Muster der Facetten blieb über den allergrößten Teil der Augen streng und praktisch ohne Unregelmäßigkeiten erhalten, insbesondere im frontalen und lateralen Bereich (Abb. 3.22). Auch im dorsalen, ventralen und posterioren Bereich blieb das Muster immer hexagonal, doch nahmen hier, zu den Augenrändern hin, Unregelmäßigkeiten zu. Dabei wurden meist neue Ommatidienreihen in das Raster eingefügt oder es fielen, ganz an den Augenrändern, Ommatidienreihen heraus

Die Anzahl der Ommatidien lag bei den fünf untersuchten Augen zwischen 4160 und 5000. Die Ommatidienzahl war positiv mit der Vorderflügelänge (als ein gängiges Maß für die Größe eines Tieres) korreliert ($y = 1617 + 195x$; $r^2 = 0,788$; $n = 5$; $t_3 = 3,337$; $P = 0,045$).

Facettengröße

Die Durchmesser der Facetten variierten etwas über das Auge hinweg, mit Werten zwischen minimal 12,5 μm und maximal 20,3 μm (Abb. 3.22). Am größten waren die Facetten mit $18,9 \pm 0,6 \mu\text{m}$ im medio-frontalen Bereich ($n = 5$ Individuen). Dorsal lagen die Werte bei $15,5 \pm 1,6 \mu\text{m}$ und ventral bei $15,7 \pm 1,7 \mu\text{m}$ ($n = 5$ Individuen; jeweils fünf Messungen über eine Strecke von zehn Facetten). Die mittlere Facettengröße eines Tieres war positiv mit der Vorderflügelänge korreliert ($y = 8,52 + 0,54x$; $r^2 = 0,845$; $n = 5$; $t_3 = 4,051$; $P = 0,027$).

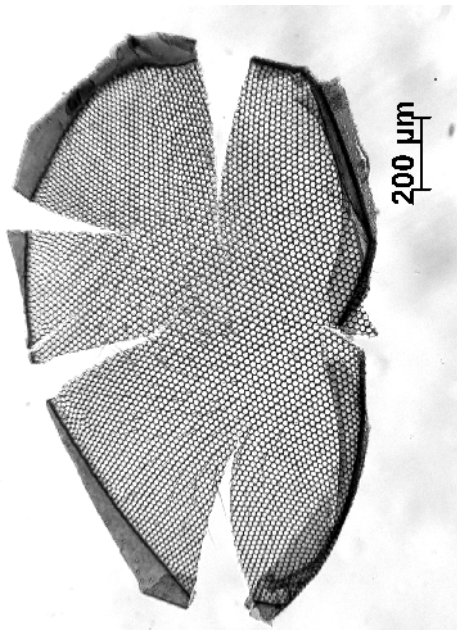


Abb. 3.22: Präparierte Cornea eines Männchens von *Polyommatus icarus* zur Bestimmung von Facettendurchmesser und Facettenzahl. Gut zu erkennen sind das sehr regelmäßige, hexagonale Ommatidienraster und die Variabilität der Facettengröße über das Auge hinweg. Blick von innen durch die Cornea des linken Auges, d. h. rechts entspricht der Medianseite, oben der Dorsalseite. Die sechs Einschnitte in die Cornea waren notwendig, um die stark gewölbte Cornea ausbreiten zu können. Skalenstrich 200 μm .

Corneanippel

Im rasterelektronenmikroskopischen Bild waren die Cornealinsen des gesamten Auges mit einer gleichmäßigen Oberflächenstruktur versehen. Diese bestand aus einem weitgehend regelmäßigen, dichten, hexagonalen Muster von konischen oder stabförmigen Erhebungen (Abb. 3.23). Der Abstand dieser Corneanippel zueinander betrug im frontodorsalen Augenbereich 170 ± 13 nm (Mittelwert $\pm$ SD, $n = 20$ Messungen an zwei Tieren). Die Länge der Corneanippel und ihr genauer Durchmesser waren im rasterelektronischen Bild nicht zu erkennen, da die Basis der Nippel nicht zu erkennen war. Es gab keine auffälligen Variationen im Muster der Corneanippel über das Auge hinweg. Auf Einschränkungen bei der Messung solcher Corneastrukturen wird in der Diskussion ausführlicher eingegangen.

3.4.2 Leuchtende Pseudopupille

Die leuchtende Pseudopupille war bei *P. icarus* sehr gut ausgeprägt (Abb. 3.24), was die Bestimmung von Sehfeld und Ommatidiendivergenzwinkeln erleichterte. Über den größeren Teil des Auges, von ganz ventral bis etwa 20° nach dorsal, war die leuchtende Pseudopupille rötlich gefärbt. Benachbarte Ommatidien reflektierten hier Licht von sehr ähnlicher Farbe und Intensität (Abb. 3.24A). Weiter dorsal verblaßte der rötliche Farbton zunehmend, und die Pseudopupille wurde weiß(lich) (Abb. 3.24B). Auf der dorsalen Seite des Auges, in dem Bereich, in dem die Mehrzahl der Ommatidien weiß reflektierte, kamen vereinzelt auch Facetten mit grünen oder blauen Reflexionen vor (Abb. 3.24C).

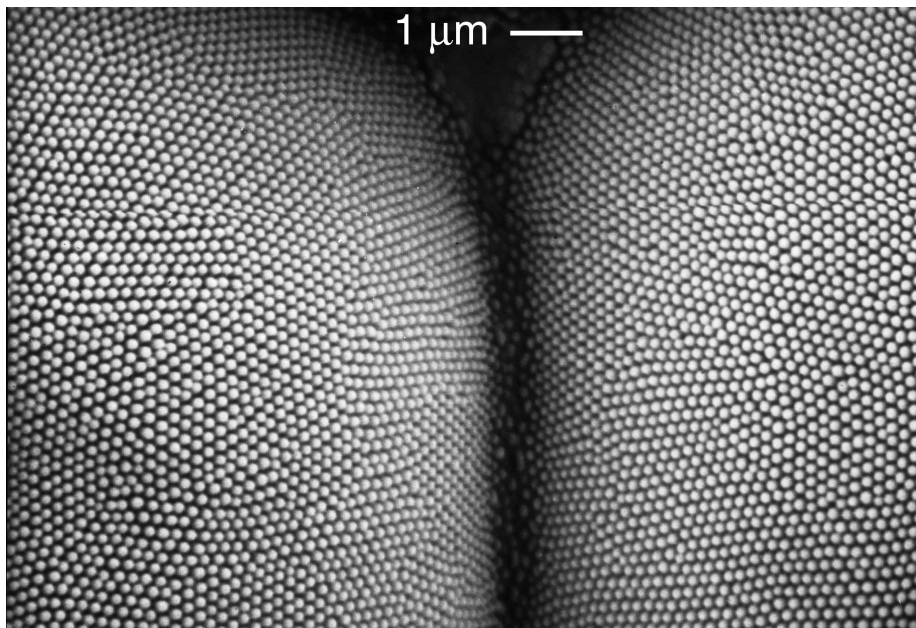


Abb. 3.23: Corneanippel im frontolateralen Augenbereich von *Polyommatus icarus* (σ). Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme zeigt einen Ausschnitt von zwei aneinandergrenzenden Facetten mit der typischen, konvexen Form der Cornealinsen terrestrischer Insekten und das regelmäßige, in großen Bereichen hexagonale Muster der Corneanippel. Skalenstrich: 1 μm .

3.4.3 Sehfeld

Die Augen männlicher *P. icarus* hatten ein sehr großes Sehfeld, das in dem weiten Bereich von -105° (ventral) über den anterioren Äquator bis 115° (dorsal) bis in die kontralaterale Hemisphäre reichte (Abb. 3.25). Damit gab es eine Überlappung des Sehfeldes der Augen beider Körperseiten, die ventral und dorsal noch über die anteriore Hemisphäre hinausreichte. Ein Auge erfaßte 48 % des Raumes, und beide Augen zusammen deckten 87 % des Raumes ab.

In Bereichen der räumlichen Überlappung der Augen ist binokulares Sehen möglich, das heißt, es gibt in beiden Augen mindestens ein Ommatidium, das in die gleiche Richtung blickt. Das binokulare Sehen kann eine wichtige Rolle bei der Abschätzung von Entfernungen und Objektgrößen haben. Der binokulare Bereich reichte ventral recht konstant etwa 5° bis 8° in die kontralaterale Hemisphäre (Abb. 3.25). Am größten war die binokulare Überlappung dorsal, wo sie vom Äquator aus kontinuierlich zunahm und bei 70° bis 80° maximal wurde. Weiter dorsal, bzw. dann posterior, wurde der Überlappungsbereich wieder sehr rasch kleiner. Direkt am Tier zu erkennen ist das Vorhandensein eines binokularen Überlappungsbereichs in den Abb. 3.24A–C, wo in der Medianebene leuchtende Pseudopupillen in beiden Augen deutlich sind. Die leuchtenden Ommatidien blicken also in der Medianebene in Richtung des Betrachters.

Posterior blickten die Augen von -105° (ventral) bis 115° (dorsal) nur in ihre eigene Hemisphäre. Hier von einem blinden Fleck zu sprechen, wie das in anderen Arbeiten geschah (z. B. Beersma *et al.* 1977), wäre unpassend, da das Sehfeld in diesem Bereich fast immer durch den eigenen Körper der Tiere begrenzt wurde. Auch anterior wurde das Sehfeld oft durch abstehende Beschuppung oder die Labialpalpen eingeschränkt, meist allerdings nur sehr geringfügig.

Eigentlich wären für beide Augen weitestgehend symmetrische Sehfelder zu erwarten-

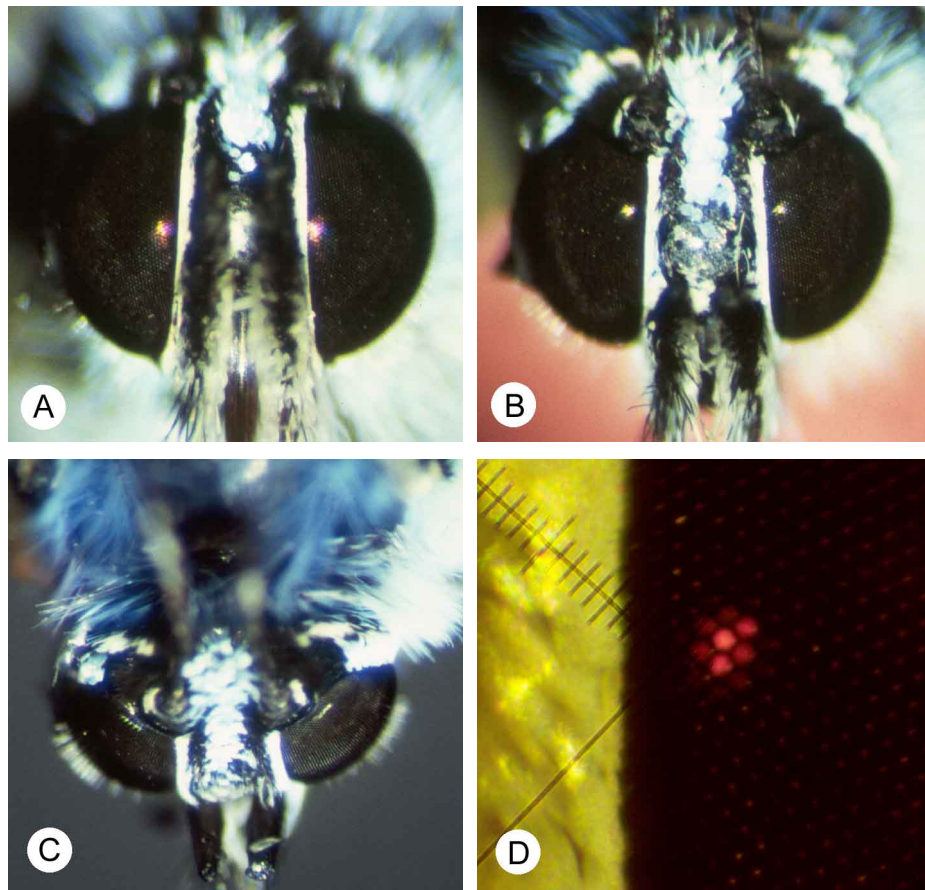


Abb. 3.24: Leuchtende Pseudopupillen von männlichen *Polyommatus icarus* in der Medianebene auf Höhe der Cornea. A: Etwa auf Höhe des Äquators. B: Etwa 45° dorsal des Äquators. C: Dorsal, 90° vom Äquator, erstreckt sich die leuchtende Pseudopupille in einer schmalen Reihe entlang des Augenrandes. D: Etwa auf Höhe des Äquators, mit dem Versuchsaufbau wie zur Bestimmung der Ommatidiendivergenzwinkel. Die numerische Apertur der Beleuchtung war in D sehr klein, so daß nur wenige Ommatidien die Beleuchtung „sahen“ und dies in ungleichen Anteilen. Gut erkennbar ist dies an der unterschiedlichen Intensität des Lichtaustritts aus einzelnen Ommatidien. Skalenteile in D: 10,5 μm .

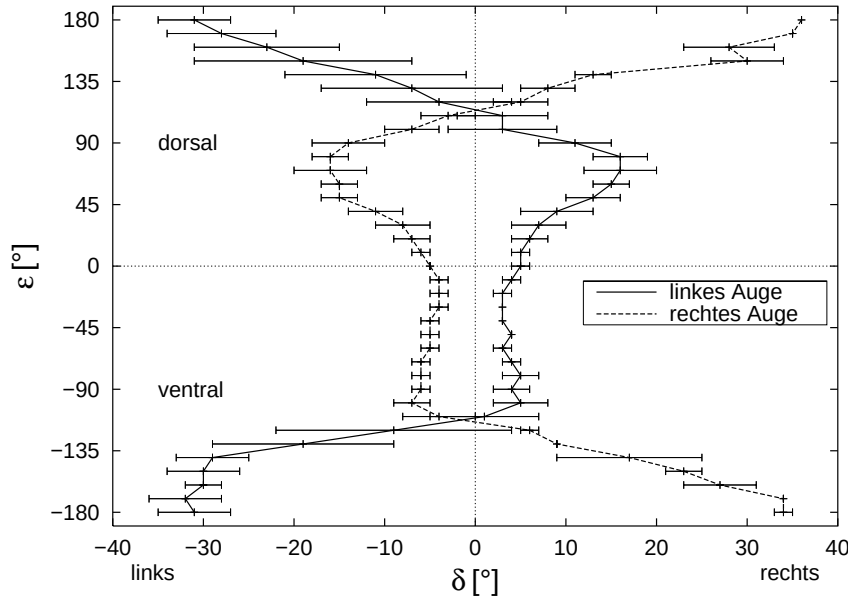


Abb. 3.25: Sehfelder des rechten und des linken Auges von männlichen *Polyommatus icarus*. Mittelwerte von sechs Männchen mit Standardabweichung. Aus methodischen Gründen konnten für die Einzeltiere nicht bei allen Winkelpositionen von ε Messungen vorgenommen werden, so daß bei einigen Werten von ε die Stichprobengröße geringer ist. ε : Winkel in der Medianebene in Grad; der Äquator mit Blickrichtung nach vorne liegt bei $\varepsilon = 0$. δ : Abstand zur Medianebene in Grad.

ten gewesen. Die davon gefundenen, sehr geringen Abweichungen der Sehfelder und die teilweise großen Standardabweichungen führe ich vor allem auf eine ungleichmäßige Begrenzung des Sehfeldes durch den eigenen Körper (abstehende Behaarung, Flügel, für das Experiment fixierte Antennen) zurück.

3.4.4 Ommatidiendivergenzwinkel

Ich bestimmte den Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ entlang des Äquators und der Medianebene im größtmöglichen Bereich, also soweit eine Pseudopupille in diesen Ebenen zu erkennen war. Im Bereich von $\varepsilon = -60^\circ$ bis $\varepsilon = 60^\circ$ und $\delta = 0^\circ$ bis $\delta = 60^\circ$ ermittelte ich $\Delta\Phi$ in zwei Richtungen, zum einen entlang von ε ($\Delta\Phi_\varepsilon$; δ konstant), zum anderen in Richtung von δ ($\Delta\Phi_\delta$; ε konstant). Man beachte, daß $\Delta\Phi_\varepsilon$ immer in vertikaler Richtung (dorso-ventral) verläuft, während $\Delta\Phi_\delta$ nur am Äquator horizontal verläuft und mit zunehmenden Beträgen von ε und δ immer schräger wird (vgl. Abb. 2.8). Die hier vorgestellten Ergebnisse wurden an zwei Männchen gewonnen. Die Meßwerte der zwei Individuen lagen zumeist sehr nah beieinander (Abb. 3.28, Abb. 3.27; Abb. E.1, Seite 213).

Die Ommatidiendivergenzwinkel variierten in den untersuchten Augenbereichen ganz erheblich. Die kleinsten gefundenen Werte ($0,7^\circ$) waren absolut sehr klein und betrugen weniger als ein Zehntel der größten ($7,5^\circ$). Eines der auffälligsten Ergebnisse war, daß sich auch $\Delta\Phi_\varepsilon$ und $\Delta\Phi_\delta$ in vielen Augenbereichen sehr deutlich unterschieden. Am Äquator und etwas ventral davon ($\delta = 0^\circ$ bis $\delta = 20^\circ$) erreichte $\Delta\Phi_\varepsilon$ mit ca. $0,7^\circ$ die kleinsten Werte. Im selben Augenbereich war $\Delta\Phi_\delta$ drei- bis viermal so groß und wurde dafür in anderen Bereichen des Auges kleiner (Abb. 3.27, Abb. 3.28, Abb. 3.29, Abb. 3.30). Dieses Ergebnis spiegelte sich auch in der Morphologie des Auges wider. So wie die Ommatidiendivergen-

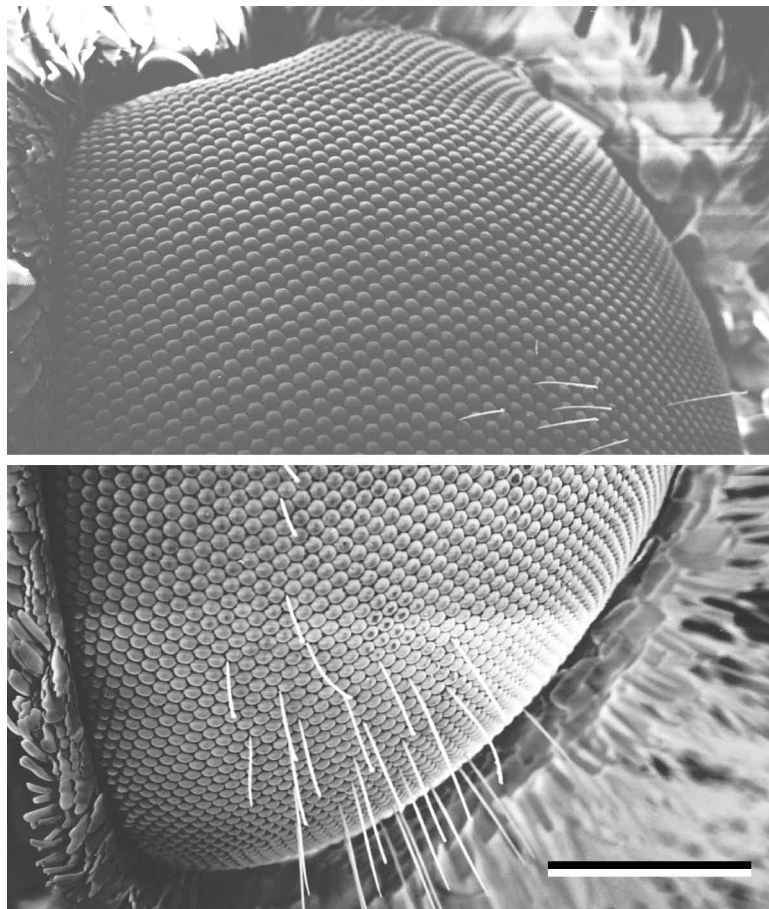


Abb. 3.26: Dorsaler (oben) und ventraler (unten) Augenteil eines männlichen *Polyommatus icarus* im rasterelektronenmikroskopischen Bild. Blickrichtung ist von vorne auf das linke Auge. Skalenstrich 200 μm .

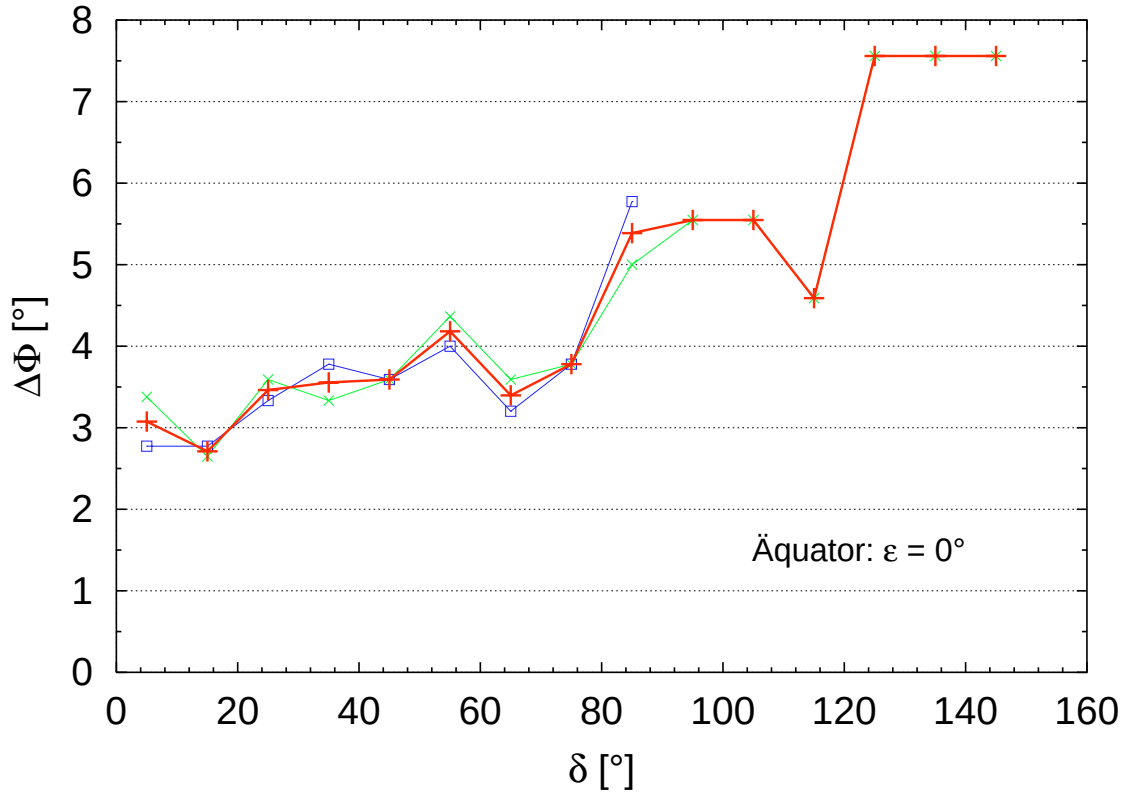


Abb. 3.27: Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\delta$ entlang des Äquators bei *Polyommatus icarus*. $\Delta\Phi_\delta$ verläuft horizontal. Aufgetragen sind die Werte von zwei Männchen und der Mittelwert. Am Äquator war der binokulare Bereich so klein (Abb. 3.25), daß keine Messung von $\Delta\Phi$ im kontralateralen Bereich möglich war. Abszisse: Winkelabstand δ zur Medianebene.

zwinkel in dorso-lateraler Richtung deutlich kleiner waren, war der äußere Augenradius R in dorso-lateraler Richtung deutlich größer als in fronto-posteriorer Richtung; die Augen waren in dorso-ventraler Richtung gestreckt (Abb. 2.9, Seite 51).

Am Augenäquator stieg $\Delta\Phi_\delta$ von 3° in der Medianebene nach lateral ($0^\circ < \delta \leq 90^\circ$) und posterior ($\delta < 90^\circ$) zunehmend an (Abb. 3.27), bis er jenseits von $\delta = 120^\circ$ in der Nähe des posterioren Augenrandes $7,0^\circ$ übertraf. In dem dorsalen Raumausschnitt, in dem das Sehfeld am medianen Augenrand für eine Messung weit genug nach kontralateral reichte ($\delta < -10^\circ$), stieg $\Delta\Phi_\delta$ auf der kontralateralen Seite steil auf Werte um 4° an.

Für $\Delta\Phi_\varepsilon$ wurden in der Medianebene mit $0,7^\circ$ in der Umgebung des Äquators die kleinsten Werte gemessen (Abb. 3.28). $\Delta\Phi_\varepsilon$ war in der Medianebene über den weiten Bereich von $\varepsilon = +15^\circ$ bis $\varepsilon = -45^\circ$ kleiner oder gleich $1,0^\circ$. Weiter ventral stiegen die Werte von $\Delta\Phi_\varepsilon$ steil bis auf $3,5^\circ$ an ($\varepsilon < -80^\circ$). Vom Äquator aus nahm $\Delta\Phi_\varepsilon$ in der Medianebene (Blickrichtung) nach dorsal bis auf ca. 4° zu. Dabei wies $\Delta\Phi_\varepsilon$ bei $\varepsilon = 80^\circ$ bis $\varepsilon = 100^\circ$, das heißt in etwa bei der Blickrichtung senkrecht nach oben, ein abruptes Minimum auf. Der in diese Richtung blickende Augenteil ganz am dorsalen Ende machte sich durch eine recht flache Stelle (äußerer Augenradius R sehr groß) bemerkbar, die auf der ventralen Seite nicht vorhanden war (Abb. 3.26). Diese flache Stelle war in Form eines schmalen, unmittelbar neben dem Augenrand verlaufenden Grates gestaltet. Bei Drehung des Tieres in der Medianebene (Blickrichtung!) wanderte die Pseudopupille

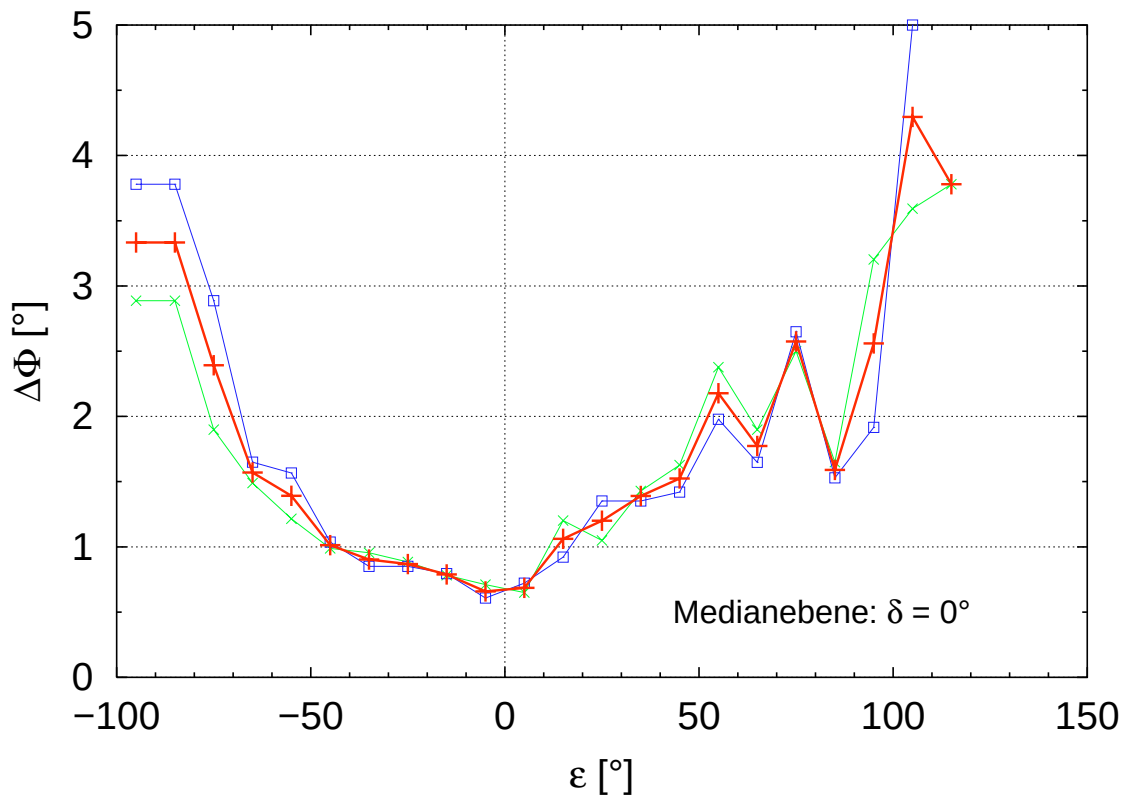


Abb. 3.28: Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\varepsilon$ in der Medianebene bei *Polyommatus icarus*. $\Delta\Phi_\varepsilon$ verläuft vertikal. Aufgetragen sind die Werte von zwei Männchen und der Mittelwert. Abszisse: Winkelabstand ε zum Äquator. $\varepsilon < 0^\circ$: ventral, $\varepsilon > 0^\circ$: dorsal.

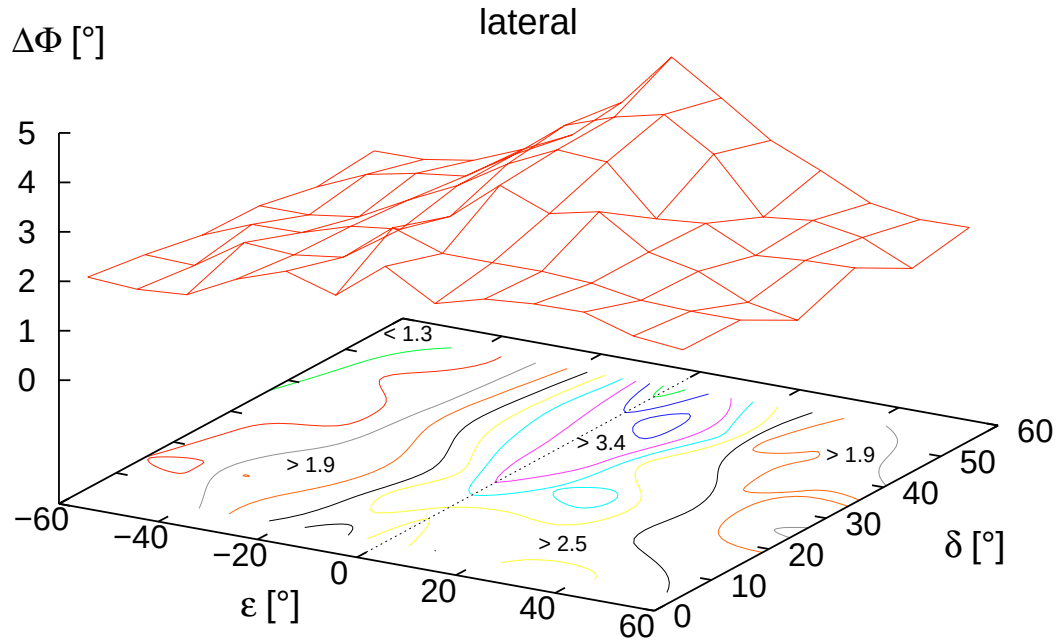


Abb. 3.29: Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\delta$ in lateraler Richtung (Mittelwert von zwei Männchen). Projiziert auf die Grundfläche sind interpolierte Konturen („Höhenlinien“, Inkremente zu $0,3^\circ$) von $\Delta\Phi_\delta$. δ : Winkelabstand zur Medianebene. ε : Winkelabstand zum Äquator. $\varepsilon < 0^\circ$: ventral, $\varepsilon > 0^\circ$: dorsal.

auffallend schnell über diesen Bereich (bei $\varepsilon = 80^\circ$ bis $\varepsilon = 100^\circ$), wurde dabei sehr lang und schmal und erstreckte sich genau entlang dieses Grates, der schräg zur Medianebene des Tieres steht (Abb. 3.24C). Senkrecht zur Medianebene (Blickrichtung), das heißt in Richtung von δ , war R an dieser Stelle deutlich kleiner. Es liegen keine Messungen von $\Delta\Phi_\delta$ für diese Augenregion vor, aber aus der Form der Pseudopupille und den lokalen Augenradien R kann man schließen, daß $\Delta\Phi_\delta$ sehr viel größer als $\Delta\Phi_\varepsilon$ sein muß.

Bereich $\varepsilon = -60^\circ$ bis $\varepsilon = 60^\circ$ und $\delta = 0^\circ$ bis $\delta = 60^\circ$ $\Delta\Phi_\delta$ nahm am Äquator die größten Werte an und fiel nach ventral wie nach dorsal ab (Abb. 3.29). Gleichzeitig erreichte $\Delta\Phi_\delta$ in der Umgebung des Äquators lateral größere Werte als weiter median, während dies in den Bereichen stark ventral und stark dorsal umgekehrt war. $\Delta\Phi_\varepsilon$ war am Äquator und in der Medianebene am kleinsten und nahm jeweils nach dorsal, nach ventral und nach lateral zu (Abb. 3.30). $\Delta\Phi_\delta$ und $\Delta\Phi_\varepsilon$ verhielten sich in diesem Bereich insofern entgegengesätzlich, als $\Delta\Phi_\delta$ vom Äquator aus nach ventral und nach dorsal abnahm, während $\Delta\Phi_\varepsilon$ zunahm. $\Delta\Phi_\delta$ lag in den meisten Regionen deutlich über $\Delta\Phi_\varepsilon$, außer ganz lateral in den am weitesten ventral bzw. am weitesten dorsal gelegenen Bereichen.

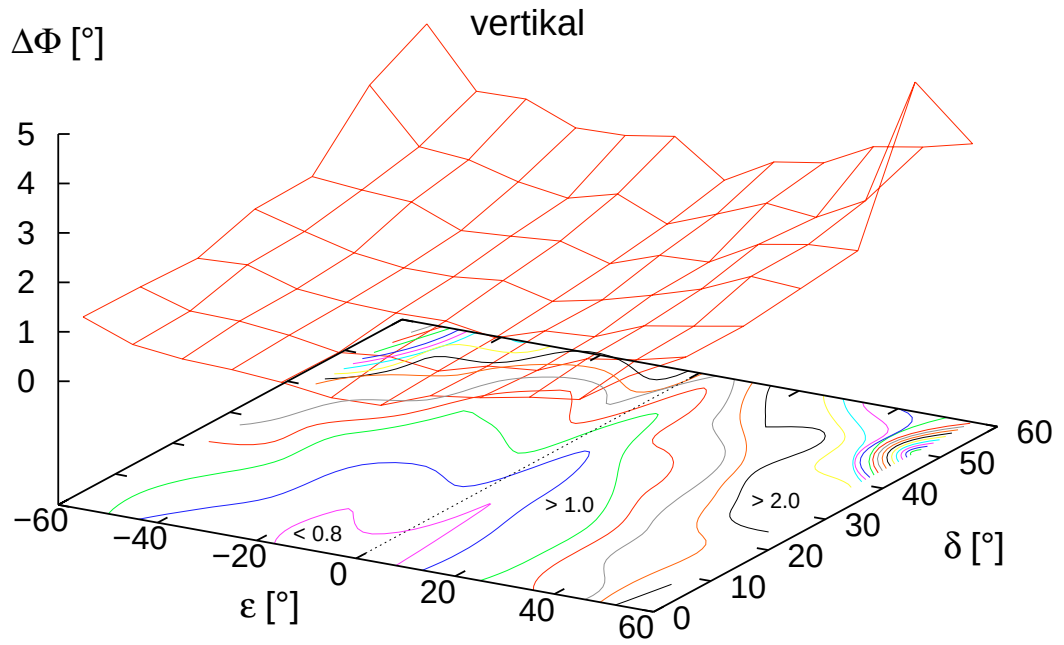


Abb. 3.30: Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi_\varepsilon$ in vertikaler Richtung (Mittelwert von zwei Männchen). Projiziert auf die Grundfläche sind interpolierte Konturen („Höhenlinien“, Inkremente zu $0,2^\circ$) von $\Delta\Phi_\varepsilon$. δ : Winkelabstand zur Medianebene. ε : Winkelabstand zum Äquator. $\varepsilon < 0^\circ$: ventral, $\varepsilon > 0^\circ$: dorsal.

Kapitel 4

Diskussion

Im folgenden werde ich zuerst die Ergebnisse der einzelnen experimentellen Abschnitte und ihre spezifischen methodologischen Aspekte diskutieren. Nach der Erörterung des Einflusses von Flavonoiden in der Raupennahrung auf die Flügelfarben der Imagines von *Polyommatus icarus* werde ich auf die Verhaltensversuche mit Männchen dieser Art eingehen und dann die untersuchten Aspekte des Sehsystems betrachten.

Abschließend werde ich die an *Polyommatus icarus* gewonnenen Ergebnisse zusammenfassend in ihrer Bedeutung für die Arterkennung und Partnerwahl bei Bläulingen diskutieren.

4.1 Flügelfarben

In bisherigen Arbeiten war die Sequestrierung von Flavonoiden durch Schmetterlinge vor allem aus einer chemischen Perspektive untersucht worden (vgl. aber [Wilson 1986a](#)). Ich konnte nun zeigen, daß beim Gemeinen Bläuling *Polyommatus icarus* Flavonoide einen wesentlichen Einfluß auf die Flügelfarben haben. Am stärksten ausgeprägt war der Einfluß von Flavonoiden im UV-Bereich. Aus der Raupennahrung sequestrierte Flavonoide erhöhten die UV-Absorption der Flügelunterseiten drastisch, während ich für die Flügeloberseiten keinen solchen Effekt feststellen konnte. Der Nachweis dieser Wirkung der Flavonoide in der Raupennahrung gelang durch eine Kombination experimenteller Methoden: der Zucht von Tieren auf künstlichen Diäten mit variierendem Flavonoidgehalt, der UV-Photographie, der Messung von Reflexionsspektren der Flügelfarben und dem *in-situ*-Nachweis von Flavonoiden in den Flügeln durch spezifische Fluoreszenz.

4.1.1 Wirkung von Flavonoiden auf die Reflexionsspektren und das Erscheinungsbild

Ich züchtete *P. icarus* auf verschiedenen natürlichen Futterpflanzen und auf künstlichen Diäten, die sich nur im Flavonoidgehalt unterschieden. Die resultierenden Falter wiesen eine hohe, vom Raupenfutter abhängige, intraspezifische Variabilität in der Flügelfärbung auf, besonders im UV-Bereich. Die Unterschiede waren so groß, daß man die Tiere auf UV-Photos für Vertreter verschiedener Arten halten könnte. Allerdings waren die Extreme durch eine mehr oder weniger kontinuierliche, futterbedingte Variation verbunden. Der Effekt der natürlichen Futterpflanzen auf die Flügelfarben war sowohl charakteri-

stisch für die Pflanzenart als auch spezifisch für Blüten- oder Blattnahrung. Die mittlere spektrale Reflexion insbesondere der weißen Flecken ließ sich zu einem Großteil durch die aus anderen Studien schon bekannte Flavonoidkonzentration der Falter erklären. Eine gleichartige und gleichermaßen ausgedehnte Variabilität der Reflexionsspektren wie bei der natürlichen Raupennahrung ließ sich auch durch unterschiedliche Flavonoidgehalte im künstlichen Futter experimentell erzeugen. Dies läßt die gut begründete Vermutung zu, daß auch der Einfluß natürlichen Raupenfutters auf die Flügelfärbung zumindest in wesentlichen Teilen auf Flavonoide zurückzuführen ist.

In einigen der bisherigen chemischen Untersuchungen zur Flavonoidsequestrierung bei Schmetterlingen (Thomson 1926a,b, Ford 1941, Morris & Thomson 1963, 1964, Feltwell & Valadon 1970, Wilson 1985a,b, 1986b, 1987) und Heuschrecken (Saltatoria: Acrididae, Oedipodinae) (Hopkins & Ahmad 1991) wurden Flavonoide als „Flügelpigmente“ bezeichnet. Doch wurde in diesen Arbeiten nur das Vorhandensein von Flavonoiden in den Flügeln durch chemische Extraktion nachgewiesen, aber nie eine tatsächliche Funktion der Flavonoide als Pigmente, da der Einfluß auf die Flügelfarben nicht untersucht wurde. Auf eine mögliche Maskierung von Flavonoiden durch andere, stark absorbierende Pigmente in den Flügeln wies schon Ford (1941) hin, und auch Hopkins & Ahmad (1991) vermuteten dies für die Flavonoide in schwarzen Flügelpartien von Oedipodinen. Die Flavonoide im Flügel müssen zudem natürlich so lokalisiert sein, daß sie die Lichtabsorption der Flügel beeinflussen können (z. B. in den sichtbaren Flügelschuppen), und dann müssen sie in ausreichender Menge vorliegen. Nur Wilson (1986a) belegte bisher in einem halbquantitativen, auf das menschliche Sehsystem und UV-Photographien (ohne Kalibrierung durch eine Grauskala) gestützten Ansatz, daß aus der Raupennahrung sequestrierte Flavonoide bei *Melanargia galathea* (Nymphalidae, Satyrinae) die hellen Flächen beider Flügelseiten gelblicher und UV-absorbierender machen. Anders als bei *P. icarus* machte sich die Flavonoidmenge in den Flügeln bei *Melanargia galathea* durch die mehr oder weniger stark ausgeprägte Gelbfärbung der Flügel auch dem menschlichen Beobachter sofort deutlich bemerkbar.

Die künstlichen Futtermischungen, die in dieser Arbeit verwendet wurden, unterschieden sich nur im Flavonoidgehalt, während alle anderen Komponenten identisch blieben. Vergleicht man die flavonoidfreien, auf Kunstfutter aufgezogenen Tiere mit flavonoidreichen Tieren von Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin, so hätte man erwartet, daß aufgrund der Lichtabsorption durch die Flavonoide (vgl. Abb. 1.2, Seite 8) die mittlere Reflexion der Flügelfarben der flavonoidreichen Tiere unter der der flavonoidfreien Tiere liegt. Dies war jedoch nur bei den weißen Flecken so, während bei den schwarzen Flecken und der Hintergrundfärbung das Gegenteil der Fall war (Abb. 3.2, Seite 59). Bei den schwarzen Flecken und der Hintergrundfärbung der flavonoidreichen Falter war die Reflexion im UV wie erwartet kleiner, im sichtbaren Wellenlängenbereich jedoch größer. Deshalb trug vermutlich noch ein anderer Faktor als die Absorption von UV-Licht durch Flavonoide zum Unterschied in der Flügelfärbung der Tiere bei. Die Flügelunterseiten der flavonoidfreien Tiere erschienen eher grau als bräunlich, was sich als flacher verlaufende Kurve im Reflexionsspektrum der Hintergrundfärbung ausdrückt. Eine erhöhte Produktion von schwarzem Eumelanin während der Entwicklung der Flügelschuppen könnte für diesen Effekt verantwortlich sein. Eumelanine zeichnen sich durch ein charakteristisches, annähernd ebenes Absorptionsspektrum im sichtbaren Wellenlängenbereich (Nijhout 1991) und gleichzeitig durch eine hohe UV-Absorption (Nicolaus 1968) aus. Damit wäre eine Kopplung zwischen der *de-novo*-Synthese von autochthonen Pigmenten und der Einlagerung von allochthonen

Pigmenten bei der Farbentwicklung der Flügelschuppen naheliegend. Bei Nymphaliden wurde kürzlich eine Kopplung der autochthonen Pigmententwicklung mit einem anderen Prozeß der Schuppenentwicklung, der Bildung der Schuppenstruktur, nachgewiesen (Janssen *et al.* 2001). Melanine sind bei TagSchmetterlingen die mit Abstand am weitesten verbreiteten Pigmente (Nijhout 1991), und ihre Rolle bei der Flügelmusterbildung ist vergleichsweise gut verstanden (Koch *et al.* 1990, Nijhout & Koch 1991, Koch 1994, Starnecker *et al.* 1994, Koch 1995, Koch & Kaufmann 1995, Koch 1996). Bei *P. icarus* beginnt die Umlagerung der zuvor im Abdomen gespeicherten Flavonoide in die Flügel etwa mit dem Sichtbarwerden anderer, autochthoner Pigmente und dauert parallel zu deren Biosynthese an (Kornmaier 1999). Bei *P. icarus* könnte ein „Fehlen“ von allochthonen Flavonoiden, das auf irgendeine unbekannte Weise wahrgenommen würde, die Eumelanin-Biosynthese starten oder steigern. Falls ein gewisses Maß an UV-Absorption, vor allem in der Hintergrundfärbung, „wünschenswert“ wäre, könnte in einer Art Rückkopplungsprozeß mehr Eumelanin die durch den Flavonoidmangel reduzierte UV-Absorption teilweise kompensieren. Anders als Flavonoide würde schwarzes Eumelanin dabei die Reflexion der Flügel auch im sichtbaren Bereich verändern. Diese Hypothese untersuchte ich allerdings nicht weiter.

Bei den Tieren von flavonoidfreiem Kunstfutter und von Kunstfutter mit Quercetin sowie mit der niedrigen Konzentration (0,98 %) Rutin war die Variabilität der Reflexionsspektren innerhalb der Futterbehandlungen recht klein. Die Reflexionsspektren der untersuchten Individuen lagen jeweils recht nahe beieinander. Ganz anders war dies jedoch bei den Tieren, die auf der hohen Rutinkonzentration (4,9 %) aufgewachsen waren. Hier gab es, erkennbar besonders an den Spektren der weißen Flecken, eine ausgeprägte Variabilität zwischen den Individuen. Dies reichte von Tieren, die offenbar sehr viel Flavonoide sequestriert hatten, bis zu solchen, die keine oder fast keine in die Flügel einlagert hatten (Abb. 3.3B, Seite 60). Der einzige mittels HPLC auf sequestrierte Flavonoide untersuchte Falter von Kunstfutter mit 4,9 % Rutin wies keine detektierbaren Mengen von Flavonoiden auf (Frank Burghardt, persönliche Mitteilung). Nachdem Unterschiede in der Futterzusammensetzung ausgeschlossen werden konnten, müssen individuelle Unterschiede in der physiologischen Reaktion auf das Futter der Grund für dieses Ergebnis sein. Der Zuckeranteil des Rutins ist das Disaccharid Rutinose (Glukosyl-(1 → 6)-L-rhamnose). Mit Rhamnose glykosidierte Flavonole scheinen von *P. icarus* nur sehr schlecht sequestriert oder gar selektiv ausgeschieden zu werden. Rhamnosidierte Flavonoide wurden in mehreren natürlichen Futterpflanzen (*Lotus-corniculatus*-Blüten, *Melilotus-officinalis*-Blüten, *Trifolium-pratense*-Blüten) von *P. icarus* gefunden. Sie wurden aus diesen, wie auch aus *Robinia-pseudacacia*-Blüten, die keine natürliche Nahrungsquelle sind, aber gar nicht oder nur in sehr geringen Mengen sequestriert (Burghardt 2000). Besonders deutlich war dies auch bei der im Freiland nicht genützten, im Experiment aber bereitwillig akzeptierten Raupenfraßpflanze *Vicia villosa* der Fall, bei der die in großen Mengen vorliegenden Rhamnoside den Hauptteil der Flavonoide in der Pflanze ausmachten (Burghardt *et al.* 1997b, Burghardt 2000). Rutin ist in den bisher untersuchten, natürlichen Futterpflanzen von *P. icarus* nur in geringer Konzentration gefunden worden (Burghardt 2000). Möglicherweise wird also, vor allem beim Angebot in hoher Konzentration, das Rutin wegen seines Rhamnosegehalts von vielen Individuen eher ausgeschieden als sequestriert.

Die Ursache für die andere Reaktion der Mehrzahl der auf der hohen Rutinkonzentration gezogenen Individuen gegenüber der mit der niedrigeren Rutinkonzentration aufgewachsenen Tiere ist unklar. Es scheint, als ob bei diesen Tieren durch die hohe Rutin-

konzentration ein anderer physiologischer Prozeß angestoßen worden sei. Bemerkenswert ist auf alle Fälle, daß sich dieser Dosiseffekt gänzlich von dem für die auf Quercetin aufgewachsenen Tiere festgestellten unterschied. Die Reflexionsspektren der Quercetintiere einer Konzentration lagen immer sehr nahe beieinander. Schon die Tiere der niedrigeren Konzentration sequestrierten deutlich Flavonoide, und die Tiere der höheren Konzentration sequestrierten noch einmal mehr.

Eine ähnliche Variabilität wie beim Kunstfutter mit 4,9 % Rutin fand sich bei den Tieren, die auf Blättern von *Medicago sativa* aufwuchsen. Hier kann trotz der häufigen Erneuerung des Futters bei der Aufzucht eine uneinheitliche chemische Zusammensetzung des Futters nicht grundsätzlich als Ursache ausgeschlossen werden. Allerdings wurde durchgängig darauf geachtet, die Infloreszenzen – die reich an sequestrierbaren Flavonoiden sind (Burghardt 2000) – vor der Verfütterung komplett zu entfernen.

Auch bei den HPLC-Untersuchungen von Burghardt (2000) zur Flavonoidsequestrierung bei *P. icarus* wurden individuelle Unterschiede in der Flavonoidsequestrierung aus künstlichem und natürlichem Raupenfutter gefunden. Sowohl männliche als auch weibliche Falter, die von mir auf dem Kunstfutter mit Zusatz von 2,5 % Quercetin aufgezogen worden waren, wiesen unterschiedliche Muster der sequestrierten Flavonoide auf. In allen Tieren wurden große Mengen von Quercetin-3-*O*-galactosid gefunden und je nach Individuum noch zusätzlich viel, nur wenig oder gar nichts vom verfütterten Aglykon Quercetin (Frank Burghardt, persönliche Mitteilung). Von 20 Tieren, die als Raupen Blüten von *Melilotus officinalis* erhalten hatten, machte ein Kämpferolglykosid bei nur einem Tier mehr als 56 % der gesamten Flavonoidladung im Falter aus, während die anderen Individuen bei vergleichbarem Gesamtflavonoidgehalt nur Spuren dieser Substanz aufwiesen (Burghardt 2000). Das bei Imagines von *P. icarus*, die auf Blüten von *Medicago sativa* aufgezogen worden waren, gefundene Flavonoidmuster unterschied sich deutlich zwischen den Arbeiten von Wiesen *et al.* (1994) und Burghardt (2000). Burghardt (2000, Seite 142f) machte dafür vermutete Unterschiede in der Zusammensetzung des verwendeten Futterpflanzenmaterials verantwortlich.

Demnach könnten sowohl eine physiologische Variabilität der Individuen als auch Unterschiede in der Art und Konzentration von Flavonoiden in den Futterpflanzen derselben Pflanzenart zu veränderten Flavonoidmustern und -gehalten in den Faltern führen. Es wurde auch deutlich, daß bei Untersuchungen zur Sequestrierung sekundärer Pflanzenstoffe die Stichprobengröße, das heißt die Anzahl der untersuchten Individuen, nicht zu klein sein darf, da sonst die Variabilität zwischen Individuen leicht unterschätzt werden kann.

In den Unterseiten der Vorderflügel flavonoidreicher Tiere war ein deutlicher Gradient der UV-Reflexion zu erkennen. Die UV-Absorption war anterior und distal am größten. Die durch Flavonoide verringerte UV-Reflexion beschränkte sich auf Flügelteile, die für eine Signalfunktion besonders wichtig sind, da die posterioren Teile der Vorderflügelunterseiten, die die höchste UV-Reflexion aufwiesen, beim lebenden Tier meist hinter den Hinterflügeln verborgen bleiben. Eine mögliche Erklärung wäre, daß die sequestrierten Flavonoide auf die Flügelareale konzentriert werden, die für eine Signalfunktion am wichtigsten sind. Ein Tier würde damit weniger Flavonoide benötigen, um die wesentlichen Flächen zu pigmentieren.

Diese Hypothese der bevorzugten Pigmentierung bestimmter Flügelareale wird durch chemische Daten gestützt. Schittko *et al.* (1999) fanden in den Hinterflügeln von *P. icarus* mehr Flavonoide als in den Vorderflügeln. Weibchen sequestrierten in fast allen bisherigen

Untersuchungen mehr Flavonoide als Männchen, sowohl bezogen auf die absoluten Mengen als auch auf die Konzentration (Burghardt *et al.* 1997a,b, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a).

Auch die Weibchen von *Polyommatus bellargus* (Geuder *et al.* 1997) und von *Melanargia galathea* (Nymphalidae, Satyrinae) (Wilson 1986a) sequestrierten mehr Flavonoide als die Männchen dieser Arten. Hingegen gab es keine Hinweise auf geschlechtsspezifische Flavonoidsequestrierung beim Bläuling *Aricia agestis*, einer Art mit sehr wenig ausgeprägtem Sexualdimorphismus der Flügelzeichnung (Ziegler 1995). Über eine Signalfunktion der Flavonoide ist bei diesen Arten allerdings nichts bekannt.

4.1.2 Hauptkomponentenanalysen *vs.* Mittelwertspektren

Aufgrund der in dieser Arbeit gemachten Erfahrungen soll auch die statistische Analyse von Spektren durch Hauptkomponentenanalysen und MANOVAs, wie sie von Cuthill *et al.* (1999) erstmalig angewandt wurde, bewertet werden. Dieser Ansatz soll dann mit der Verwendung von Mittelwertspektren und ihren Konfidenzintervallen, die hier zum ersten Mal verwendet wurden, verglichen werden.

Die erste Hauptkomponente erklärte in allen Hauptkomponentenanalysen bereits den ganz überwiegenden Teil der Varianz hinsichtlich der Spektrenform, und die ersten drei Hauptkomponenten erklärten immer mehr als 96 % dieser Varianz. Diese Ergebnisse gehen konform mit den Resultaten zahlreicher anderer Untersuchungen, bei denen Hauptkomponentenanalysen von sehr unterschiedlichen Spektraldaten durchgeführt wurden (Endler 1990, Cuthill *et al.* 1999, Chiao *et al.* 2000a, und darin zitierte Arbeiten).

Es wurde schnell klar, daß die Hauptkomponentenanalyse von Spektren in Kombination mit MANOVAs ein sehr trennscharfes Werkzeug bei der Gruppierung von Spektren ist, was mit dem Befund von Cuthill *et al.* (1999) aus einer Untersuchung der schwierig zu fassenden irisierenden Färbung bei Staren übereinstimmt. Diese Methode hat den großen Vorteil, unabhängig von allen Annahmen über das Sehsystem des Empfängers eines visuellen Signals zu sein. Ein gravierender Nachteil der Hauptkomponentenanalysen ist das Fehlen jeder einfachen Erklärung der Bedeutung der Hauptkomponenten, zumal diese Bedeutung auch noch eine andere für jeden analysierten Datensatz ist. Daher ist es nicht möglich, die Hauptkomponenten verschiedener Studien zu vergleichen (Endler 1990, Cuthill *et al.* 1999). Die Hinzunahme nur einiger weniger Spektren zu einem Datensatz kann das Ergebnis einer Hauptkomponentenanalyse völlig verändern (Endler 1990).

Ich betrachte es allerdings als sehr wertvoll, in der Lage zu sein, nicht nur einen überzufälligen Unterschied zwischen Gruppen von Spektren aufzeigen zu können, sondern auch in der Lage zu sein, die exakte Natur und spektrale Position dieses Unterschieds feststellen zu können. Die Koeffizienten der Faktorwerte sind die Werte, die zur Transformation der ursprünglichen Meßdaten in die Hauptkomponenten verwendet werden. Mit diesen ist es möglich, die Bedeutung einer Hauptkomponente zu identifizieren. Die „Spektren“ dieser Koeffizienten sind jedoch meist von recht komplexer Form, sogar schon bei sehr glatten und geraden (Reflexions-)Spektren (Abb. 3.9, Seite 73; Abb. 3.10, Seite 74). Deshalb ist diese Aufgabe alles andere als trivial und muß zudem für jede Hauptkomponente aus jeder Hauptkomponentenanalyse neu unternommen werden. Ich erreichte in dieser Beziehung nicht sehr viel mit meinen Daten. So gab es beispielsweise bei den weißen Flecken keinen statistisch nachweisbaren Zusammenhang zwischen den Faktorwerten der ersten drei Hauptkomponenten und der Flavonoidkonzentration. Die Situation wird noch

komplizierter, wenn man versucht, die Faktorladungen mit einzubeziehen. Dies sind die Korrelationen zwischen den originalen Variablen und den Hauptkomponenten.

Die Situation wird aber noch schlimmer. Man weiß nicht nur nicht genau, was eine Hauptkomponente eigentlich bedeutet, sondern es gibt auch keine mathematische Rechtfertigung dafür, wieviele der Hauptkomponenten, und damit wieviel von der Varianz der Daten, in die folgende statistische Analyse eingehen sollen. Die Ergebnisse einer MANOVA können natürlich davon abhängen.

Es existieren nur Faustregeln, die angeben, wie viele Hauptkomponenten für weitergehende Analysen verwendet werden sollen. Demnach sollten entweder die Hauptkomponenten herangezogen werden, die einen Eigenwert größer als 1,0 besitzen, oder die, die mehr als 5 % der Gesamtvarianz des Datensatzes erklären (Kaiser 1960, Chatfield & Collins 1980, Anonymus 1999b). Die Entscheidung ist beliebig und hängt vom Experimentator ab. Biologisch relevante Information kann jedoch auch in einer Hauptkomponente liegen, die nur für eine sehr kleine Menge der Varianz verantwortlich zeichnet und daher nicht für die statistische Analyse in Betracht gezogen wird (Cuthill *et al.* 1999). Ich entschied mich von vornherein, immer die ersten drei Hauptkomponenten in die statistischen Analysen aufzunehmen. Diese Entscheidung erwies sich für Knüttel & Fiedler (2001) bei der Analyse eines Bruchteils der in dieser Arbeit vorliegenden Daten als richtig. Hätten Knüttel & Fiedler (2001) nur die Hauptkomponenten verwendet, die mehr als 5 % der Varianz erklären, wären bei der MANOVA signifikante Unterschiede zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Faltern unentdeckt geblieben. Obwohl diese in absoluten Werten sehr klein waren, konnten diese doch durch einfaches Anschauen der Mittelwertspektren und ihrer Konfidenzintervalle entdeckt und in ihrer Lage im Spektrum bestimmt werden.

Die Wellenlängenauflösung der Spektren und damit die Anzahl der Variablen, die in die Hauptkomponentenanalyse eingehen, müssen ebenfalls in diesem Zusammenhang betrachtet werden. Der Eigenwert einer Hauptkomponente ist der Anteil an der Gesamtvarianz des Datensatzes, den sie erklärt, multipliziert mit der Anzahl der Variablen (Anonymus 1999b). Die Auswirkung der Entscheidung, nur Hauptkomponenten mit einem Eigenwert größer als 1,0 in die statistische Analyse aufzunehmen, hängt damit unmittelbar von der gewählten Wellenlängenauflösung ab.

Als Folge all dieser Komplikationen, die sich bei der Hauptkomponentenanalyse mit MANOVA ergeben, fand ich die Verwendung von Mittelwertspektren und ihren Konfidenzintervallen sehr wertvoll. Ihre Berechnung ist sehr einfach, und die Ergebnisse können direkt zusammen mit den Originaldaten zur Analyse und Illustration gezeichnet werden. Das Prinzip der Konfidenzintervalle ist sehr einfach zu verstehen und dabei recht mächtig. Gleichzeitig ist der Vergleich von Konfidenzintervallen auch ein sehr trennscharfes Werkzeug. Knüttel & Fiedler (2001) fanden zwischen denselben Gruppen von Spektren signifikante Unterschiede, zwischen denen diese auch durch Hauptkomponentenanalyse mit MANOVA aufgedeckt wurden. Im Gegensatz zur Hauptkomponentenanalyse in Kombination mit MANOVA war es direkt möglich, die Bereiche im Spektrum zu lokalisieren, die sich zwischen Futterbehandlungen unterschieden. Es war daher möglich, statistisch abgesicherte Unterschiede in einem spezifischen Wellenlängenbereich zu den Absolutwerten der Variabilität in Beziehung zu setzen.

Nur durch das Heranziehen von Mittelwertspektren mit ihren Konfidenzintervallen war es mir möglich, beim Vergleich flavonoidfreier und flavonoidreicher Tiere den genauen Einfluß der Flavonoide auf die Flügelfarben statistisch abgesichert und spektral lokalisiert zu erkennen. Ohne diesen Ansatz wäre ich mit einer großen Vielzahl sehr variabler Refle-

xionsspektren verblieben, verbunden mit der Aussage aus den Hauptkomponentenanalysen mit MANOVA, daß auch irgendwelche dieser Unterschiede signifikant seien. Bei den orangen Flecken der Flügelunterseiten flavonoidfreier (Kunstfutter) und flavonoidreicher (Kunstfutter mit 2,5 % Quercetin) fand ich mit Hilfe der Konfidenzintervalle signifikante Unterschiede im UV-Bereich, die eindeutig die Flavonoideinlagerung belegen (Abb. 3.2, Seite 59). Gleichzeitig kann man aber wegen der absolut nur sehr kleinen Unterschiede in der Reflexion auch in Frage stellen, ob der statistisch nachweisbare Unterschied der Spektren der orangen und schwarzen Flecken, die zudem noch von sehr viel helleren Farben umgeben sind, biologisch als visuelles Signal von Bedeutung ist.

Ein weiterer Vorteil von Mittelwertspektren und ihren Konfidenzintervallen ist, daß sie in Maßen für Farbe verwendet werden können, die von diesen Spektren abgeleitet werden. Ich demonstrierte dies für den Quantenfang hypothetischer Photorezeptoren. Mit diesem Ansatz impliziere ich weder, daß *P. icarus* Photorezeptoren mit genau den Eigenschaften besitzt, die ich den Berechnungen zugrunde legte, noch spezifische neuronale Interaktionen zwischen dem Output dieser Photorezeptoren. Vielmehr wollte ich das Potential für die weitere Anwendung von Konfidenzintervallen bei Arten aufzeigen, über deren Sehphysiologie mehr bekannt ist. *P. icarus* besitzt allerdings beim Blütenbesuch echtes Farbsehen (im Sinne von Menzel 1979) (Almut Kelber und Helge Knüttel, unveröffentlichte Daten). Schließlich können Mittelwertspektren mit ihren Konfidenzintervallen jederzeit zwischen verschiedenen Studien verglichen werden, anders als die Daten aus Hauptkomponentenanalysen.

Es sollen aber auch Vorteile von Hauptkomponentenanalysen mit Spektren und gegebenenfalls anschließender MANOVA nicht unerwähnt bleiben. Multiple Vergleiche zwischen Gruppen von Spektren, wie bei den komplexen statistischen Designs dieser Arbeit, sind damit leichter möglich als nur mit Konfidenzintervallen. Bei diesen müßten die Konfidenzintervalle durch Bonferroni-Korrekturen geeignet angepaßt werden. Die Ordination in großen Datensätzen, eventuell verbunden mit einer Hypothesenbildung, ist durch Hauptkomponentenanalysen gut möglich, besonders, wenn es nur ungenaue Hypothesen darüber gibt, wie Unterschiede zwischen den Spektren aussehen könnten. Mittelwertspektren und ihre Konfidenzintervalle sind hingegen besonders gut, wenn spezifische Unterschiede zwischen Spektren vermutet werden, wie dies hier bei der vermuteten Absorption im kurzwelligen Bereich durch Flavonoide der Fall gewesen war. In den Ordinationsdiagrammen mit den ersten zwei Hauptkomponenten konnte sehr einfach die relative Variabilität von jeweils Hunderten, oder, bei Verwendung der einzelnen Reflexionsspektren anstatt der Individuenmittel, von Tausenden von jeweils nur durch einen Datenpunkt repräsentierten Spektren illustriert werden. In diesen Graphiken konnten sehr anschaulich, wenn auch ohne Kenntnis der genauen (physikalischen) Bedeutung der Achsen, die einzelnen Behandlungsgruppen identifiziert, verglichen und objektiv gruppiert werden.

Zusammenfassend betrachtet kamen viele der vor allem von Cuthill *et al.* (1999) angeführten Vorteile von Hauptkomponentenanalysen von Spektren und der anschließenden statistischen Analyse durch MANOVAs in dieser Arbeit nicht zum Tragen. Die *a priori* genaueren Hypothesen in dieser Arbeit über die Art und Weise von möglichen, durch das Raupenfutter und darin enthaltene Flavonoide bedingten Unterschieden in den Reflexionsspektren ließen sich mit dem Einsatz von Konfidenzintervallen für die Reflexionsspektren und für abgeleitete Meßgrößen spezifischer testen.

4.1.3 Flavonoidnachweis *in situ* durch Fluoreszenz

Die in dieser Arbeit gefundenen Unterschiede in der Flügelfärbung zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Tieren waren zum allergrößten Teil auf die Lichtabsorption von Flavonoiden in den Flügeln zurückzuführen. Dies wird neben den inzwischen zahlreichen chemischen Untersuchungen bei *P. icarus* (Feltwell & Valadon 1970, Wilson 1987, Wiesen 1993, Wiesen *et al.* 1994, Burghardt *et al.* 1997a,b, Schittko 1997, Kornmaier 1999, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a,b) auch durch das Ergebnis der Behandlung von Flügeln mit Naturstoffreagenz A gestützt. Die Gelbfärbung und die charakteristische grüne bis orange Fluoreszenz bei Anwesenheit von Flavonoiden traten nur in den Flügeln flavonoidhaltiger Tiere auf (Abb. 3.13, Seite 89; Abb. 3.14, Seite 90).

Bei diesen Experimenten ergab sich noch ein anderes bemerkenswertes Ergebnis. Extern und gleichmäßig auf die Flügel aufgebrachtes Rutin ließ sich nur in den hellen Bereichen des Körpers und der Flügelunterseiten durch die Fluoreszenz von Naturstoffreagenz A nachweisen. In dunkleren Bereichen war die Fluoreszenz stark erniedrigt oder gar nicht nachzuweisen. Die fehlende Fluoreszenz von extern appliziertem Rutin und Naturstoffreagenz A an dunklen Körperstellen könnte in der Absorption des Anregungslichts oder des Fluoreszenzlichts begründet sein. Das Fehlen dieser Fluoreszenz war einigermaßen überraschend. Die blaue Fluoreszenz heller Bereiche dürfte aus dem Innern der nicht oder nur schwach pigmentierten Kutikula stammen. Fluoreszenz von Insektenkutikula bei UV-Beleuchtung scheint ein weiter verbreitetes Phänomen zu sein (Neville 1980). Auch ich fand eine blaue Fluoreszenz in der Cornea von diversen Dipteren (unpublizierte Daten). Nun hätte man erwarten können, daß sich die gelbe Fluoreszenz des Naturstoffreagenz A beim Vorhandensein des Rutins auf der Oberfläche am wenigsten gestört in den Bereichen zeigt, in denen keine blaue Fluoreszenz vorliegt. Das Ergebnis entsprach aber keineswegs dieser Erwartung.

Der Nachweis von Flavonoiden mit Naturstoffreagenz A ist damit nur im positiven Falle, das heißt beim Vorliegen einer Fluoreszenz möglich, während aus einem Fehlen von Fluoreszenz nicht unbedingt auf das Fehlen von Flavonoiden in der untersuchten Probe geschlossen werden kann. Da schon der qualitative Nachweis von Flavonoiden in den Schmetterlingsflügeln nicht eindeutig war, waren auch keine weiteren Untersuchungen zur relativen quantitativen Verteilung von Flavonoiden in den Schmetterlingsflügeln mit dieser Methode sinnvoll. Bisherige Untersuchungen an Flügeln von *P. icarus* in dieser Richtung (Wiesen 1993, Schittko 1997) müssen entsprechend neu bewertet werden. Nicht untersucht wurde in dieser und den bisherigen Arbeiten, ob das Aufbringen des Naturstoffreagenz A in Form einer methanolischen Lösung durch Aufsprühen oder gar Tauchen auch zu einer Verfrachtung angelöster Flavonoide im Flügel führt und damit Aussagen über relative Mengenverteilungen im Flügel ohnehin verfälschen würde.

4.1.4 Blaue Strukturfärbung der Männchen

Die blaue Strukturfärbung der Männchen von *P. icarus* und ihre Winkelabhängigkeit ließen sich spektroradiometrisch gut erfassen. Überraschenderweise lag der überwiegende Teil der Reflexion in einem weiten Winkelbereich im UV-Bereich. Das Maximum der Reflexion erreichte im UV bis über 90 %. Diese Werte überstiegen die bei dem für seine spektakulären Schillerfarben bekannten *Morpho* im Blaubereich gemessenen Spitzenwerte (Wienzek 1971, Vukusic *et al.* 1999, Kinoshita *et al.* 2002) noch deutlich.

Mason (1927) erklärte die starke Abnahme des Blauanteils der Reflexion der Strukturschuppen von *P. icarus* bei streifendem Lichteinfall mit der Neigung der Schuppen zum Flügel und den ausgeprägten Längs- und Querrippen der Schuppen, die die farbige Reflexion aus der Dünnschichtstruktur aus der Schuppenmatrix verdecken würde. Obwohl er ein außerordentlich genauer und kundiger Beobachter war, muß man aus heutiger Sicht doch vielleicht die seinerzeit noch sehr limitierten Möglichkeit zur Strukturaufklärung bei der Interpretation in Betracht ziehen. Meines Wissens nach wurde in dieser Arbeit erstmals die Winkelabhängigkeit der Strukturfarben von Lycaeniden spektroradiometrisch erfaßt und dokumentiert. Die einzigen anderen mir bekannten publizierten Reflexionsspektren von Flügel Farben von Lycaeniden wurden an *Lycaena*- (Bernard & Remington 1991) und *Callophrys*-Arten (Morris 1975, Allyn & Downey 1976) gewonnen. Bisherige Arbeiten zu den irisierenden Farben bei Lycaeniden hatten vor allem einen morphologischen bzw. ultrastrukturellen Schwerpunkt (Bethune-Baker 1914, Morris 1975, Allyn & Downey 1976, Meyer-Rochow & Eguchi 1983, Moss & Gibbs 1997, Tilley & Eliot 2002). Angaben zur Morphologie und Ultrastruktur der Schuppen von *P. icarus* findet man unter anderem bei Bethune-Baker (1914), Halfter *et al.* (1990) und Moss & Gibbs (1997). Es existieren sehr zahlreiche Publikationen über die Strukturfarben und die ihnen zugrundeliegende Morphologie. Als Auswahl seien die Arbeiten von Süffert (1924), Ghiradella *et al.* (1972), Grassé (1975), Ghiradella & Radigan (1976), Huxley (1975, 1976) und Ghiradella (1984, 1985, 1989, 1991, 1994, 1998) genannt.

Die irisierenden Farben der Schuppen einiger Schmetterlingsarten aus anderen Familien und ihre erstaunlich komplexen physikalischen Grundlagen wurden erst in jüngster Zeit wieder intensiver auch mit leistungsfähigen optischen Methoden untersucht (Vukusic *et al.* 1999, 2000a,b, 2001a,b,c, Kinoshita *et al.* 2002). Demgegenüber wurden bereits mehrfach UV-Photographien von Lycaeniden veröffentlicht (Mazokhin-Porshnyakov 1957, Eguchi & Meyer-Rochow 1983, Schaidler 1988, Meyer-Rochow 1991, Coutsis & Ghavalas 1996). Diese weisen meist aber aus einer Reihe von Gründen methodische Limitierungen auf und lassen deshalb kaum einen Vergleich zwischen Studien zu. Auch lassen sich aus diesen Abbildungen kaum Rückschlüsse auf die Eigenschaft der UV-Färbung als ein mögliches Signal ziehen (Knüttel & Fiedler 2000). Die ersten spektroskopischen Untersuchungen der Farben von Schmetterlingsflügeln überhaupt sind wohl die von Mayer (1897).

Es wurde bisher bei Bläulingen nicht dokumentiert, insbesondere nicht in taxonomischen und morphologischen Arbeiten, daß die Strukturfärbung nicht nur UV-Licht reflektiert, sondern daß der ganz überwiegende Anteil der Lichtreflexion durch die Strukturfärbung im UV-Bereich liegen kann. Die Männchen von *P. icarus* sind somit eher als UV-farben denn als blaufarben zu bezeichnen (Abb. 3.16, Seite 92; Abb. 3.17, Seite 93). Es ist in der taxonomischen Literatur gut dokumentiert, daß sich auch nahe verwandte Arten im genauen Farbton der Strukturfärbung unterscheiden (z. B. Hesselbarth *et al.* 1995, Tolman & Lewington 1998). Diese Angaben finden sich aber nur in Photographien oder Zeichnungen illustriert und, beschränkt auf den sichtbaren Spektralbereich sowie ausgehend vom menschlichen Sehsystem, verbal beschrieben. Die Nachteile dieser Herangehensweise, zumindest bei der Betrachtung von Farben im visuellen Kontext, erläutern Endler (1990), Cuthill & Bennett (1993) und Bennett *et al.* (1994). Der UV-Anteil der blauen Strukturfärbung wurde bisher weitgehend vernachlässigt. Es kann aber erwartet werden, daß sich die spektrale Reflexion oder ihre Winkelabhängigkeit im UV-Bereich genauso wie die Farbtöne im Sichtbaren deutlich zwischen verschiedenen Arten unterscheiden. *P. icarus* ist mit dem starken, kurzwelligen Violett-Anteil der sichtbaren Farbe wohl eher

UV-reich, das heißt die Reflexion reicht vom UV- bis in den sichtbaren Bereich. Andere, heller blau oder grünlich gefärbten Arten lassen eher relativ weniger UV in der Reflexion erwarten. Eine Funktion dieser vermuteten Variabilität der Strukturfarben im UV für die Partner- oder Arterkennung ist unbekannt. Eine solche Variabilität ist aber zumindest potentiell auch als morphologisches Merkmal für taxonomische Arbeiten bedeutsam.

Bei Weibchen von *P. icarus* ist eine hohe intraspezifische Variabilität in der Ausprägung der blauen Interferenzfärbung gut bekannt (Robertson 1995, Tolman & Lewington 1998). Die Häufigkeit des Vorkommens brauner und mehr oder weniger ausgeprägt blau „überlaufener“ oder „übergossener“ Weibchen ist regional ausgesprochen unterschiedlich. Vor allem im ozeanisch geprägten Norden und Westen Europas kommen relativ sehr viel mehr blaue Weibchen vor, beispielsweise als Unterart *mariscolore* Kane in Irland und Nordwestschottland. Dafür wurden vor allem klimatische Einflüsse während der Ontogenese vermutet (Tolman & Lewington 1998). In Mitteleuropa werden blaue Weibchen von *P. icarus* vor allem in der Frühjahrsgeneration angetroffen, treten also häufiger bei Individuen auf, die eine Winterdiapause eingelegt hatten (Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung). Ultimate Erklärungsansätze für diese Variabilität, die auch aus heutiger Sicht noch haltbar wären (vgl. Trübsbach 1938), sind mir nicht bekannt. Bei meinen eigenen Zuchten hatten die Weibchen in der Regel braune Oberseiten, aber es kamen auch immer wieder Weibchen mit eingestreuten blauen Schuppen (Abb. 1.3, Seite 11A) und vereinzelt Tiere mit größeren blauen Flügelbereichen (Abb. 1.4, Seite 12) vor. In den Klimakammern, in denen die Zuchten erfolgten, herrschten im Vergleich zum Freiland sicher sehr ausgeglichene und vor allem auch für alle Tiere einheitliche Bedingungen. Die Versuchstiere legten nie eine Diapause ein, sondern entwickelten sich unter den Zuchtbedingungen mit hoher Temperatur und langer Lichtperiode immer subitan. Ich stellte Unterschiede im Auftreten blauer Schuppen auch zwischen (zumindest Halb-) Geschwistern fest. Hinweise auf eine Erbllichkeit diese Merkmals fehlten bei meinen Zuchten. Auch bei anderen sexualdimorphen Arten der Polyommatainae mit blauen Männchen und regulär braunen Weibchen treten Weibchen mit mehr oder weniger ausgeprägter Färbung auf und erhielten eigene Namen mit dem Staus als Formen, Varietäten oder Unterarten (z. B. *Lysandra coridon* Poda f. *syngrapha* Keferstein, *Lycaena* [sic!] *bellargus* Rottentburg var. *caerulea* Courvoisier). Da dieses Phänomen bei kleinen, isolierten Populationen an Extremstandorten häufiger beobachtet wurde, kann eine genetische Komponente vermutet werden (Tennent 1988, Tilley 1988, Descimon 1989). Bei sehr ausgeprägt blauen Weibchen von *P. icarus* (f. *amethystina*) und einigen anderen Polyommatainae fand Trübsbach (1938) auch in geringer Anzahl Androkonien (Duftschuppen), die sonst nur bei Männchen auftreten. Dies könnte auf eine Kopplung zwischen der Entwicklung der Strukturschuppen und der Androkonien hindeuten.

4.2 Umgebungslicht

Die Beleuchtung im Flugraum, in dem die Verhaltensversuche stattfanden, war für die hypothetischen Photorezeptoren mit ihrer recht breitbandigen Absorption dem Licht im Freiland außerordentlich ähnlich. Trotz der eklatanten Unterschiede der *spectral irradiance* bei hoher spektraler Auflösung konnte die Beleuchtung durch die Leuchtstofflampen im Flugraum damit für die Falter als spektral tageslichtähnlich gelten. Die Lichtintensität lag im Freiland natürlich sehr viel höher.

Die spektrale Übereinstimmung der Flugraumbeleuchtung war besonders im kurzwelligen Bereich sehr gut, also in dem Spektralbereich, in dem die Flavonoide stark lichtabsorbierend sind und in dem die größten Unterschiede der Flügelfarben zwischen den Schmetterlingen mit unterschiedlichem Flavonoidgehalt lagen. Der Unterschied im Quantenfang der Photorezeptoren zwischen den Flügelfarben flavonoidfreier und flavonoidreicher Tiere war bei den Photorezeptoren, die für kurzwelliges UV- und Blaulicht empfindlich waren, am größten (Abb. 3.12, Seite 85).

Sowohl die Flugraumbeleuchtung als auch die Beleuchtung im Freiland waren für die Tiere sehr ähnlich dem CIE-Beleuchtungsspektrum D65 (Abb. 3.21, Seite 99). Das CIE-Spektrum gilt als ein allgemeiner Standard des Tageslichts vor allem für technische Zwecke (CIE 1971, Schanda 1997), ist aber auch in der Biologie für sehpysiologische Zwecke eine gängige Referenz (z. B. Chittka *et al.* 1992, Vorobyev & Brandt 1997, Chiao *et al.* 2000a). Es ist ein Spektrum, das die spektrale Zusammensetzung des Tageslichts zu vielen Tages- und Jahreszeiten und an vielen Orten der Erde beschreibt. Die für die Schmetterlinge mutmaßlich außerordentlich große Ähnlichkeit der Beleuchtungen während der Verhaltensversuche mit dem CIE-Spektrum läßt deshalb vermuten, daß Männchen von *P. icarus*, zumindest vom Spektrum der Beleuchtung her, in der Lage sein sollten, flavonoidreiche und flavonoidarme Weibchen zu unterscheiden, auch ohne Annahmen über ein möglicherweise vorhandenes Farbsehen oder Farbkonstanz bei *P. icarus*. Insbesondere ist das CIE-Spektrum für Tageslichtbedingungen charakteristisch, unter denen *P. icarus* typischerweise aktiv und auf Partnersuche ist, nämlich am hellen Tag im Offenland (Ebert & Rennwald 1993, Tillmanns 1995, Järemo Jonson *et al.* 1998, Tolman & Lewington 1998), ohne größeren Einfluß von höherer, dichter Vegetation auf die Beleuchtungsbedingungen (vgl. z. B. Coombe 1957, Henderson & Hodgkiss 1963, Henderson 1970, Endler 1992, 1993, Järemo Jonson *et al.* 1998). Der UV-Anteil im nicht durch Vegetation beeinflussten Tageslicht nimmt durch die Wellenlängenabhängigkeit der Lichtstreuung bei Bewölkung noch zu. Er ist sogar an nebligen Wintertagen in Regensburg hoch, bei allerdings drastisch verminderter Gesamtlichtintensität (Finger 1993).

4.3 Verhaltensversuche

In den Verhaltensversuchen konnte ich männliches Wahlverhalten an den Weibchenattrappen eindeutig nachweisen, trotz der Konkurrenz durch lebende Weibchen, die sich bewegen, auf die Männchen reagieren können, evtl. Duft abgeben und in der Summe also sehr viel attraktivere Reize für die partnersuchenden Männchen sein sollten. Dies galt für die Versuche im Freiland wie im Labor gleichermaßen. Die Attrappen imitierten lebende Weibchen offenbar so gut, daß – zumindest im Labor – auch hin und wieder Männchen versuchten, mit ihnen zu kopulieren. Der Versuch eines Männchens, das weibliche Abdomenende mit den gespreizten Genitalien zu ergreifen, ist derartig eindeutig, daß hier keine Fehlinterpretation der Beobachtung vorliegen kann. Besonders im Freiland wurde aber auch deutlich, daß die Männchen auf lebende Weibchen intensiver reagierten als auf die Attrappen und seltener versuchten, mit den Attrappen zu kopulieren. Auch in einer Reihe anderer Untersuchungen reagierten Männchen von *P. icarus* (Lundgren 1977, Tillmanns 1995, Otterbeck 1996, Burghardt *et al.* 2000) sowie anderer Lycaeniden (Douwes 1976, Wago *et al.* 1976, Wago 1977, 1978a,b, Lundgren & Bergström 1975, Pellmyr 1982) gut auf (Weibchen-)Attrappen. Die von mir verwendeten Attrappen waren mit

glänzenden Insektennadeln durch den Thorax genadelt, und mit diesen Nadeln wurden die Attrappen auch auf den Holzstäben befestigt. Die Insektennadeln schienen keinen Einfluß auf das Verhalten Männchen zu haben, die Männchen zeigten bei ihren Reaktionen auf die Attrappen die gleichen Verhaltenskategorien wie bei lebenden Weibchen. Sitzende Weibchen finden sich im Freiland immer in einem sehr stark strukturierten Umfeld, da die Vegetation oder Blütenstände auf der Größenebene der doch nur kleinen Falter sehr komplex gestaltet sind. Ein zusätzlicher, „glänzender Stengel“ sollte da kaum einen Einfluß auf das Verhalten haben. Die Nadeln waren für alle Attrappen gleich, so daß sie das unterschiedliche Verhalten der Männchen gegenüber alternativen Attrappentypen nicht erklären können.

In Wahlversuchen im Labor fand ich eine ausgeprägte Präferenz der Männchen von *Polyommatus icarus* für flavonoidreiche Weibchenattrappen. Mit größter Wahrscheinlichkeit liegen dieser Präferenz visuelle und nicht chemische, olfaktorisch oder gustatorisch wirksame Reize zugrunde. Die Männchen von *P. icarus* konnten die Flavonoide nicht durch Kontaktchemorezeption wahrgenommen haben, da sie ihre Entscheidungen über das Verhalten gegenüber den Attrappen in den allermeisten Fällen trafen, ohne diese je berührt zu haben. Vor dem Einsatz im Verhaltensversuch versuchte ich, alle flüchtigen Substanzen von den Attrappen zu verdampfen. Diese Behandlung bei moderaten Temperaturen im Trockenschrank hatte keine feststellbare Auswirkung auf die Flügelfarben.

Es liegen zwar keine Literaturdaten über den Dampfdruck von Flavonoiden vor (bestätigt von Karlheinz Seifert, persönliche Mitteilung, und Peter Proksch, persönliche Mitteilung an Konrad Fiedler). Aus einer Reihe von Gründen kann man aber den Schluß ziehen, daß sie schwerflüchtig sind und zusätzlich bereitwillig an Substanzen im Flügel binden. Schon die Aglyka der Flavonoide sind Feststoffe mit einem hohen Molekulargewicht (MG) (z. B. Quercetin (Dihydrat): MG = 338,27 u), die zudem unter physiologischen Bedingungen meist (immer?) als Hydrate vorliegen. Wenn sie durch kovalente Bindung mit Einfach- oder Mehrfachzuckern Glykoside bilden, steigt das Molekulargewicht weiter deutlich an (z. B. das Quercetin-Diglykosid Rutin (Trihydrat): MG = 664,58 u). Die Flavonoid-Aglyka und auch ihre Glykoside haben sehr hohe Schmelzpunkte (Weast & Astle 1985, Budavari *et al.* 2000), oder sie zersetzen sich bei hohen Temperaturen, ohne vorher zu schmelzen (z. B. Zersetzung von Quercetin ab 314 °C) (Budavari *et al.* 2000). In den Faltern finden sich fast ausschließlich Flavonoidglykoside (Wilson 1987, Burghardt *et al.* 1997b, Geuder *et al.* 1997, Schittko *et al.* 1999, Burghardt 2000). Bereits die isolierten Einfachzucker, wie etwa Glukose, werden aufgrund ihres Molekulargewichts und der zahlreichen Hydroxylgruppen allgemein als nicht-flüchtig betrachtet (Oja & Suuberg 1999). Der Dampfdruck von α -D-Glucose ist so gering, daß er erst 1999 mit einer neuartigen, speziell entwickelten Methode überhaupt gemessen werden konnte (Oja & Suuberg 1999). Die von *P. icarus* sequestrierten Flavonoide (vor allem die dominierenden Flavonole) weisen zahlreiche Hydroxylgruppen auf und sind alleine schon deshalb, aber insbesondere als Glykoside, in Wasser löslich. In Höheren Pflanzen werden die intrazellulären Flavonoidglykoside deshalb auch gelöst in der Vakuole gespeichert (Harborne 1991). Als mit Hydroxylgruppen substituierte Polyphenole können Flavonoide mit anderen Molekülen Wasserstoffbrückenbindungen bilden, und sie gehen daher gerne lose Komplexe mit weiteren Verbindungen wie beispielsweise Proteinen oder auch anderen Flavonoiden ein. Viele Flavonoide, wie auch Quercetin, sind starke Metallchelatoren (Harborne 1991). Flavonoide werden chromatographisch immer in Lösung, heutzutage meist mittels HPLC (Hochleistungsflüssigkeitschromatographie), aufgereinigt und aufgetrennt

(Hostettmann & Marston 1986, Markham 1989). Aufgrund der Schwerflüchtigkeit der Flavonoide ist die sehr leistungsfähige Gaschromatographie für diese Aufgabe hingegen nicht geeignet (Peter Proksch, persönliche Mitteilung an Konrad Fiedler). Nach Karlheinz Seifert (persönliche Mitteilung) bereitet die Schwerflüchtigkeit der Flavonoide und vor allem der Flavonoidglykoside methodische Schwierigkeiten bei der Analyse der Substanzen durch Massenspektroskopie und erfordert besondere Techniken. Nach seiner experimentellen Erfahrung hält er es für ausgeschlossen, daß Flavonoide in Schmetterlingsflügeln olfaktorisch wahrgenommen werden können, da sie zu stark im Flügel gebunden sind.

Durch Flavonoide bedingte Unterschiede in der Flügelfärbung zwischen dem Kunstfutter ohne und mit Quercetin (2,5 %) fand ich nur auf den Flügelunterseiten, während Einflüsse auf die Färbung der Flügeloberseiten nicht meßbar waren. Ich fand jedoch eine Präferenz der Männchen für flavonoidreiche Weibchen, unabhängig davon, welche Flügelseiten sichtbar waren. Bei den Attrappen mit ganz geöffneten Flügeln waren die Flügelunterseiten im Experiment nicht vollständig zu verbergen, und zusätzlich könnte die Körperfärbung, die auch durch Flavonoide beeinflusst wird (Abb. 3.1, Seite 56; Abb. 3.5, Seite 64; Abb. 3.6, Seite 65; Abb. 3.13, Seite 89; Abb. 3.14, Seite 90), den Männchen als Informationsquelle gedient haben. Bei diesen Attrappen war die relative Häufigkeit der Männchenreaktionen kleiner als bei den Attrappen mit anderen Flügelstellungen und deutlich sichtbaren Flügelunterseiten. In Untersuchungen bei anderen *Lycaeniden*-Arten schlossen die Autoren, daß visuelle Signale der Flügel die wichtigste Rolle bei der erstmaligen Erkennung eines potentiellen Partners spielen (Douwes 1976, Wago *et al.* 1976, Wago 1977, 1978a, Pellmyr 1982). Allerdings war bei diesen Versuchen eine mögliche Beteiligung von weiblichen Duftstoffen nicht ausgeschlossen oder erwies sich in späteren Phasen der Balz als bedeutsam. Die an der Erkennung eines Paarungspartners beteiligten Signale werden ausführlicher weiter unten diskutiert (Kap. 4.5, Seite 136). Als potentielle Träger chemorezeptiv vermittelter Information kamen bei meinen Versuchen nur flüchtige Verbindungen in Frage, da die Männchen, mit Ausnahme weniger, besonders intensiver Reaktionen, ihre Wahlentscheidung trafen, ohne die Attrappen berührt zu haben. Wie oben dargestellt, wurde versucht, solche Substanzen, falls sie überhaupt vorhanden waren, vor den Versuchen abzdampfen. Dies wies darauf hin, daß die Präferenz der Männchen durch visuelle Signale der Flügelunterseiten vermittelt wurde, da eventuell vorhandene chemische Signale von beiden Attrappentypen gleichermaßen verfügbar gewesen wären.

Nach der bisherigen Argumentation könnte man immer noch einwenden, daß Flavonoide in der Raupennahrung als Signal die Biosynthese anderer, unbekannter Verbindungen auslösen oder daß die sequestrierten Flavonoide als Vorläufer für die Biosynthese solcher Substanzen dienen könnten, die dann von den Männchen wahrgenommen werden und zur Präferenz flavonoidreicher Tiere führen. So verwendete ich in einem weiteren Verhaltensversuch künstlich veränderte, ursprünglich flavonoidfreie Attrappen, deren Flügelunterseiten mit dem häufig in *P. icarus* gefundenen Rutin besprüht worden waren. Bei diesen Attrappen waren alle eventuellen physiologischen Veränderungen der chemischen Zusammensetzung in der Ontogenese aufgrund sequestrierter Flavonoide ausgeschlossen. Die Rutin-besprühten, UV-absorbierenden Attrappen wurden jedoch wiederum stark von den Männchen bevorzugt, was olfaktorische oder gustatorische Signale als Grundlage der männlichen Präferenz endgültig ausschließt.

Ich führte Verhaltensversuche auch im Freiland durch, um zu überprüfen, ob die im Labor gefundene Präferenz der Männchen für flavonoidreiche Attrappen ebenso bei natürlichen Lebensbedingungen der wählenden Tiere ohne die Limitierungen eines Laborversuchs

vorhanden ist. Die im Labor sehr große Zahl von Reaktionen könnte im Freiland irrelevante Effekte überdeutlich machen. Auch waren Pseudoreplikate, das heißt, daß einzelne, besonders aktive Männchen das Ergebnis übergroß beeinflussten, in den abgeschlossenen Verhältnissen im Labor nicht ausgeschlossen (vgl. [Hurlbert 1984](#), [Lombardi & Hurlbert 1996](#), [Wilson & Dugatkin 1996](#)). Allerdings waren diese zwei letzteren, potentiellen Fehlerquellen im Labor mit der gewählten Methode zur statistischen Auswertung (der Verwendung relativer Häufigkeiten) bereits weitgehend beseitigt. Es sei noch angemerkt, daß bei dieser Arbeit, wie wohl auch in zahlreichen Publikationen anderer Autoren, das Ziel nicht, wie oft unterstellt ([Hurlbert 1984](#), [Lombardi & Hurlbert 1996](#), [Kramer & Schmidhammer 1992](#)), der Test war, ob ein bestimmtes Verhalten bei allen (untersuchten) Individuen einer Art oder Population vorliegt, sondern ob es überhaupt Individuen gibt, die dieses Verhalten aufweisen oder dazu befähigt sind. Entsprechend anders sind die Nullhypothesen, und die Frage der Pseudoreplikate stellt sich weniger dramatisch.

Eine andere Fehlerquelle ließ sich jedoch prinzipiell in den Laborversuchen nicht ausschließen. Das Verhalten sehr vieler Tierarten weist eine große Plastizität auf, wobei Individuen situationsabhängig Verhaltenstaktiken wählen, die eine Fitneßmaximierung versprechen ([Gotthard & Nylin 1995](#), [Komers 1997](#)). In Entscheidungen zum Fortpflanzungsverhalten können zahlreiche Faktoren der gesamten *life history* eingehen ([Warriner et al. 1963](#), [Dominey 1984](#), [Andersson 1994](#), [Gibson & Langen 1996](#), [van Gossum et al. 2001](#)), (für Schmetterlinge z. B. [Rutowski 1984](#), [Kato 1989](#), [Rutowski 1991](#), [Wickman 1992](#), [Alcock 1994](#), [Karlsson 1995](#), [van Dyck et al. 1997a,b](#), [van Dyck & Matthysen 1998](#), [McDonald & Nijhout 2000](#), [Kemp 2002](#)). Von besonderer Bedeutung ist hier für die Männchen die Verfügbarkeit von Paarungspartnern. Diese wird durch endogene Faktoren, wie die verstrichene und die noch zu erwartende Lebenszeit und der allgemeine physiologische Zustand, sowie Umweltfaktoren, wie Räuberdruck, Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen, die Anzahl und raum-zeitliche Verteilung von potentiell paarungsbereiten Weibchen und konkurrierenden Männchen, beeinflusst. All diese Faktoren waren im Labor sicherlich in vielem verschieden von den Umständen, denen die Tiere unter natürlichen Verhältnissen im Freiland unterworfen sind. Deshalb war eine Überprüfung der im Labor gefundenen Aussagen im Freiland notwendig.

Im Freiland reagierten die Männchen trotz des Vorhandenseins freilebender Weibchen im Habitat zahlreich und regelmäßig auf die Attrappen, die ihnen in einem großräumigen, strukturreichen und visuell stark kontrastierten Umfeld präsentiert wurden. In beiden Versuchen, mit natürlichem und künstlichem Raupenfutter der Attrappen, zogen weder flavonoidreiche noch flavonoidfreie bzw. flavonoidarme Attrappen signifikant mehr Männchen an. Die flavonoidreichen Kunstfutter-Attrappen wurden jedoch intensiver von den Männchen begutachtet, was statistisch hochsignifikant war. Die Männchen verbrachten mehr Zeit an diesen Attrappen und verbrauchten mehr Energie bei deren Inspektion. In dem Versuch mit natürlichen Raupenfutterpflanzen gab es einen, allerdings statistisch nicht signifikanten, Trend hin zur Präferenz der flavonoidreichen Attrappen von *Trifolium*-Blüten gegenüber den flavonoidarmen Attrappen von *Medicago*-Blättern. Dieses Ergebnis kann wohl vor allem auch auf die leider untypisch geringe UV-Reflexion einiger der verwendeten *Medicago*-Attrappen, die damit sehr der anderen Attrappengruppe ähnelten, zurückzuführen sein (Abb. 3.4, Seite 97 ; Abb. 3.19A, Seite 97). Dieses Experiment stellt andererseits einen ungewollten Kontrollversuch dar, der, unter diesem Aspekt betrachtet, zufriedenstellend ausfiel.

[Burghardt et al. \(2000\)](#) untersuchten in prinzipiell gleichartigen Freilandversuchen die

Attraktivität von flavonoidreichen und flavonoidarmen Weibchen-Attrappen von *P. icarus*. Sie kamen zu den gleichen Ergebnissen, wie ich hier im Freilandversuch mit den Kunstfutter-Attrappen auf einer stark erweiterten Datenbasis, die in mehreren Jahren und an weiteren Lokalitäten gewonnen wurde. Aus all diesen Ergebnissen schließe ich, daß Männchen von *P. icarus*, sobald sie ein Weibchen entdeckt haben, flavonoidreiche Weibchen bevorzugen. Diese Präferenz wird visuell vermittelt und gründet vor allem auf den Farben der Flügelunterseite. Der UV-Bereich erscheint als der Spektralbereich mit der größten Bedeutung für dieses Verhalten, da durch Flavonoide bedingte Unterschiede in der Flügelgefärbung sich vor allem hier niederschlagen.

Ich untersuchte zwar den Einfluß von Flavonoiden in der Raupennahrung auf die Färbung der Flügelmusterelemente, nicht aber, ob sich womöglich auch die Anzahl, Größe oder Form der einzelnen Musterelemente veränderten. Diese Merkmale finden große Aufmerksamkeit als taxonomische Merkmale, und ihre Variation sowie ihr Ursprung aufgrund genotypischer oder modifikatorischer Faktoren werden intensiv diskutiert. Neben wohl als sicher anzunehmenden genetischen Ursachen werden als Modifikatoren vor allem Streß in den Larven- und Puppenstadien, wie extrem hohe oder niedrige Temperaturen und Besonderheiten der Photoperiode, vermutet (für *P. icarus* vgl. z. B. Robertson & Young 1984, 1987). Systematische, durch die Raupennahrung bei ansonsten sehr konstanten Haltungsbedingungen bedingte Unterschiede in der Ausprägung der Flügelmuster waren bei meinen Versuchstieren nicht auffällig. Unterschiede in der Anzahl oder Geometrie der Musterelemente der Weibchenflügel erscheinen deshalb als sehr unwahrscheinliche Ursache für das hier gefundene Wahlverhalten der Männchen von *P. icarus*. Dies wird auch durch die Präferenz für die mit Rutin besprühten, aber wie die Vergleichsgruppe auf flavonoidfreier Nahrung aufgewachsenen Attrappen gestützt.

Nach der physikalischen Beschreibung der nahrungsbedingten phänotypischen Plastizität der Flügelmuster als mögliches Signal und der Erkenntnis eines Zusammenhangs mit dem Verhalten der Tiere ist nun der nächste Schritt, herauszufinden, ob und wie das Sehsystem der Tiere geeignet ist, die Flügelmuster und die – teilweise durchaus subtilen – Differenzen der Flügelfarben wahrzunehmen.

4.4 Das visuelle System der Männchen von *P. icarus*

Es gelang, eine Reihe grundlegender morphologischer und physiologischer Daten über das visuelle System der Männchen von *P. icarus* zu gewinnen. Zuerst sollen die sehphysiologischen Untersuchungen und ihre Methodik diskutiert werden. Anschließend werde ich auf die Bedeutung der Ergebnisse für die Männchen als Empfänger visueller Signale und auf daraus folgende Konsequenzen für das Verhalten eingehen.

4.4.1 Sehfeld

Das Sehfeld der Tiere war sehr groß, und der zur Verfügung stehende Raumbereich wurde bis an die Begrenzung durch den eigenen Körper optimal ausgenutzt. Die Tiere konnten den größten Teil des sie umgebenden Raumes sehen. Nur der Blick in eine posteriore Region blieb durch den Körper versperrt. Diese Einschränkungen des Sehfeldes durch den eigenen Körper könnten die Tiere nur durch einen größeren Abstand der Augen voneinander und vom Rest des Körpers umgehen, also durch Stielaugen, wie sie bei verschiedenen

Dipteren vorkommen, insbesondere bei den Diopsidae (Stielaugenfliegen) (Burkhardt & de la Motte 1983). Derartige Bildungen sind aber bei Schmetterlingen gänzlich unbekannt (Scoble 1992). Die randlich gelegenen Ommatidien wiesen, vor allem posterior, sehr große Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ und Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ auf. Mit nur wenigen Facetten kann so das Sehfeld noch stark ausgedehnt werden. Randliche Ommatidien mit großem $\Delta\Phi$ (und entsprechend großem $\Delta\varrho$) sehen so zwar (teilweise) den eigenen Körper, evtl. aber auch noch Bereiche direkt daneben. Dies kann unter Umständen zur Wahrnehmung von Bewegungen genügen, etwa um rechtzeitig Annäherungen von Freßfeinden zu erkennen. Mir sind keine anderen detaillierten Untersuchungen zum Sehfeld bei Schmetterlingen bekannt, so daß ein zwischenartlicher Vergleich unterbleiben muß.

In der anterioren Hemisphäre, sowie dorsal und ventral noch etwas darüber hinaus, existierte eine deutliche binokulare Überlappungszone, die vor allem dorsal besonders breit war. Die Ommatidien des binokularen Bereich lagen schon sehr nah am medianen Augenrand. $\Delta\Phi$ war bei den Ommatidien mit Blickrichtung auf die kontralaterale Seite weit größer als bei den benachbarten Ommatidien, die nach vorne oder lateral projizierten. Zonen binokularen Sehens können theoretisch sowohl der Größenschätzung als auch der Entfernungsmessung von Objekten durch Triangulation von den beiden Augen aus dienen (Burkhardt *et al.* 1973, Wehner 1981, Schwind 1989). Da der Abstand der in denselben Raumwinkel projizierenden Ommatidien der beiden Augen bei *P. icarus* mit nur etwa 0,5 mm sehr klein ist, erscheinen diese Möglichkeiten wegen eines zu geringen Arbeitsabstandes eher unwahrscheinlich (vgl. Burkhardt & de la Motte 1983). Bei verschiedenen Insekten wurden jedoch Neurone nachgewiesen, die spezifisch auf bewegte Objekte im binokularen Feld reagieren (Schwind 1978, Hausen 1981). So erscheint es durchaus möglich, daß der binokulare Sehbereich bei *P. icarus* der besseren Lokalisation von Objekten dient.

4.4.2 Ommatidienzahl

Die Facettenzahl variiert bei den Insekten außerordentlich, von nur einigen wenigen bei sehr kleinen Arten oder solchen mit einem schlecht ausgebildeten Sehsystem bis zu 28000 pro Auge bei großen Libellen (Hamdorf 1995). Die Anzahl der Ommatidien in einem Auge betrug bei den untersuchten Männchen von *P. icarus*, abhängig von der Individuengröße, zwischen 4160 und 5000. Diese hier ermittelten Ommatidienzahlen sollen mit einigen Angaben für andere Insekten mit einem guten optischen System und in etwa vergleichbarer Körpergröße verglichen werden. Da die Größe einer Facette aus optischen Gründen nach unten begrenzt ist (siehe Kap. 4.4.3), ist die Anzahl der Ommatidien eines Komplexauges vor allem von der Augengröße und damit letztlich von der Körpergröße einer Art abhängig. Bei größeren Arten nimmt im allgemeinen nicht nur die Anzahl der Ommatidien im Auge, sondern auch die Facettengröße deutlich zu (Land 1981). Beersma *et al.* (1977) gibt für die Dipteren *Musca domestica* L. (Muscidae) ca. 3000–3200, für *Fannia fannia* L. (Fanniidae) ca. 2200 (♀) bzw. 2700 (♂), für *Stomoxys calcitrans* L. (Muscidae) ca. 4000 (♀) bzw. 4200 (♂), für *Calliphora erythrocephala* M. (Calliphoridae) ca. 5100 (♀) bzw. 5300 (♂) und für *Syrphidia pipiens* L. (Syrphidae) ca. 6300 Facetten pro Auge an. *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) hat aufgrund der geringen Körpergröße nur ca. 700 Ommatidien pro Auge (Land 1997). Der Rückenschwimmer *Notonecta glauca* L. (Heteroptera: Notonectidae) hat ca. 3700 Facetten pro Auge (Schwind 1980). Arbeiterinnen von *Bombus hortorum* (L.) (Hymenoptera: Apidae) weisen nach Meyer-Rochow (1981) mindestens 6000 Ommatidien pro Auge auf, Einflüsse der Kaste, des Geschlechts

und des ausgeprägten Größenpolyphänismus der Arbeiterinnen wurden allerdings nicht untersucht.

Bei einigen Arten wurde der Einfluß der intraspezifischen Variabilität der Körpergröße auf die Ommatidienzahl untersucht. In diesen Fällen nahm mit der Körpergröße auch die Ommatidienzahl zu, so bei *Cataglyphis* (Hymenoptera: Formicidae) (Zollikofer *et al.* 1995) und der Stielaugenfliege *Cyrtodiopsis whitei* (Diptera: Diopsidae) (Burkhardt & de la Motte 1983). Bei *Cataglyphis* nahmen mit der steigenden Ommatidienzahl die Ommatidiendivergenzwinkel proportional ab, so daß das Sehfeld konstant blieb. Größere Individuen hatten also mehr Facetten und ein besseres räumliches Auflösungsvermögen (Zollikofer *et al.* 1995). Ich testete zwar bei *P. icarus* nicht die Abhängigkeit des Ommatidiendivergenzwinkels von der Körpergröße, aber die gleichzeitige Zunahme der Ommatidienzahl und der Facettengröße legen nahe, daß bei *P. icarus* ähnliche Verhältnisse wie bei *Cataglyphis* gegeben sind (vgl. auch Kap. 4.4.3).

4.4.3 Ommatidiendivergenzwinkel

Eine erste, grobe Schätzung des mittleren Ommatidiendivergenzwinkels $\Delta\Phi$ eines Auges erhält man, indem man das Sehfeld des Auges durch die Anzahl seiner Ommatidien dividiert (Land 1997). Für die Männchen von *P. icarus* erhielt ich so Werte von 2,1–2,3°, was recht niedrig für ein so kleines Tier ist und gut mit den Werten der eingehenderen Analyse übereinstimmte. Die Mittelwerte aller gemessenen lokalen Ommatidiendivergenzwinkel ($\Delta\Phi_\epsilon$ und $\Delta\Phi_\delta$) der beiden untersuchten Individuen betrugen 2,2° und 2,5°. Dabei trugen beim Individuum mit dem höheren Wert viele Messungen im posterioren Augenbereich mit hohen Ommatidiendivergenzwinkeln zum Mittelwert bei. Land (1997) gibt als Abschätzungen für den mittleren Ommatidiendivergenzwinkel bei *Musca domestica* 2,8° (mit 3000 Ommatidien) an und bei *Drosophila melanogaster* 5,8° (mit 700 Ommatidien).

Diese Mittelwerte haben jedoch den Nachteil, daß sie regionale Unterschiede im Auge, die oft als evolutionäre Anpassungen an die spezielle Biologie einer Art entstanden (Land 1997), nicht berücksichtigen. Tatsächlich variierten die Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ bei *P. icarus* ganz erheblich über das Auge hinweg (Abb. 3.27, Seite 106; Abb. 3.28, Seite 107; Abb. 3.29, Seite 108; Abb. 3.30, Seite 109). Dabei wurden auch erstaunlich niedrige Werte von 0,7° erreicht. Derart deutlich unter 1° liegende Werte von $\Delta\Phi$ wurden nach meinem Wissen bisher noch bei keinem Schmetterling gemessen (vgl. Zusammenstellung bei Land 1997). Bei den meisten der bisher untersuchten mittelgroßen Insekten lagen die kleinsten Werte von $\Delta\Phi$ meist zwischen 1° und 2°. Werte unter 1° wurden eher selten und vor allem bei größeren Arten festgestellt, die naturgemäß auch größere Augen haben können (vgl. nächster Absatz). Die kleinsten bekannten $\Delta\Phi$ besitzen, als Anpassung an eine optimale Erkennung von fliegender Beute gegen den Himmel, große Libellen (Odonata: Anisoptera) (*Anax junius*: 0,24°; *Sympetrum striolatum*: 0,4°). Beim Schwalbenschwanz *Papilio machaon* L. (Papilionidae), einer sehr viel größeren Art als *P. icarus*, wurde mit 0,9° der bisher kleinste $\Delta\Phi$ bei Schmetterlingen gemessen (Land 1997). Da allerdings nur sehr spärlich entsprechende Daten vorliegen, kann sich die bisher festgestellte Verteilung der Minimalwerte von $\Delta\Phi$ noch deutlich verändern.

Die Winkelauflösung wird im Komplexauge durch die Augengröße und letztlich durch die Kopfgröße limitiert, denn es gilt die Beziehung

$$\Delta\Phi = \frac{D}{R} \quad (4.1)$$

wobei R der äußere Augenradius und D der Facettendurchmesser sind (Stavenga 1979, Land 1997). Um eine bessere Winkelauflösung zu erreichen, müssen mehr Ommatidien mit kleinerem $\Delta\Phi$ vorhanden sein. Gleichzeitig muß aber auch der Facettendurchmesser dieser Ommatidien steigen, damit die zumeist beugungslimitierte optische Qualität der Ommatidien mit dem kleineren $\Delta\Phi$ mithält (Land 1997). Das Auge wird bei einer verbesserten Winkelauflösung also größer und flacher, wobei R mit dem Quadrat der Auflösung wächst (Land 1989). Nun gibt es verschiedene Möglichkeiten, wie von Arthropoden eine bessere Winkelauflösung erreicht wurde, ohne das Auge übermäßig groß werden zu lassen, was sowohl bei der Augenentwicklung als auch metabolisch beim Unterhalt teuer ist. Eine Vergrößerung des Auges läßt sich vermeiden, indem entweder das Sehfeld verkleinert wird, also ein kleinerer Bereich des Raumes mit Ommatidien erfaßt wird, oder indem die Winkelauflösung zwar in einem Augenbereich groß ist, in anderen Regionen des Auges aber dafür kleiner. Beim ersten Weg fallen einfach Ommatidien weg, die in einen erweiterten Raumbereich sehen würden. Der zweite Weg macht sich dadurch bemerkbar, daß sich die Werte von R in verschiedenen Regionen des Auges unterscheiden (Stavenga 1979, Land 1989, 1997). Ein dritter Weg, ein übermäßig großes Auge zu vermeiden, ist es, das Auge an einer Stelle in verschiedene Richtungen unterschiedlich „groß“ zu machen. Bei diesem Phänomen unterscheidet sich der Augenradius R in vertikaler Richtung von dem in lateraler Richtung an einer Stelle im Auge. Wenn aber R richtungsabhängig ist, muß sich auch $\Delta\Phi$ für diese Richtungen unterscheiden (Gleichung 4.1) (Stavenga 1979).

Die Männchen von *P. icarus* beschränkten sowohl den zweiten wie den dritten Weg, um lokal ein hohes Auflösungsvermögen zu ermöglichen. $\Delta\Phi$ variierte zwischen verschiedenen Regionen des Auges und außerdem unterschieden sich $\Delta\Phi_\varepsilon$ und $\Delta\Phi_\delta$ zum Teil erheblich. $\Delta\Phi_\delta$ kann in der Umgebung des Äquators angenähert als ein Maß für $\Delta\Phi$ in horizontaler Richtung gelten. In dieser Region war $\Delta\Phi_\delta$ vor dem Tier am kleinsten und nahm posterior zu. Gleichzeitig war $\Delta\Phi_\varepsilon$ (als ein Maß für $\Delta\Phi$ in vertikaler Richtung) am kleinsten am Äquator und nahm dorsal und ventral zu. Dieses Muster von $\Delta\Phi$ entspricht genau dem, das für Insekten aus verschiedenen Ordnungen (Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Saltatoria) gefunden wurde und als Anpassung an den vorwärts gerichteten Flug in einer strukturierten Umgebung (*forward flight pattern*) gedeutet wurde (Land 1989, 1997). Wie in dieser Arbeit bei *P. icarus* war bei dem Schmetterling *Heteronympha merope* (Nymphalidae) die Facettengröße trotz ausgeprägter Unterschiede von $\Delta\Phi$ über das Auge hinweg annähernd gleich und wurde ebenfalls mit der Anpassung an den vorwärts gerichteten Flug gedeutet (Land 1989). Die Zunahme von $\Delta\Phi$ (in horizontaler Richtung) von anterior nach posterior bei mehr oder weniger konstantem Ommatidienöffnungswinkel $\Delta\varrho$ soll nach dieser Erklärung die zunehmende Bewegungsunschärfe ausgleichen. Als Grund für den Befund, daß die Werte von $\Delta\Phi$ in vertikaler Richtung (hier $\Delta\Phi_\varepsilon$) am Äquator am kleinsten waren, wurde angenommen, daß entlang des Äquators mehr für das Tier relevante Informationen vorliegen, die besser aufgelöst werden müssen (*terrain hypothesis*) (Land 1989, 1997).

Das Prinzip der *terrain hypothesis*, wonach das Auflösungsvermögen des Auges für Bereiche des Raumes, die für ein Tier bedeutsamere optische Information enthalten, größer ist, wurde zur Erklärung der meisten Foveae oder sehscharfen Zonen bei Vertebraten und bei Evertrebraten herangezogen. Dabei konnten die physiologischen Befunde oft sehr gut mit der speziellen Umwelt und Biologie von Tierarten korreliert werden (Land 1989, 1997).

Die Männchen von *P. icarus* besitzen offenbar keine Fovea im vorderen dorsalen Bereich, wie dies häufig bei anderen Insekten der Fall ist, die entweder Beute oder Paa-

rungspartner gegen den Himmel erkennen müssen. Das Muster bei *P.-icarus*-Männchen entspricht eher dem oben dargestellten *forward flight pattern* anderer blütenbesuchender oder herbivorer Insekten. Allerdings war bei *P. icarus* $\Delta\Phi_\epsilon$ nicht nur am Äquator, sondern auch noch in einem großen ventralen Bereich sehr klein. Das Verhalten der Tiere kann eine Erklärung für dieses Ergebnis geben. *P.-icarus*-Männchen patrouillieren, sobald die Wetterbedingungen dies zulassen, über der Vegetation auf der Suche nach Weibchen (Tillmanns 1995). Sie halten sich dabei in den von ihnen präferierten Offenlandhabitaten meist unmittelbar über der Vegetation oder auf Höhe der herausragenden Vegetationsspitzen. Sie müssen die ebenfalls flach fliegenden oder sehr viel häufiger noch sitzenden Weibchen also gegen den Horizont oder den Bereich darunter erkennen. Der Bereich, in dem die Weibchen hauptsächlich zu finden sind, ist räumlich und optisch außerordentlich stark strukturiert. Dies wird besonders deutlich, wenn man sich in die Größenordnung der Tiere und die kurzen Distanzen (d. h. hohe Winkelgeschwindigkeiten) hineinversetzt, über die sie Objekte ihrer Umwelt während der eigenen Bewegung erkennen müssen. Dieses schwierige optische Umfeld, in dem die meist nicht gerade auffällig gefärbten Weibchen erkannt werden müssen, dürfte deshalb der Grund sein, daß $\Delta\Phi_\epsilon$ im ventralen Bereich so klein ist. $\Delta\Phi_\epsilon$ unterliegt sehr viel weniger als $\Delta\Phi_\delta$ dem Einfluß der Bewegungsunschärfe bei der Vorwärtsbewegung. So sollte es ökonomisch sein, $\Delta\Phi_\epsilon$ zu minimieren und dafür bei $\Delta\Phi_\delta$ zu sparen, um das Auge nicht zu groß werden zu lassen. Die Situation ist hier anders als bei dorsalen Foveae, bei denen kleine bewegte Objekte, Beute oder Paarungspartner, gegen den Himmel als gleichmäßigen Hintergrund erkannt werden müssen. Bei solchen dorsalen Foveae sind richtungsabhängige Unterschiede von $\Delta\Phi$ nicht sinnvoll.

Ein reproduzierbarer, sehr kleiner, sehscharfer Bereich, der nur in Richtung der Medianebene bestand ($\Delta\Phi_\epsilon$ klein), aber nicht senkrecht dazu, befand sich in der Blickrichtung annähernd senkrecht nach oben. Aus der Literatur ist mir ein derartiges Phänomen nicht bekannt, und ich kann auch keine wirklich einleuchtende Erklärung dafür geben. Möglicherweise handelt es sich um eine Art „Aufmerksamkeitszone“ für vorüberfliegende oder unterflogene Objekte (Rudolf Schwind, persönliche Mitteilung).

Es ist in diesem Zusammenhang interessant, den Augenparameter p definiert durch

$$p = D \times \Delta\Phi \quad (4.2)$$

zu betrachten. Dieses Produkt aus dem Facettendurchmesser D und $\Delta\Phi$ (in Radiant) ist ein Maß dafür, wie nah ein Auge an die Limitierung durch Beugung ($\lambda/2$) heranreicht oder, anders ausgedrückt, ob es an eine hohe Winkelauflösung (p kleiner) oder eher an eine hohe Lichtempfindlichkeit (p größer) angepaßt ist. Bei der Lichtwellenlänge 500 nm (grün) beträgt das theoretische Minimum von p , das Augen erreichen sollten, $0,25 \mu\text{m}$. Je kleiner p ist, um so größere Lichtintensitäten werden benötigt, damit das Auge noch genügend Photonen erhält, um Informationen verarbeiten zu können (Snyder 1979, Land 1989). p gibt damit auch Hinweise, in welcher Lichtumgebung ein Tier aktiv ist (Land 1989). Es wurden bei Insekten tatsächlich Werte für p bis hinunter auf $0,3 \mu\text{m}$ gemessen (Land 1989), üblich sind für tagaktive Insekten, denen viel Licht zur Verfügung steht, aber Werte von ca. $0,5 \mu\text{m}$. Der Facettendurchmesser ist dann etwa doppelt so groß, wie er aufgrund der reinen Beugungslimitierung sein müßte, um physiologisch bedingtes Rauschen im Signal auszugleichen (Howard & Snyder 1983). Berechnet man p aus den kleinsten hier gemessenen Werten von $\Delta\Phi = 1,85^\circ$ (als arithmetisches Mittel aus $\Delta\Phi_\delta = 3,1^\circ$ und $\Delta\Phi_\epsilon = 0,7^\circ$) und $D = 19 \mu\text{m}$ in der Medianebene in Höhe des Äquators, wo $\Delta\Phi_\epsilon$ am kleinsten war, so kommt man mit $p = 0,61 \mu\text{m}$ noch in den Bereich der bei hellem Tageslicht

aktiven Insekten. Man kann darum annehmen, daß der fronto-ventrale Augenbereich der *P. icarus*-Männchen an eine hohe Winkelauflösung angepaßt ist, die aber nur bei hohen Lichtintensitäten erreicht werden kann. Dieses Ergebnis korreliert sehr gut mit der typischen Aktivität von *P. icarus* bei hellem Tageslicht im Offenland. Ein weiterer Hinweis auf eine Anpassung des Auges an hohe Lichtintensitäten ist das Ergebnis von Järemo Jonson *et al.* (1998), daß die Pupillenreaktion von *P. icarus* erst bei sehr hohen Lichtintensitäten ausgelöst wird. Außerhalb des mediofrontalen und mediolateralen Bereiches waren die Facetten kleiner als $19\ \mu\text{m}$, wobei $\Delta\Phi$ aber überproportional zunahm. In diesen Bereichen wird p also größer, das Auge ist in diesen Bereichen weniger beugungslimitiert und somit nicht mehr auf eine maximale Auflösung optimiert (Land 1981).

Die Kartierung von $\Delta\Phi$ über einen großen Augenbereich erfolgte nur an zwei Tieren. Nach Eric Warrant (persönliche Mitteilung) entspricht dieser geringe Stichprobenumfang der allgemein gängigen und bewährten Praxis. Mein Vorgehen in dieser Hinsicht wurde auch im Nachhinein dadurch bestätigt, daß die Meßwerte der beiden etwa gleich großen Tiere sehr gut beieinander liegen (Abb. 3.27, Seite 106; Abb. 3.28, Seite 107; Abb. E.1, Seite 213). Petrowitz *et al.* (2000) berichteten über sehr große Übereinstimmungen im Ommatidiendivergenzwinkel zwischen Individuen von *Calliphora erythrocephala* (Diptera: Calliphoridae). Die Unterschiede von $\Delta\Phi$ zwischen ihrer Studie am Wildtyp und der von Land & Eckert (1985) an der weißäugigen Mutante *chalky* lagen in gleichen Augenbereichen immer unter 8 %.

Die Positionierung des Auges im Goniometer und speziell die korrekte Ermittlung des Augenäquators ist bei vielen Insektenarten nicht immer leicht (Eric Warrant, persönliche Mitteilung), gelang hier aber anhand der Augenform recht gut und übereinstimmend für die untersuchten Individuen (vgl. Abb. 3.28, Seite 107). Nach meinen Beobachtungen entspricht der so gefundene Augenäquator auch dem Äquator des Tieres.

4.4.4 Corneanippel

Auf allen daraufhin untersuchten Facetten wurden Corneanippel gefunden, die der Größe nach in den Typ II nach Bernhard *et al.* (1970) fallen. Die genaue Form und Größe der Nippel war mit den mir zu Verfügung stehenden Mitteln im rasterelektronischen Bild nicht zu erschließen. Das Gerät befand sich an seiner Auflösungsgrenze, und die Goldbedampfung hinterließ eine Schicht unbekannter Dicke auf den Corneastrukturen. Vermutlich fand die Ablagerung der Goldschicht mehr auf den Spitzen der Nippel statt und veränderte dadurch deren Erscheinungsform, wie dies Miller *et al.* (1966) aus einer Kombination verschiedener elektronenmikroskopischer Methoden schlossen. Für genauere Analysen der Corneanippel bei *P. icarus* wären transmissionselektronenmikroskopische Bilder von Corneaschnitten und -replikas notwendig.

Die Augen von *P. icarus* erschienen völlig schwarz und waren praktisch frei von Reflexionen an der Corneaoberfläche (Abb. 3.24). Falls doch Licht in einem merkbaren Umfang an der Augenoberfläche reflektiert wurde, stammte dies meist von Verschmutzungen des Auges. Diese auffällige Reduktion von Lichtreflexionen an der Corneaoberfläche wurde auch bei anderen Insekten gefunden und ist durch eine Strukturierung der Corneaoberfläche bedingt, wie sie hier in Form der Corneanippel gefunden wurde (Miller 1979). Mikrostrukturen auf den Cornealinsen in der Größenordnung wie die hier bei *P. icarus* gefundenen Corneanippel (Typ II nach Bernhard *et al.* (1970)) stellen bei terrestrischen Arthropoden eine Form der optischen Dünnschicht-Oberflächenvergütung dar, die die Re-

flexion von Licht am Phasenübergang von der Luft (Brechungsindex $n = 1$) zum optisch dichteren Medium der Cornea ($n > 1$) herabsetzt. Während ohne eine reflexmindernde Vergütung etwa 4% des auf das Auge fallenden Lichts reflektiert wird, fällt dieses Licht bei Augen mit der Vergütung ins Auge und steht für Sehprozesse zur Verfügung. Die erhöhte Lichtausbeute ist vermutlich der Grund für die besonders weite Verbreitung entsprechender Corneastrukturen bei nachtaktiven Insekten, insb. Schmetterlingen (Bernhard & Miller 1962, Bernhard *et al.* 1963, Miller *et al.* 1964, Bernhard *et al.* 1965, Miller *et al.* 1966, Bernhard *et al.* 1970, Gemne 1971, Miller 1979, Dey 1988, Gupta *et al.* 1989, Meyer-Rochow & Stringer 1993).

Allgemein ist der Reflexionsgrad R an der Grenze zweier optischer Medien mit den Brechungsindices n und n' bei senkrechtem Lichteinfall durch die Beziehung

$$R = \left(\frac{\mu - 1}{\mu + 1} \right)^2 \quad (4.3)$$

gegeben, wobei der relative Brechungsindex μ durch $\mu = n/n'$ gebildet wird (Young 1997). Der Reflexionsgrad nimmt mit dem Unterschied der Brechungsindices n und n' zu. Zudem ist der Reflexionsgrad an der Grenze von zwei Materialien mit unterschiedlichem Brechungsindex am größten, wenn der Übergang zwischen den zwei Brechungsindices direkt und ohne Zwischenstufen erfolgt. Werden an der Grenze der Materialien aber dünne Schichten mit intermediärem Brechungsindex eingeschaltet, so verringert sich der Reflexionsgrad in der Summe deutlich. Diesem Prinzip folgen auch alle Oberflächenvergütungen optischer Geräte. Bei diesen werden traditionell dünne Schichten von Materialien auf das optische Glas aufgebracht, deren Brechungsindices zwischen denen von Luft und Glas liegen. Neben der Aufbringung aufeinanderfolgender Schichten von Materialien mit sukzessiv fallendem Brechungsindex ist es aber auch möglich, an der Grenzschicht für einen allmählichen Übergang im Brechungsindex durch eine Änderung des „Mischungsverhältnisses“ von Luft zum optisch dichteren Medium zu sorgen. Diesen Weg sind viele terrestrische Insekten gegangen, indem sie auf der Oberfläche der Cornealinsen winzige Strukturen in der Größenordnung der Lichtwellenlänge oder darunter tragen, zumeist in Form von Nippeln (Miller 1979). Bei Schmetterlingen wurden aber auch Rippen auf der Cornea gefunden (Meyer-Rochow & Stringer 1993). In der wellenoptischen Betrachtungsweise dienen die Corneanippeln als Impedanztransformer, wie Miller *et al.* (1964) und Bernhard *et al.* (1965) eindrucksvoll an maßstabsgerechten, dielektrischen Modellen zeigen konnten. Die Herstellung einer technischen, den Corneanippeln nachempfundenen, nanoporösen Oberflächenvergütung wurde erst kürzlich im Labor möglich. Sie wies eine außergewöhnlich große und spektral breitbandige Transmission auf (Walheim *et al.* 1999).

Biologische Bedeutung Die biologische Bedeutung von Corneanippeln ist noch ungeklärt. Neben der schon erwähnten Vergrößerung der ins Auge fallenden Lichtmenge, die für nachaktive Insekten bedeutsam sein kann, wurde die Verringerung von evtl. irreführenden internen Reflexionen des Auges vorgeschlagen. Als weiterer Grund wurde eine verbesserte Kryptis durch das Fehlen von Spiegelungen an der Cornea genannt (Miller 1979).

Aussagen zu den Umweltbedingungen, an die Tiere (physiologisch) angepaßt wären, werden meist recht pauschal gemacht und beziehen sich dann auf die Umstände, unter denen ein Tier „normalerweise“ vorkommt bzw. angetroffen wird. Neue Erkenntnis über physiologische Anpassungen kann evtl. aber auch gewonnen werden, wenn man Situationen betrachtet, denen Tiere zwar nur relativ selten ausgesetzt, in denen sie aber trotzdem

bestimmte Funktionen erfüllen müssen. Tiere werden immer wieder solchen außergewöhnlichen (aus der subjektiven Sicht des menschlichen Beobachters) Situationen ausgesetzt sein. Diese Situationen könnten sich als ein Flaschenhals in der Evolution erweisen, wenn eine ausschließliche Anpassung an die „normalen“ Umweltbedingungen hier verhindern, daß das Tier mit der Situation zurechtkommt.

Für die Erklärungen der biologischen Funktion von Corneanippeln wurden meist die Lichtklimate bzw. Lichtintensitäten herangezogen, unter denen Tiere im Mittel oder am häufigsten aktiv sind. Ein Beispiel für eine „ungewöhnliche“ Situation könnte eine geringe(re) Lichtintensität sein, bei der Starklichttiere plötzlich aktiv sein müssen. Hier kann eine physiologische Funktion, die sonst nie benötigt wird, plötzlich bedeutsam für das Tier sein, wie etwa die Corneanippel. Diese bringen nur einen sehr geringen Vorteil bei der Lichtausbeute, der aber in Grenzsituationen ausschlaggebend für ein ausreichendes Sehen sein könnte.

4.4.5 Bedeutung für das Verhalten

Räumliche Aspekte

Es wurde, ohne experimentelle Belege, in der lepidopterologischen Literatur zuweilen angenommen, daß Bläulinge aufgrund eines schlechten räumlichen Auflösungsvermögens die sehr kleinen Fleckenmuster auf den Flügelunterseiten, wie sie bei *P. icarus* und sehr vielen weiteren Arten der Lycaenidae zu finden sind, nicht auflösen können und daß diese Flecken deshalb „unsichtbar“ für die Artgenossen wären. Mit den Ergebnissen dieser Arbeit kann nun berechnet werden, ob die Flecken auf den Flügelunterseiten von Artgenossen zumindest grundsätzlich aufgelöst werden können und ab welcher Mindestentfernung dies möglich ist. Die optischen Voraussetzungen, ein Musterelement zu sehen, sind sicher dann gegeben, wenn das Sehfeld eines Ommatidiums ganz von diesem Element ausgefüllt wird und das Sehfeld von angrenzenden Ommatidien ganz vom benachbarten Musterelement. Dazu sollen exemplarisch die von weißen Ringen umgebenen schwarzen Flecken der Flügelunterseite betrachtet werden. Ein schwarzer Fleck kann also dann sicher aufgelöst werden, wenn er ganz das Sehfeld eines Ommatidiums ausfüllt und umgebende Ommatidien auf den umschließenden weißen Saum projizieren. Die Entfernung x , unter der ein solcher Fleck noch aufgelöst werden kann, berechnet sich als

$$x = \frac{c}{\tan \Delta\Phi} \quad (4.4)$$

mit c als dem Durchmesser des schwarzen Flecks. Wenn c etwa (0,25 mm bis) 0,5 mm beträgt und als kleinster gefundener Wert $\Delta\Phi = 0,7^\circ$ eingesetzt wird, so können die schwarzen Flecken ab (20 mm bis) 41 mm Entfernung aufgelöst werden. Aber auch wenn für $\Delta\Phi$ der deutlich größere Wert von $1,0^\circ$ angenommen wird, der in einem großen Augenbereich erreicht oder unterschritten wird, so errechnen sich immer noch (14 mm bis) 29 mm. Nun war $\Delta\Phi$ aber richtungsabhängig, und die hier eingesetzten kleinen Werte wurden nur für $\Delta\Phi_\varepsilon$, also in vertikaler Richtung gefunden. So kann es durchaus sein, daß die mehr oder weniger runden Flecken auch nur in einer Richtung aufgelöst werden können. Die Flügel Flecken bei *P. icarus* sind zumeist mehr oder weniger rund, was bedeutet, daß sie unabhängig von der Orientierung des Flügels (wenn auch nur in einer Richtung) trotzdem aufgelöst werden. Bei der sehr variablen Orientierung im Raum der auf der Vegetation balancierenden Weibchen kann dies durchaus bedeutsam sein.

Das Phänomen der richtungsabhängig unterschiedlichen Winkelauflösung der Augen ist für den menschlichen Beobachter, der nicht diesen Einschränkungen des Auflösungsvermögens unterliegt, sicherlich nur schwer vorstellbar. Bei anderen Tieren mit leistungsfähigen Linsenaugen, also vor allem Cephalopoden und anderen Vertebraten, ist es allerdings sogar recht verbreitet. Bei diesen Tieren wird es durch nicht kreisrunde, meist schlitz- oder w-förmige Pupillen verursacht und ist dadurch sofort zu erkennen. Gerade räuberische Vertebraten weisen oft senkrechte, schlitzförmige Pupillen auf, und bei ihnen ist daher (zumindest theoretisch und bei exakter Akkomodation) das Auflösungsvermögen in senkrechter Richtung größer als in horizontaler (Rudolf Schwind, Klaus Lunau, persönliche Mitteilungen). Von größerer biologischer Bedeutung ist bei diesen Tieren aber wohl, daß die Tiefenschärfe für vertikale Konturen größer ist als für horizontale und damit eine rasche Erfassung von (Beute-)Objekten auch ohne exakte Akkomodation ermöglicht wird. Durch Konvergenz der Augen kann dann sehr rasch die (Sprung-)Entfernung bestimmt werden (Rudolf Schwind, persönliche Mitteilung).

Bei der Berechnung der Entfernung, in der ein Männchen von *P. icarus* noch die Flügelflecken auflösen kann, nach Gleichung 4.4 wurde von dem idealisierten Fall ausgegangen, daß ein zentrales Musterelement (im obigen Beispiel der schwarze Fleck) das Sehfeld eines Ommatidiums füllt und die benachbarten Ommatidien nur auf dessen Umgebung (den weißen Ring) projizieren. In diesem Fall ist der Kontrast (vgl. Gleichung 2.5, Seite 37) zwischen den Elementen maximal. Bei größeren Entfernungen wird das zentrale Ommatidium immer mehr von der weißen Umgebung des schwarzen Flecks erfassen und die umgebenden Ommatidien einen immer größeren Anteil des Umfeldes, also wohl meist von der Hintergrundfärbung. Dies bedeutet, daß der Kontrast zwischen dem zentralen Ommatidium und seinen Nachbarn abnimmt. Ab welcher Entfernung der Kontrast nun so klein wird, daß eine Erkennung des Musterelements nicht mehr möglich ist, ist mit den derzeitigen Kenntnissen über die Sehphysiologie nicht abzuschätzen. Für eine solche Aussage werden sehr viel mehr Informationen über die Physiologie der Photorezeptoren und des nachgeschalteten neuronalen Systems benötigt. Zudem spielen hier auch unmittelbar Umweltfaktoren mit hinein, wie die Lichtintensität.

Es kann jedoch festgestellt werden, daß die optischen Voraussetzungen dafür gegeben sind, daß Männchen von *P. icarus* prinzipiell die Flügelflecken der Weibchen aus einer Entfernung auflösen können, die mindestens dem 1,5- bis 4-fachen der Körperlänge (reicht von ca. 10 mm bis 13 mm; Flügellänge im Mittel 15 mm) entspricht. Diese Entfernungen liegen exakt in dem Bereich, in dem Männchen die Weibchen bei der Balz umschwirren, wobei sie bevorzugt die Flügelunterseiten betrachten. Es sind also alle Voraussetzungen erfüllt, um die Flügelflecken und damit insgesamt das komplexe Muster der Flügelunterseiten in der Balz als Merkmal für die Partnerwahl heranzuziehen.

Im Freiland ergaben sich keine Hinweise auf eine unterschiedlich häufige Anlockung von Männchen aus der Entfernung durch flavonoidfreie und flavonoidreiche Weibchenattrappen. Die Männchen reagierten ab Entfernungen von 15–25 cm erstmals auf die unbewegten Attrappen, indem sie diese anflogen. Diese Fernanlockung begann also in einem Bereich, in dem die Männchen die Flügelflecken noch nicht einzeln auflösen können und in dem diese daher nicht als Merkmal für die Entscheidung zum Anflug zur Verfügung standen. Erst als die Männchen sich im unmittelbaren Nahbereich der Attrappen befanden, konnte ein Verhaltensunterschied festgestellt werden. Hier interessierten sich die Männchen mehr für die flavonoidreichen, stärker UV-absorbierenden Attrappen (Kap. 3.2.2, Seite 94). In diesem Nahbereich könnten nun die einzeln aufgelösten Flügelflecken als Merkmal für

die Unterscheidung von flavonoidfreien und flavonoidreichen Weibchenattrappen gedient haben.

Spektrale Aspekte

Wie könnten die Flügelflecken nun im Nahbereich zur Partnerwahl herangezogen werden? Wie bereits dargestellt, ist der Kontrast (Gleichung 2.5, Seite 37) zwischen benachbarten Objekten einer der wesentlichen Faktoren bei der Unterscheidung von Objekten. Nun ist der Kontrast natürlich auch wellenlängenabhängig und kann deshalb bei denselben Objekten für verschiedene Photorezeptoren ganz unterschiedlich sein (vgl. auch Tab. 3.9, Seite 87). Damit wäre theoretisch eine einfache Unterscheidungsmöglichkeit zwischen flavonoidreichen und flavonoidarmen Faltern gegeben, die ohne echtes Farbsehen (nach der Definition von Menzel 1979) auskommt. Dies kann durch einen Vergleich des von verschiedenen Rezeptortypen gesehenen Bildes erfolgen. So könnten die Flügelflecken bzw. Flügelmuster flavonoidreicher Tiere zwar im langwelligen Bereich erkennbar sein, im kurzwelligen aufgrund der flavonoidbedingt hohen Absorption aller Flügelareale aber nicht oder nur schlechter. Bei flavonoidfreien oder flavonoidarmen Tieren hingegen wären die Flügelflecken auch im kurzwelligen Bereich sehr gut erkennbar. Das heißt also, daß für die Populationen der unterschiedlichen Rezeptortypen bei der Betrachtung flavonoidreicher Tiere deutlich unterschiedliche Flügelmuster existieren würden, bei der Betrachtung flavonoidfreier Tieren hingegen nicht. Sehr schön illustriert findet man dies auch durch den Vergleich der Photographien im sichtbaren und im UV-Bereich (Abb. 3.1, Seite 56; Abb. 3.5, Seite 64; Abb. 3.6, Seite 65). Bei flavonoidreichen Tieren gleichen die UV-Photographien den Bildern im sichtbaren, bei flavonoidarmen hingegen nicht. Bei einem solchen Mechanismus ist keine direkte Auswertung der spektralen Zusammensetzung eines Punktes im Raum wie beim Farbsehen notwendig. Es müßten jedoch für verschiedene Rezeptortypen Bilder von mehr oder weniger großen Raumbereichen erstellt und verglichen werden. Minimal müßten allerdings nur drei benachbarte Ommatidien beteiligt sein, wobei das zentrale zum Beispiel einen schwarzen Flügelfleck betrachtet und die peripheren die weiße Umgebung betrachten.

Denkbar ist natürlich auch eine Unterscheidung zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Tieren durch Farbsehen. Dabei wäre eine eigene Sinnesqualität „Farbe“ vorhanden, das heißt die spektrale Zusammensetzung eines Flecks im Raum würde unabhängig von ihrer Intensität erkannt und in diesem Verhaltenskontext ausgewertet. Zum einen könnte dies anhand der räumlich weiter ausgedehnten Hintergrundfärbung erfolgen, anhand der räumlich aufgelösten Flügelflecken oder anhand einer Kombination der Farben der verschiedenen Flügelbereiche, wenn diese bei größerer Entfernung nicht mehr aufgelöst werden, sondern sich zu einer mittleren Farbe vermischen. Da die Männchen von *P. icarus* im Freilandverhaltensversuch nur im unmittelbaren Nahbereich zwischen den Attrappentypen unterschieden, dürften hier die aufgelösten Flügelflecken das ausschlaggebende Signal darstellen. Die größten Unterschiede zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Tieren bestanden bei den weißen Flügelflecken. Diese können weiß+UV oder weiß–UV sein, das heißt von deutlich unterschiedlicher Farbe für ein UV-tüchtiges, farbsehendes Insekt. Daumer (1958) prägte, in Bezug auf das Farbsehsystem der Honigbiene *Apis mellifera*, eigene Begriffe für diese Farben: Bienenweiß (weiß und UV-reflektierend) und Bienenblaugrün (weiß und UV-absorbierend).

Es sei noch einmal betont, daß *P. icarus* vermutlich nicht exakt dieselben Photore-

zeptortypen besitzt wie die den Berechnungen zugrundegelegten von *Lycaena*. Es können aber zumindest Photorezeptoren mit einer ähnlichen spektralen Lage vermutet werden, insbesondere im UV-, Blau- und Grünbereich. Grundsätzlich sind, trotz aller Unterschiede (Stavenga 1992), diese Photorezeptortypen phylogenetisch sehr alt, nur die Feinabstimmung in der spektralen Lage unterscheidet sich zumeist in Anpassung an die spezifische Biologie (Kevan *et al.* 2001). Es kann jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß bei verschiedenen Schmetterlingen und auch anderen Insekten teilweise physiologische Besonderheiten gefunden wurden, die die spektrale Empfindlichkeit von Photorezeptoren gegenüber ihren Sehpigmenten deutlich veränderten. Dabei handelt es sich um verschiedene Typen optischer Filter, die spektrale Empfindlichkeit verschmälern oder die Empfindlichkeitsmaxima verschieben (Miller 1979, Lunau & Knüttel 1995, Arikawa *et al.* 1999a,b, Arikawa & Stavenga 1997), zusätzliche lichtsensitive Pigmente, die die spektrale Empfindlichkeit deutlich erweitern (Hamdorf *et al.* 1992), oder gar um die Expressierung eines zweiten Rhodopsins in einem Rezeptor (Kitamoto *et al.* 1998). In den bisher an Lycaeniden vorgenommenen sehphysiologischen Untersuchungen gab es aber keine Hinweise auf solche Besonderheiten.

Es ist nicht bekannt, ob *P. icarus* wie *Lycaena* auch einen Rotrezeptor besitzt. Dies erscheint momentan aber eher fraglich (Almut Kelber, Helge Knüttel, unpublizierte Daten). Im Kontext dieser Arbeit erwies sich der sehr langwellige Bereich des Spektrums aber als nicht maßgeblich, sondern vor allem der UV- und Violettbereich. *P. icarus* besitzt auf alle Fälle UV-Rezeptoren, wie ich in Versuchen zur Phototaxis nachweisen konnte (unpublizierte Daten). *P. icarus* ist auch zu echtem Farbsehen befähigt, das zumindest die Unterscheidung von Blau und Gelb unabhängig von der Intensität ermöglicht (Almut Kelber, Helge Knüttel, unpublizierte Daten). Dies wurde aber in Versuchen beim Blütenbesuch nachgewiesen und kann nicht auf die Partnerwahl verallgemeinert werden, da die Fähigkeit zum Farbsehen im allgemeinen sehr kontextabhängig ist. So ist sie bei der Honigbiene nur auf bestimmte Aspekte beim Blütenbesuch beschränkt, während das Sehsystem bei anderen Aufgaben zum räumlichen Sehen, auch beim Blütenbesuch, farbenblind ist (Srinivasan & Lehrer 1988, Lehrer & Bischof 1995, Giurfa *et al.* 1997).

Bei der Untersuchung des Farbsehens werden vor allem drei physikalische Parameter von Farben unterschieden, die dominante Wellenlänge, die spektrale Reinheit und die Intensität, die beim Menschen und der Honigbiene den getrennt wahrgenommenen Empfindungen Farbton, Sättigung und Helligkeit entsprechen (Lunau 1990, 1993a). Ein weiteres wichtiges Maß für Farben und ihren Vergleich ist der Abstand zwischen Farbtönen in einem artspezifischen, durch die Photorezeptoren und ihre neuronale Auswertung bedingten Farbraum (Chittka *et al.* 1992, Chittka 1997). Ob eine dieser Empfindungen oder eine ganz andere Grundlage für die festgestellte Präferenz der Männchen von *P. icarus* für flavonoidreiche, UV-absorbierende Weibchen ist, kann bislang nicht beantwortet werden. Beim Blütenbesuch werden von verschiedenen systematischen Gruppen von Blütenbesuchern offenbar ganz unterschiedliche Parameter des von Blüten angebotenen Farbreizes zur angeborenen Blütenerkennung verwendet (Lunau & Maier 1995), und diese sind in einer langen evolutionären Geschichte begründet (Lunau & Maier 1995, Chittka 1997).

Ein weiteres Farbsignal bei Bläulingen soll in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben. Die Existenz einer blauen (und sehr stark UV-haltigen) Strukturfärbung, sowie deren Farbton, Intensität, Sättigung und evtl. auch Winkelabhängigkeit ist charakteristisch für sehr viele Arten der Lycaenidae (Hesselbarth *et al.* 1995) und könnte unter Umständen zur Arterkennung herangezogen werden.

4.5 Arterkennung und Partnerwahl

Bisher wurde die Sequestration von Flavonoiden durch Schmetterlinge vor allem aus einer chemischen Perspektive untersucht. Meine Arbeit zeigt, daß aus der Raupennahrung sequestrierte Flavonoide einen ausgeprägten Einfluß auf die Flügelfärbung beim Gemeinen Bläuling *Polyommatus icarus* haben, indem sie die Absorption (insbesondere) von ultraviolettem Licht in den Flügelunterseiten erhöhen.

Aus den Ergebnissen der Verhaltensversuche schließe ich, daß Männchen von *P. icarus*, sobald sie ein Weibchen entdeckt haben, stärker an flavonoidreichen Weibchen interessiert sind. Diese Präferenz wird visuell vermittelt und ist wahrscheinlich hauptsächlich auf die Farben der Flügelunterseiten zurückzuführen. Nachdem die flavonoidinduzierten Unterschiede in der Flügelfärbung im UV-Bereich besonders ausgeprägt sind, scheint dies der für dieses Verhalten wichtigste Spektralbereich zu sein.

In diesem Abschnitt sollen nun diese Ergebnisse im Kontext der Bedeutung von Flügel-farben und -mustern als visuelle Signale bei der Partnerwahl und Arterkennung betrachtet werden.

4.5.1 Flügelfarben als artspezifisches Signal?

Wie bereits in der Einleitung (Kap. 1.3.3, Seite 13) dargestellt, werden in der Taxonomie der Polyommatinae oft sehr subtile Unterschiede der Flügelfarben und -muster als artspezifisch angesehen. Bei Schmetterlingen allgemein wurde Unterschieden der Flügelfarben und -muster im UV-Bereich oft besondere taxonomische Bedeutung beigemessen, was aus verschiedenen methodologischen Gründen nicht immer gerechtfertigt erscheint (Knüttel & Fiedler 2000). Die Unterschiede in den Flügelfarben, wie ich sie in dieser Arbeit mit UV-Photographien und quantitativ mit Spektroradiometrie fand, erinnern sehr an die Unterschiede in der UV-Reflexion, die Coutsis & Ghavalas (1996) als Merkmale beschrieben, die *Polyommatus icarus* und den erst vor kurzem aus Griechenland beschriebenen *Polyommatus andronicus* (Coutsis & Ghavalas 1995) trennen würden. Unterschiede im UV-Muster in der Art und dem Ausmaß wie die „zwischen“ *P. icarus* und *P. andronicus* kommen aber schon innerhalb der einen Art *P. icarus* vor und hier sogar zwischen den Nachkommen derselben Eltern. Es existieren keine publizierten quantitativen Daten zur spektralen Reflexion der Flügel von *P. andronicus*, und der Umfang der individuellen Variation wurde nicht statistisch dokumentiert. Deshalb kann zur Zeit nicht entschieden werden, ob überhaupt signifikante Unterschiede im UV-Muster zwischen *P. icarus* und *P. andronicus* existieren. Orientiert man sich jedoch an den UV-Photographien bei Coutsis & Ghavalas (1996), so ist es unwahrscheinlich, daß die UV-Reflexion von *P. andronicus* außerhalb des Bereichs fällt, der beim hochvariablen *P. icarus* gefunden wurde.

Daraus kann geschlossen werden, daß die Flügelfarben der Flügelunterseiten bei *P. icarus* und nahe verwandten Arten kaum artspezifisch sind. Sie können daher auch nicht als Signal zur Arterkennung dienen. Daß die flavonoidbedingten Unterschiede im UV-Bereich für die Tiere allerdings von Belang sind, zeigten die Verhaltensversuche. Welche Information mit den UV-Flügelmustern denn vermittelt werden könnten, wird weiter unten in Kap. 4.5.3 auf Seite 140 diskutiert.

Es ist durchaus denkbar, daß in den Gebirgen Nordgriechenlands, wo *P. icarus* und *P. andronicus* sympatrisch vorkommen, *P. icarus* sowohl uni- als auch bivoltin ist, da einige Individuen aufgrund ihrer physiologischen Ausstattung bei den klimatischen Verhält-

nissen keine zweite Generation im Jahr mehr produzieren können. Falter dieser zwei Gruppen wären nun zu etwas unterschiedlichen Zeiten vorhanden, was unter Umständen auch zu einer bevorzugten Nutzung anderer, da gerade vermehrt verfügbarer Eiablage- und Raupenfutterpflanzen führen könnte. Dies könnte sich wiederum in verschiedenartigen, flavonoidbedingten UV-Flügelmustern niederschlagen. Regionale, klimatisch verursachte Unterschiede in der Phänologie adulter Bläulinge – auch für *P. icarus* – sind etwa aus Baden-Württemberg sehr gut dokumentiert (Ebert & Rennwald 1993). Durch eine Koppelung von physiologisch bestimmten Flugzeiten der Imagines mit modifikatorisch bestimmten Flügelmustern bei verschobenen Aktivitätszeiten der Falter könnte über evolutionäre Zeiträume eine genetische Trennung von Populationen erleichtert werden.

4.5.2 Signale für die Arterkennung

Die flavonoidbedingten UV-Flügelmuster sind offenbar nicht artspezifisch für *P. icarus*. Experimente, die weiter untersuchen, woran ein Männchen dann einen potentiellen arteigenen Paarungspartner erkennen kann, waren im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr möglich. Eine vergleichende Betrachtung der bei verwandten Arten bekannten Verhältnisse kann jedoch Hinweise liefern, welche Signale für die Arterkennung in Frage kommen.

Duftstoffe der Weibchen, wie auch der Männchen, scheinen, wenn überhaupt, bei den Polyommatae nur auf sehr kurzen Entfernungen, d.h. auf maximal einigen wenigen Zentimetern oder gar erst bei direktem physischen Kontakt wirksam zu sein. Ihre Funktion ist, im Gegensatz etwa zu anderen Lycaeniden (Bernard & Remington 1991) und vielen Nachtfaltern (Hansson 1995), keine Fernanlockung zum Auffinden und Identifizieren eines potentiellen Paarungspartners, sondern scheint im Nahbereich in einer Beeinflussung des Verhaltens der Individuen zu liegen, die aufgrund visueller Signale zueinander gefunden haben. Bei fast allen bisherigen Untersuchungen bei Lycaeniden erwiesen sich visuelle Signale der Flügel als das relevante Signal für die Fernanlockung von Männchen. Bei der einzigen mir bekannten Ausnahme (Bernard & Remington 1991) wurden die Ergebnisse an nordamerikanischen *Lycaena*-Arten (Unterfamilie Lycaeninae) gewonnen und keine experimentellen Details veröffentlicht.

Die Balz verläuft bei *Lycaeides argyrognomon* Bergsträsser (wie auch bei *Cupido minimus* L. und bei *Plebejus argus* L.) nach Lundgren & Bergström (1975) genau wie bei *P. icarus*. Das Männchen findet das Weibchen aufgrund visueller Signale und nähert sich an. Im unmittelbaren Nahbereich, zum Teil unter Berührungen, werden bei *Lycaeides argyrognomon* Duftstoffe beider Geschlechter bedeutsam. Leichtflüchtige Stoffe der männlichen Duftschnupfen lösen die Verweigerungshaltung nicht paarungswilliger Weibchen aus, während bei diesen Versuchen weibliche Duftstoffe für das Auslösen des Umflatterns des Weibchens und Kopulationsversuche des Männchens verantwortlich gemacht wurden.

Bei *Lycaeides idas* L. erwiesen sich die Flügelunterseiten als das für die Männchen wesentliche, visuelle Signal zum Auffinden der Weibchen. Pellmyr (1982) vermutete zudem, daß Duftstoffe der Weibchen nötig wären, um das Landen und Kopulationsversuche auszulösen. Bei seinen Experimenten im Freiland verwendete Pellmyr (1982) allerdings Weibchenattrappen aus frisch getöteten und aus toten Individuen, die bereits seit neun oder zehn Jahren (wie?) gelagert worden waren. So ist es durchaus vorstellbar, daß Abbauprodukte (z. B. freie Fettsäuren) aus der Zersetzung der alten Tiere als abschreckende Stoffe für die geringere Attraktivität dieser Attrappen im unmittelbaren Nahbereich verantwortlich waren und nicht attraktive Duftstoffe der frischtoten Attrappen.

Nach den Untersuchungen von Wago *et al.* (1976) und Wago (1977, 1978a,b) finden partnersuchende Männchen von *Zizeeria maha* arteigene Tiere beiderlei Geschlechts aufgrund der Färbung der nicht sexualdimorphen Flügelunterseiten. Für den weiteren Verlauf einer evtl. Balz im Nahbereich sind sowohl das Verhalten des angeflogenen Individuums als auch dessen Duftstoffe verantwortlich. Duftstoffe der Weibchen wirken attraktiv, während solche der Männchen abwehrend wirken.

Bei *Lycaena virgaureae* sind die leuchtend orange gefärbten Flügeloberseiten ein effektives Signal für das Finden von Weibchen aus der Entfernung, während die Flügelunterseiten ein notwendiges Signal sind, um Kopulationsversuche des Männchens auszulösen. Bei dieser Art scheinen zusätzlich Duftstoffe, in Form von attraktiven Substanzen der Weibchen, eine gewisse Bedeutung beim Auslösen von Kopulationsversuchen zu haben (Douwes 1975, 1976).

Grundsätzlich ist festzustellen, daß, mit Ausnahme der Arbeiten von Burghardt *et al.* (2000) und Knüttel & Fiedler (2001), bei keiner der bisherigen Untersuchungen zur Partnerfindung oder Balz bei Lycaeniden auf die Färbung der Attrappen im UV-Bereich geachtet wurde. Dies ist ein weit über die Arbeiten an Schmetterlingen hinaus verbreitetes Problem (Cuthill & Bennett 1993, Bennett *et al.* 1994).

Das Balzverhalten von *P. icarus* wurde bisher vor allem von Pellmyr (1982), Tillmanns (1995) und Burghardt *et al.* (2000) untersucht. Diese Studien, wie auch eigene Beobachtungen im Freiland in den Jahren 1997 bis 2000 an verschiedenen Orten Nordbayerns, weisen auf das rein visuell gesteuerte Auffinden von Paarungspartnern bei *P. icarus* hin. Männchen näherten sich aus Entfernungen von wenigen Metern bis zu Dezimetern allen bewegten, insbesondere fliegenden Objekten und verfolgten diese unter Umständen auch über mehrere Meter. Diese Ziele waren sehr vielfältig und wiesen für das räumlich sehr viel besser auflösende Auge des Menschen oft nur geringe Ähnlichkeit mit Weibchen von *P. icarus* auf. Ich beobachtete wiederholt Annäherungen an bzw. Verfolgungen von Schmetterlingen verschiedener Arten (*Autographa gamma* L., Noctuidae; *Crambus* spec., Pyralidae; *Pieris* spp., Pieridae; *Coenonympha pamphilus* (L.), Nymphalidae, Satyrinae) und von Hymenopteren (*Bombus lapidarius* (L.), *Bombus terrestris* (L.), *Apis mellifera* L., Apidae). Diese Verfolgungen wurden meist im Abstand von 10–20 cm abgebrochen. Ab dieser Entfernung reagierten im Freiland die Männchen von *P. icarus* auch auf unbewegt sitzende Weibchen der eigenen Art oder auf die Weibchenattrappen. Verfolgungen von männlichen oder weiblichen Artgenossen konnten sehr viel intensiver und langandauern sein als die von artfremden Tieren. Verfolgungen von Weibchen über Entfernungen bis zu 40 m, die über mehrere Minuten dauerten, wurden beobachtet.

Erst in allerjüngster Zeit wurde in Freilandverhaltensversuchen gezeigt, daß *Lycaeides idas* und *L. melissa*, zwei Arten der Sektion *Polyommatus*, zumindest in einigen Populationen bevorzugt die Balz bei arteigenen Weibchen initiieren (Fordyce *et al.* 2002). Diese zwei Arten haben sich vermutlich erst vor evolutionär sehr kurzer Zeit voneinander getrennt, da sie zwar aufgrund morphologischer und ökologischer Merkmale unterschieden werden können, aber dies nicht anhand genetischer Merkmale möglich war (Nice & Shapiro 1999). Männchen von *L. idas* bevorzugten artfremde Weibchenattrappen aus Papier, deren Musterelemente in Richtung der arteigenen Weibchen verändert worden waren, vor den unveränderten Weibchenattrappen von *L. melissa*. Damit zeigten Fordyce *et al.* (2002) erstmals, daß die Flügelmusterelemente, die einen Großteil der Vielfalt der Lycaeniden definieren, auch tatsächlich als Signal bei der Arterkennung genutzt werden. Relativ kleine Veränderungen der Musterelemente genügten, um diesen Effekt festzu-

stellen. Gewisse Aspekte der Fleckenmuster der Flügelunterseiten könnten demnach zur Arterkennung und reproduktiven Isolation auch bei anderen Polyommatinae beitragen. Notwendig dafür wäre das Vorhandensein einer Norm für das „richtige“ Fleckenmuster auf der Seite der Signalempfänger. Zur Aufklärung solcher artspezifischen Normen könnte die mathematische Analyse der Fleckenmuster dienen, etwa mit kanonischen Diskriminanzanalysen oder verwandten Methoden, wie sie [Fordyce et al. \(2002\)](#) einsetzten. Gänzlich ungeklärt ist bislang, ob Individuen mit Fleckenmustern, die von dieser Norm mehr oder weniger weit abweichen, auch eine verringerte Fitneß haben. Auf die große innerartliche Variabilität der Fleckenmuster wurde bereits wiederholt hingewiesen.

Zu kritisieren ist an den Experimenten von [Fordyce et al. \(2002\)](#) allerdings, daß die Kontrolle der Farben der Papierattrappen mit einem kommerziellen Farbmanagementsystem vorgenommen wurde, das auf das menschliche Farbsehen abgestimmt ist (vgl. Kap. 2.2, Seite 26ff). Eine spektroradiometrische Überprüfung hätte sicherstellen können, daß die Farben der Attrappen auch den Farben der Vorbilder entsprechen. Der UV-Bereich blieb bei den Versuchen ebenfalls völlig ausgeklammert.

Bei den Polyommatinae sind Artunterschiede in der blauen Strukturfärbung der Flügeloberseiten gut bekannt, und diese werden oft für die Taxonomie eingesetzt (vgl. Kap. 4.1.4, Seite 118). Bei *P. icarus* liegt das Maximum der „blauen“ Reflexion im UV-Bereich (Kap. 3.1.5, Seite 91), ein Umstand, der bisher noch bei keinem Bläuling gefunden oder untersucht wurde. Unterschiede in der spektralen Reflexion der blauen Strukturfärbung, auch hinsichtlich der Winkelabhängigkeit und der Polarisationsseigenschaften, wurden bisher noch nicht vergleichend bei Bläulingen untersucht. Hier könnten sich jedoch artspezifische Charakteristika verbergen, die durchaus auch bei der Partnersuche, Partnerwahl und Arterkennung bedeutsam sein könnten. Die vergleichende Analyse auch großer Mengen von Spektraldaten von vielen Individuen und Taxa ohne vorgegebene Annahmen über die Art und Weise von Abweichungen ließe sich mit der Kombination von Hauptkomponentenanalysen der Spektren und anderen gruppierenden Verfahren (z. B. Clusteranalysen) durchführen.

Die blaue, UV-reflektierende Strukturfärbung der Flügeloberseiten, die bei *P. icarus* im ganz überwiegenden Teil des Verbreitungsgebiets fast ausschließlich auf die Männchen beschränkt ist, wird offenbar nicht zur frühen Diskriminierung von Männchen herangezogen, sondern sie kann sogar attraktiv sein, wie Attrappenversuche im Freiland nahelegen ([Tillmanns 1995](#)). Zumindest in den Versuchen von [Tillmanns \(1995\)](#) wurden auch Attrappen aus den silberblauen Männchen von *Lysandra coridon* durch *P.-icarus*-Männchen häufig angefliegen, so daß hier auch der genaue Farbton der Strukturfarben nicht wichtig war.

Zusammenfassend gibt es also Hinweise darauf, daß bei *P. icarus* eine ganze Reihe von Signalen der Art- und Partnererkennung dienen, wobei diese jeweils auf spezifische Entfernungsbereiche beschränkt sind. Am wenigsten spezifisch und über die größten Entfernungen erfolgt die Reaktion von Männchen auf bewegte Objekte in ungefähr der passenden Größe. Beim sogenannten *perching* bei kühleren Temperaturen ist dies auch die einzige Taktik zum Auffinden von Weibchen. Im Nahbereich ab 10–20 cm werden dann offensichtlich weitere, jetzt aufgelöste Details erkannt, da Männchen in diesem Entfernungsbereich die Annäherung an artfremde, stark unterschiedliche Tiere meist abbrechen und ab dieser Entfernung auch auf unbewegte Weibchenattrappen reagieren. Hier und im weiteren Nahbereich scheinen dann die Flügelunterseiten mit ihrem Fleckenmuster zunehmend wichtig zu sein, wobei die Flügelfarben (incl. UV-Bereich) und die UV-Muster stark variabel sind.

Weitere Details der Arterkennung, insbesondere welche Aspekte der Flügelmuster wichtig sind und welche Rolle im Nahbereich Duftsignale (z. B. aus den Androkonien) spielen, bedürfen noch der weiteren experimentellen Klärung.

4.5.3 Flavonoide als Qualitätsindikator?

Flavonoide aus zahlreichen verschiedenen natürlichen Futterpflanzen und Pflanzenorganen beeinflussen die Flügelfarben beider Geschlechter von *P. icarus*. Bei dieser Art gibt es also eine große intraspezifische Variabilität in der Flügelfärbung, die auf modifikatorische Einflüsse in der individuellen Ontogenese der Tiere zurückzuführen ist. Aufgrund ihrer geringen Mobilität können die Raupen wohl nur unter Schwierigkeiten ihre Futterpflanze wechseln, sind also auf das Nahrungsangebot in ihrem unmittelbaren Umfeld angewiesen. Blüten und Knospen sind die bevorzugte Nahrung von *P. icarus*, und im allgemeinen werden mehr Flavonoide aus diesen Pflanzenteilen sequestriert (Burghardt *et al.* 1997a, Burghardt 2000, Burghardt *et al.* 2001a). Die Raupen wuchsen schneller, wurden größer und hatten engere mutualistische, myrmekophile Interaktionen mit Ameisen, wenn sie mit Blüten anstatt mit Blättern gefüttert wurden (Burghardt & Fiedler 1996). Blüten, Früchte und junge Blätter haben als Pflanzenorgane mit höheren Stoffwechselraten generell einen höheren Stickstoffgehalt als etwa reife Blätter (Mattson 1980). Bei Schmetterlingen und anderen herbivoren Insekten gelten im allgemeinen die Körpergröße und die aus der Raupennahrung gewonnene Stickstoff- bzw. Proteinmenge als Indikatoren für eine hohe Fekundität von Weibchen (Honěk 1993, Wheeler 1996, Mattson 1980). Die Oogenese wird bei Insekten typischerweise durch die Ernährung limitiert (Wheeler 1996). Bei *P. icarus* ist dies vor allem die Ernährung als Raupe, da die meisten Eier bereits mit dem Schlupf weitestgehend ausgereift sind. Bei *P. icarus* sind üblicherweise sowohl die absolute Menge als auch die Konzentration von Flavonoiden positiv mit dem Körpergewicht korreliert, was eine Verbindung zwischen der Flavonoidsequestration während der Ontogenese und fitneßrelevanten Parametern wahrscheinlicher macht (Burghardt *et al.* 2001a). Die Menge der sequestrierten Flavonoide könnte also unter natürlichen Bedingungen mit der Qualität der Raupennahrung korreliert sein, die wiederum eine höhere Fekundität der Weibchen und damit eine höhere Qualität als Paarungspartner bedeuten könnte.

Ob auf unterschiedlicher, natürlicher Raupennahrung aufgewachsene Weibchen von *P. icarus* sich auch tatsächlich in der Fekundität unterscheiden, konnte ich im Rahmen meiner Arbeit nicht mehr testen. Wünschenswert wäre es, den Einfluß der Raupennahrung auf verschiedene fitneßrelevante Parameter zu messen, wie etwa die Eizahl, Eigröße, zeitliche Dynamik der Eiablage und die initiale Entwicklung der Raupen.

Meine Arbeit demonstriert den ersten, mir bekannten Fall, wo sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe das äußere Erscheinungsbild eines Insekts beeinflussen und wo dies als Signal in der visuell vermittelten Partnerwahl zum Einsatz kommt. Im Gegensatz dazu ist dieses Phänomen bei Vertebraten gut bekannt. Carotinoide bilden bei Fischen, Säugern und Vögeln die Pigmentbasis für Signale an Paarungspartner, die direkte (z. B. gute Eltern) oder indirekte (z. B. gute Gene) Vorteile bei der sexuellen Selektion anzeigen sollen. Welche Qualitätsmerkmale mit Carotinoiden angezeigt werden könnten, etwa Fähigkeiten bei der Nahrungswahl, Schutz vor oxidativem Streß oder der Status des Immunsystems oder gar allgemeiner der körperlichen Verfassung insgesamt, wird derzeit intensiv untersucht (z. B. Lozano 1994, Olson & Owens 1998, Badyaev & Hill 2000, Grether *et al.* 2001, Hõrak *et al.* 2001, Lozano 2001, Senar *et al.* 2002). Bemerkenswert ist, daß auch Flavonoiden

einige der in diesem Zusammenhang bedeutenden Eigenschaften von Carotinoiden zugeschrieben werden. Sie können als Radikalfänger wirken, eventuell Krebs vorbeugen und das Immunsystem stimulieren, weshalb sie intensiv erforscht werden (z. B. [Cody et al. 1986](#), [Middleton & Kandaswami 1994](#), [Harborne & Williams 2000](#)).

Es ist eher unwahrscheinlich, daß Flavonoide als Schutz vor UV-Strahlung oder als chemische Verteidigung in die Eier (vgl. [Boppré 1995](#), [Eisner et al. 2000](#)) eingebaut werden. Die weitaus meisten Flavonoide werden in die Flügel eingelagert, und nur wenige bleiben im Abdomen ([Kornmaier 1999](#)). Zudem gehören die von *P. icarus* sequestrierten Flavonoide zu den weniger toxischen und sind sehr viel weniger giftig als etwa Pyrrolizidin-Alkaloide, die Eier effektiv schützen können ([Eisner et al. 2000](#)). Allerdings war es wegen der geringen Größe der Eier bisher nicht möglich, Flavonoide in den Eiern nachzuweisen oder ihr Vorkommen darin auszuschließen (Frank Burghardt, persönliche Mitteilung).

4.5.4 Partnerwahl durch die Männchen

Im vorhergehenden Abschnitt diskutierte ich eine mögliche Indikatorfunktion der Flavonoide in den Flügeln für die potentielle Fekundität der Weibchen und damit die Qualität der Weibchen als Paarungspartner. In den Verhaltensversuchen fand ich konstant eine Präferenz der Männchen für flavonoidreiche Weibchen. Es sei hier noch einmal betont, daß flavonoidreiche Weibchenattrappen nicht leichter aufgefunden wurden, sondern daß die Männchen nach dem Anflug im unmittelbaren Nahbereich zwischen flavonoidfreien und flavonoidreichen Attrappen unterschieden. Warum aber sollten Männchen wählerisch bei ihren Paarungspartnern sein, ist dies doch die Rolle, die zumeist den Weibchen zugeschrieben wird? Anders ausgedrückt, kann es für die Männchen überhaupt einen Unterschied machen, mit welchem Weibchen sie sich verpaaren, oder welchen Vorteil können sie potentiell aus einer Wahl ziehen?

Nach einem Erklärungsansatz in aktuellen Theorien zur Sexuellen Selektion ist Wahlverhalten gegenüber Paarungspartnern adaptiv und durch asymmetrische Investitionen der Geschlechter in die Reproduktion begründet ([Andersson 1994](#), [Gage et al. 2002](#)). Demnach investieren Weibchen sehr viel in einzelne Nachkommen, so daß Weibchen nur relativ wenige davon erzeugen können. In dieser klassischen Weibchenrolle wird ihre Fitneß vor allem durch die Anzahl der aufwendig produzierten Nachkommen limitiert. Männchen hingegen können sehr viele Gameten erzeugen, Sperma ist also billig. Die Fitneß der Männchen wird deshalb vor allem durch die Anzahl der Weibchen limitiert, mit denen sie Nachwuchs (er)zeugen können, da ihnen praktisch beliebig viel Sperma zur Verfügung steht. Aus diesen Randbedingungen ergeben sich theoretische Erwartungen an das Verhalten der Geschlechter. Männchen sollten demnach versuchen, mit möglichst vielen Weibchen zu kopulieren, um ihre Fitneß zu maximieren. Weibchen hingegen sollten versuchen, Väter für ihre limitierte Zahl von Nachkommen zu finden, die diesen die besten Chancen gewährleisten (z. B. gute Gene, intensive Brutpflege), also wählerisch sein. Die unterschiedlichen Strategien der Geschlechter führen zu einem reproduktiven Konflikt.

Aus diesen Überlegungen heraus kann auch sofort geschlossen werden, daß sich Veränderungen im Verhalten ergeben sollten, wenn sich das Ungleichgewicht in der Investition der Geschlechter in Gameten verschiebt. Bei substanziell größeren Investitionen der Männchen in ihre Gameten bzw. bei höheren mit der Kopulation verbundenen Kosten sollten auch Männchen wählerisch bezüglich des Paarungspartners werden ([Trivers 1972](#), [Dewsbury 1982](#)). So investieren bei der Termite *Zootermopsis nevadensis* beide Geschlechter sehr

viel in die Nestgründung und verhalten sich erwartungsgemäß bei der Suche nach ihrem lebenslangen Partners wählerisch. Die Geschlechter ziehen dabei unterschiedliche Kriterien für die Wahl heran (Shellman-Reeve 1999).

Bei den nicht brutpflegenden Schmetterlingen gibt es zahlreiche Belege für mit der Kopulation verbundene Kosten unterschiedlicher Natur. Bei ihnen werden neben den Spermien auch akzessorische Drüsenprodukte in teilweise großen Mengen mit der Spermatophore übertragen. Diese stellen oft Brautgeschenke an die Weibchen dar und können den Männchen erhebliche Kosten verursachen (Boggs 1981, Rutowski 1982, Thornhill & Alcock 1983, Svärd 1985, Rutowski & Gilchrist 1986, Svärd & Wiklund 1986, Karlsson 1995, 1996). Auch die Kopulation selber kann risikoreich sein, da sie die Gefährdung durch Räuber erhöht (Elgar & Pierce 1997). Kopulationen können die verbleibende Lebenszeit von Schmetterlingsmännchen deutlich verringern (Fitzpatrick & McNeil 1989, Cordero 2000). Vorangegangene Kopulationen können die Fähigkeit von Schmetterlingsmännchen zu weiteren Kopulationen deutlich herabsetzen oder die Kosten nachfolgender Kopulationen vergrößern (Svärd 1985, Rutowski & Gilchrist 1986, Svärd & Wiklund 1986, Rutowski *et al.* 1987). Bei Fischen (Loiselle 1982, Sargent *et al.* 1986, Kraak & Bakker 1998), Amphibien (Berven 1981, Verrell 1982, 1994), Säugern (Dewsbury 1982), Asseln (Shuster 1981, Dewsbury 1982), Heuschrecken (Dewsbury 1982), Dipteren (Pitafi *et al.* 1990, Dunn *et al.* 2001, Funk & Tallamy 2000) und bei dem Schmetterling *Pieris protodice* (Pieridae) (Rutowski 1982) wurde männliches Wahlverhalten nachwiesen und oft mit kopulationsbedingten Kosten erklärt.

Adulte Schmetterlinge sind oft nur sehr kurzlebig, und Zeit und Energie sind für beide Geschlechter im allgemeinen begrenzte Ressourcen mit einem wesentlichen Einfluß auf die Fitneß (z. B. Boggs 1986, Forsberg & Wiklund 1989, Karlsson & Wickman 1989, 1990, Boggs 1990, Zonneveld & Metz 1991, Shreeve 1992, Porter 1992, Suzuki & Matsumoto 1992, Minkenberg *et al.* 1992, Wickman & Jansson 1997, Gotthard *et al.* 1999). Dies gilt besonders auch für *P. icarus*, für den in mehreren Untersuchungen eine mittlere Lebensdauer von oft nur wenigen Tagen ermittelt wurde (Scott 1973, Tillmanns 1995). Während es in den von Scott (1973) angeführten Analysen keinen Unterschied zwischen den Geschlechtern gab, fand Tillmanns (1995) eine etwas längere mittlere Lebensdauer bei den Weibchen, was durch die Laborzuchten unserer Arbeitsgruppe bestätigt wurde. Männchen von *P. icarus* können sich zwar mehrfach verpaaren, benötigen aber vermutlich, wie für verwandte Arten gezeigt (Drummond 1984), mindestens einen Tag für die Produktion einer neuen Spermatophore (Konrad Fiedler, persönliche Mitteilung). Wegen der kurzen Lebenszeit können Männchen also nicht beliebig oft kopulieren, und es besteht in dieser Hinsicht kein sehr großer Unterschied zu den Weibchen. Es kann daher erwartet werden, daß Männchen versuchen, Weibchen auszusuchen, die einen maximalen Gewinn aus der Kopulation erwarten lassen, die möglichst viele und erfolgreiche Nachkommen produzieren können. Erkennbar könnte dies für ein Männchen unter anderem etwa am UV-Muster der Flügel sein (Kap. 4.5.3). Zur genaueren Klärung dieses Sachverhalts aus der Perspektive der Männchen werden allerdings noch weitere Daten über die mögliche Kopulationsfrequenz der Männchen von *P. icarus* und über diese begrenzende Faktoren (z. B. Raupenfutter, verfügbare Ressourcen für die Falter, wie Nektar-, Stickstoff- und Ionenquellen) benötigt.

Bei meinen Verhaltensversuchen war die Männchendichte ausgesprochen hoch. Das galt insbesondere für die Versuche im Labor. Doch auch im Freiland waren immer zahlreiche Männchen aktiv auf der Suche nach einem Paarungspartner. Gleichzeitig waren die

Dichte und Paarungsbereitschaft der Weibchen so, daß ein Männchen nicht ohne weiteres zur Kopulation kam, sondern daß Kopulationen immer selten zu beobachtende Ereignisse waren. In dieser Situation sollte die Konkurrenz um Weibchen als Paarungspartner groß sein und dementsprechend sollte man erwarten, daß die Männchen weniger wählerisch bei der Partnersuche sind und möglichst jede sich bietende Gelegenheit zur Kopulation nutzen. Die Männchen hätten zumindest die Gelegenheit gehabt, auch die Konkurrenzsituation abzuschätzen, da ich Begegnungen von Männchen häufig beobachten konnte. Die Männchen verhielten sich aber nicht gemäß diesen Erwartungen, unter der Annahme, daß das Verhalten der Männchen gegenüber den Attrappen repräsentativ für das Verhalten gegenüber lebenden Weibchen ist. Die Weibchen-Attrappen waren unterschiedlich attraktiv, und flavonoidreiche Weibchen wurden regelmäßig bevorzugt. Es sollte daher ein, bisher nicht bekannter, Vorteil für die Männchen darin liegen, mehr in die Balz bei flavonoidreichen Weibchen zu investieren. Wie in Kap. 4.5.3 erörtert, könnten Flavonoide die individuelle Ontogenese und damit potentielle Fekundität eines Weibchens anzeigen.

Kapitel 5

Zusammenfassung / Summary

Flavonoidinduzierte phänotypische Plastizität in der Flügelfärbung des Bläulings *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) und ihre Bedeutung für Partnerwahl und Arterkennung

Ich berichte über den ersten bekannten Fall, bei dem sequestrierte sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe das äußere Erscheinungsbild eines Insekts im ultravioletten (UV) Spektralbereich verändern und dadurch die visuell vermittelte Partnerwahl beeinflussen.

In jüngerer Zeit wurden zunehmend Daten verfügbar, die zeigen, daß die Larven des Gemeinen Bläulings *Polyommatus icarus* in Abhängigkeit von der Art und dem Organ der Futterpflanze spezifisch Flavonoide unterschiedlicher Typen und Mengen sequestrieren. Während der späten Puppenentwicklung wird der Großteil der Flavonoide in die Flügel eingelagert. Bisher war nicht bekannt, ob die UV-Licht absorbierenden Flavonoide auch als Flügelpigmente wirken und die visuelle Erscheinung verändern.

In umfangreichen Zuchtexperimenten zog ich Raupen von *P. icarus* auf fünf künstlichen Diäten auf, die sich nur im Flavonoidgehalt unterschieden, sowie auf natürlichem Futter (Blüten und Blätter von Pflanzenarten aus fünf Gattungen). Mit UV-Photographie und Spektroradiometrie konnte ich zeigen, daß die Mengen und Zusammensetzungen der Flavonoide in der Larvennahrung die Flügelmuster der resultierenden Falter im UV bestimmen. Die mittlere Reflexion weißer Flügelbereiche im UV- und im Violett-Bereich korrelierte negativ mit der sequestrierten Flavonoidmenge. Die hohe gefundene Variabilität der Flügelfärbung wurde dabei vor allem durch die unterschiedlichen Flavonoidgehalte des Futters verursacht, aber auch durch individuelle, physiologische Unterschiede der Tiere.

In Labor- und Freilandverhaltensversuchen bevorzugten männliche Schmetterlinge klar flavonoidreiche, UV-absorbierende Weibchenattrappen. Diese Präferenz im Nahbereich wird visuell durch das UV-Muster der Flügel vermittelt. Verschiedene Teile und Arten von Futterpflanzen unterscheiden sich im Wert als Futterquelle, so daß ultraviolette Flügelmuster möglicherweise die Qualität eines potentiellen Paarungspartners signalisieren könnten, aber sicher kein artspezifisches Merkmal sind.

Ich untersuchte weiterhin die sensorischen Eigenschaften der Männchen, das heißt der primären Empfänger visueller Signale in diesem Verhaltenskontext. Unter Verwendung der leuchtenden Pseudopupille bestimmte ich das Sehfeld sowie die Ommatidiendivergenzwinkel $\Delta\Phi$ über einen Großteil des Auges. Der Überlappungsbereich der Sehfelder war verhältnismäßig klein, das Sehfeld allerdings recht groß und wurde meist durch den eige-

nen Körper begrenzt. *P. icarus* besitzt ein Muster der Ommatidiendivergenzwinkel, wie es als typische Anpassung an den Vorwärtsflug gedeutet wird (*forward flight pattern*). $\Delta\Phi$ in vertikaler Richtung war über einen großen Teil des fronto-ventralen Auges kleiner als $1,0^\circ$ und reichte bis auf $0,7^\circ$ herunter. Es kann daher erwartet werden, daß Männchen das Fleckenmuster der Flügelunterseiten aus Entfernungen von 14–41 mm optisch auflösen können. Dies ist genau der Bereich, in dem die Männchen eine Präferenz für flavonoidreiche Weibchenattrappen zeigten.

Ich diskutiere die Verwendung von Hauptkomponentenanalysen zur Untersuchung von Spektraldaten im Kontext der visuellen Kommunikation. Ich schlage die alternative Verwendung von Konfidenzintervallen gemittelter Spektren als eine neue, einfach anzuwendende statistische Methode für den Vergleich von Gruppen von Spektren unabhängig von Annahmen über das visuelle System der Empfänger vor. Zusätzlich können diese benutzt werden, um abgeleiteten Maßen für Farbe Konfidenzintervalle zu verleihen, wie etwa dem Quantenfang von Photorezeptoren.

Flavonoid-induced phenotypic plasticity of wing colouration in the blue butterfly *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) and its implications for mate choice and species recognition

I report on the first case in which sequestered secondary plant compounds determine an insect's external appearance in the ultraviolet (UV) spectrum and thereby influence visually mediated mate choice.

Recently evidence has been accumulating showing that larvae of the common blue butterfly *Polyommatus icarus* specifically sequester flavonoids in different amounts and types depending on the part or species of food-plant. During late pupal development the majority of ultraviolet-absorbing flavonoids are deposited in the wings. As yet, it was unknown if the ultraviolet light absorbing flavonoids may act as wing pigments altering the visual appearance.

In an extensive series of breeding experiments I reared larvae of *P. icarus* on five artificial diets differing only in flavonoid content as well as on natural diets (flowers and leaves of plant species from five genera). Using ultraviolet photography and spectroradiometry I was able to show that the amount and composition of flavonoids in the larval diet determine ultraviolet wing patterns in the resulting butterflies. The mean reflection of white wing areas in the UV and violet wave band correlated negatively with the amount of flavonoids sequestered. The high variability of wing colouration that was found was mainly caused by the differing flavonoid contents of the food, but by individual differences of the animals' physiology as well.

In laboratory and field experiments, male butterflies clearly preferred flavonoid-rich, ultraviolet-absorbing female dummies. This preference at close range is mediated visually by the ultraviolet pattern of the wings. Food-plant parts and species vary in value as a food source, so ultraviolet wing patterns may signal mate quality and are not a species-specific character.

I further assessed sensory characteristics of males, *i. e.* the primary signal receivers in this behavioural context. Using the luminous pseudopupil I recorded the visual field and ommatidial divergence angles $\Delta\Phi$ over much of the males' eyes. Ommatidial overlap between both eyes was rather small but the visual field was quite large and mostly limited by the animals' own body. *P. icarus* has a typical forward flight pattern of the spacing of ommatidial axes. $\Delta\Phi$ in the vertical direction was smaller than 1.0° over a large portion of the fronto-ventral eye and reached down to 0.7° . Thus, males can be expected to be able to resolve the spot pattern of wing undersides from distances of 14–41 mm. This is exactly the range where most of the courtship takes place and where males showed a preference for flavonoid-rich female dummies.

I discuss the use of principal component analysis in analysing spectral data in the context of visual communication. I propose the alternative application of confidence intervals of averaged spectra as a novel straightforward statistical method for comparing groups of spectra in a manner independent of assumptions about the visual system of the receiver. In addition, they can be used to estimate confidence intervals for derived measures of colour such as quantum catch by photoreceptors.

Literaturverzeichnis

- Adler, P. (1982) Soil- and puddle-visiting habits of moths. *Journal of the Lepidopterists' Society* **36**: 161–173.
- Adler, P. & D. L. Pearson (1982) Why do male butterflies visit mud puddles? *Canadian Journal of Zoology* **60**: 322–325.
- Agee, H. R. (1971) Flicker fusion frequency of the compound eye of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America* **64**: 942–945.
- Alcock, J. (1994) Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ethology* **97**: 103–118.
- Allyn, A. C. & J. C. Downey (1976) Diffraction structures in the wing scales of *Callophrys (Mitoura) siva siva* (Lycaenidae). *Bulletin of the Allyn Museum* **40**: 1–6.
- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Anonymus (1992) *Toxicology and carcinogenesis studies of quercetin in F344/N rats*, Bd. 409 von *National Toxicology Program Technical Report Series*. National Institutes of Health.
- Anonymus (1994) Rutin causes oral cancer — Hard to swallow? *Food and Chemical Toxicology* **22**(6): 484–485.
- Anonymus (1996a) *Diffuse reflectance coatings and materials (Catalog)*. Labsphere, North Sutton, New Hampshire.
- Anonymus (1996b) *Gesamtkatalog Laborbedarf & Chemikalien Life Science*. Carl Roth, Karlsruhe.
- Anonymus (1996c) *Katalog: Lichtprogramm '96/97*. Osram GmbH, München.
- Anonymus (1999a) *STATISTICA für Windows, Version '99 [Computer-Programm]*. StatSoft, Tulsa, Oklahoma.
- Anonymus (1999b) *STATISTICA für Windows, Version '99 [Handbuch des Computer-Programms]*. StatSoft, Tulsa, Oklahoma.
- Anonymus (1999c) *The book of photon tools (Catalog)*. Oriel Instruments, Stratford, CT.
- Arikawa, K., K. Inokuma & E. Eguchi (1987) Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* **74**: 297–298.

- Arikawa, K., S. Mizuno, D. G. W. Scholten, M. Kinoshita, T. Seki, J. Kitamoto & D. G. Stavenga (1999a) An ultraviolet absorbing pigment causes a narrow-band violet receptor and a single-peaked green receptor in the eye of the butterfly *Papilio*. *Vision Research* **39**: 1–8.
- Arikawa, K., G. W. Scholten-Dick, M. Kinoshita & D. G. Stavenga (1999b) Tuning of photoreceptor spectral sensitivities by red and yellow pigments in the butterfly *Papilio xuthus*. *Zoological Science Tokyo* **16**(1): 17–24.
- Arikawa, K. & D. G. Stavenga (1997) Random array of colour filters in the eyes of butterflies. *Journal of Experimental Biology* **200**: 2501–2506.
- Arms, K., P. Feeny & R. C. Lederhouse (1974) Sodium: Stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *P. glaucus*. *Science* **185**: 372–374.
- Badyaev, A. V. & G. E. Hill (2000) Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotinoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 153–172.
- Bakker, J. & G. M. Arnold (1993) Analysis of sensory and chemical data for color evaluation of a range of red port wines. *American Journal of Enology and Viticulture* **44**(1): 27–34.
- Bates, H. W. (1862) Contributions to the insect fauna of the Amazon Valley. *Transactions of the Linnean Society of London* **23**: 495–566.
- Baylis, M. & N. E. Pierce (1991) The effect of host-quality on the survival of larvae and oviposition by adults of an ant-tended lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*. *Ecological Entomology* **16**: 1–9.
- Beck, J., E. Mühlenberg & K. Fiedler (1999) Mud-puddling behavior in tropical butterflies: in search of proteins or minerals? *Oecologia* **119**: 140–148.
- Beersma, D. G. M., D. G. Stavenga & J. W. Kuiper (1975) Organization of visual axes in the compound eye of the fly *Musca domestica* L. and behavioural consequences. *Journal of Comparative Physiology* **102**: 305–320.
- Beersma, D. G. M., D. G. Stavenga & J. W. Kuiper (1977) Retinal lattice, visual field and binocularities in flies. *Journal of Comparative Physiology A* **119**: 207–220.
- Beldade, P. & P. M. Brakefield (2002) The genetics and evo-devo of butterfly wing patterns. *Nature Reviews Genetics* **3**(6): 442–452.
- Bennett, A. T. D., I. C. Cuthill & K. J. Norris (1994) Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist* **144**(5): 848–860.
- Bergomaz, R. & M. Boppré (1986) A simple instant diet for rearing Arctiidae and other moths. *Journal of the Lepidopterists' Society* **40**(3): 131–137.
- Bernard, G. D. (1979) Red-absorbing visual pigment of butterflies. *Science* **203**: 1125–1127.

- Bernard, G. D. & C. L. Remington (1991) Color vision in *Lycaena* butterflies: Spectral tuning of receptor arrays in relation to behavioral ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* **88**: 2783–2787.
- Bernays, E. A. & R. F. Chapman (1977) Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria* L. *Ecological Entomology* **2**: 1–18.
- Bernays, E. A. & R. F. Chapman (1978) Plant chemistry and aridoid feeding behaviour. In: J. B. Harborne (Hrsg.) *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*, Kap. 5, S. 99–142. Academic Press, London.
- Bernays, E. A., J. J. Howard, D. Champagne & B. J. Estes (1991) Rutin: a phagostimulant for the polyphagous acridid *Schistocerca americana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **60**: 19–28.
- Bernhard, C. G., G. Gemne & J. Sällström (1970) Comparative ultrastructure of corneal surface topography in insects with aspects on phylogenesis and function. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **67**: 1–25.
- Bernhard, C. G. & W. H. Miller (1962) A corneal nipple pattern in insect compound eyes. *Acta Physiologica Scandinavica* **56**: 385–386.
- Bernhard, C. G., W. H. Miller & A. R. Møller (1963) Function of the corneal nipples in the compound eye of insects. *Acta Physiologica Scandinavica* **58**: 381–382.
- Bernhard, C. G., W. H. Miller & A. R. Møller (1965) The insect corneal nipple array. *Acta Physiologica Scandinavica* **63** (Suppl. **243**): 1–79.
- Berven, K. A. (1981) Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Evolution* **35**(4): 707–722.
- Bethune-Baker, G. T. (1914) *The scales of the Ruralidae with some observations on their color problems*. Annual Meetings of the Entomological Society of London, Richard Clay and Sons, London.
- Bjeldanes, L. F. & G. W. Chang (1977) Mutagenic activity of quercetin and related compounds. *Science* **197**: 577–578.
- Blest, A. D. (1957) The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* **11**: 209–257.
- Boggs, C. L. (1981) Selection pressures affecting male nutrient investment at mating in heliconiine butterflies. *Evolution* **35**(5): 931–940.
- Boggs, C. L. (1986) Reproductive strategies of female butterflies: variation in and constraints on fecundity. *Ecological Entomology* **11**: 7–15.
- Boggs, C. L. (1990) A general model of the role of male-donated nutrients in female insects' reproduction. *American Naturalist* **136**(5): 598–617.
- Boppré, M. (1984) Chemically mediated interactions between butterflies. In: R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Hrsg.) *The biology of butterflies*, Kap. 25, S. 259–275. Academic Press, London.

- Boppré, M. (1995) Pharmakophagie: Drogen, Sex und Schmetterlinge. *Biologie in unserer Zeit* **25**(1): 8–17.
- Bowden, S. R. & O. N. Kay (1979) Ultra-violet photography of Lepidoptera. *Nota Lepidopterologica* **2**: 27–30.
- Braitenberg, V. (1967) Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retinalamina projections. *Experimental Brain Research* **3**: 271–298.
- Briggs, M. A. (1990a) Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. I. The effects of nitrogen source on growth, reproduction and defense. *Oecologia* **83**: 27–31.
- Briggs, M. A. (1990b) Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. II. Trade-offs among growth, reproduction and defense and defense. *Oecologia* **83**: 32–37.
- Brouillard, R. & A. Cheminat (1988) Flavonoids and plant color. In: V. Cody, E. Middleton, J. B. Harborne & A. Beretz (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. II: Biochemical, cellular and medicinal properties*, S. 93–106. Alan R. Liss, New York.
- Brouillard, R. & O. Dangles (1994) Flavonoids and flower colour. In: J. B. Harborne (Hrsg.) *The flavonoids: Advances in research since 1986*, Kap. 13, S. 565–588. Chapman & Hall, London.
- Brower, L. P. (1984) Chemical defence in butterflies. In: R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Hrsg.) *The biology of butterflies*, Kap. 12, S. 109–134. Academic Press, London.
- Brunton, C. F. A., P. J. C. Russell & M. E. N. Majerus (1996) Variation in ultraviolet wing patterns of brimstone butterflies (*Gonepteryx*: Pieridae) from Madeira and the Canary Islands. *The Entomologist* **115**: 30–39.
- Budavari, S., M. O'Neil, A. Smith, P. Heckelman & J. Obenchain (Hrsg.) (2000) *Merck Index on CD-ROM. Version 12:3*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 12. Aufl.
- Burgess, R. S. L. & R. A. Ennos (1987) Selective grazing of acyanogenic white clover: Variation in behaviour among populations of the slug *Deroceras reticulatum*. *Oecologia* **73**: 432–435.
- Burghardt, F. (1994) *Untersuchungen zum Einfluß der Futterqualität auf die Myrmekophilie von Bläulingsraupen*. Diplomarbeit, Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Burghardt, F. (2000) *Stoffwechsel und ökologische Funktion von Flavonoiden im Bläuling Polyommatus icarus (Lepidoptera: Lycaenidae)*. Dissertation, Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Burghardt, F. & K. Fiedler (1996) The influence of diet on growth and secretion behaviour of myrmecophilous *Polyommatus icarus* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ecological Entomology* **21**: 1–8.
- Burghardt, F., K. Fiedler & P. Proksch (1995) Wirtspflanzenabhängige Flavonoidmuster im Bläuling *Polyommatus icarus* (Lycaenidae). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **88.1**: 256.

- Burghardt, F., K. Fiedler & P. Proksch (1997a) Flavonoidaufnahme im Bäumling *Polyommatus icarus*: Der Einfluß von Nahrungspflanze, Größe und Geschlecht. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **11**: 533–536.
- Burghardt, F., K. Fiedler & P. Proksch (1997b) Uptake of flavonoids from *Vicia villosa* (Fabaceae) by the lycaenid butterfly, *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biochemical Systematics and Ecology* **25**(6): 527–536.
- Burghardt, F., H. Knüttel, M. Becker & K. Fiedler (2000) Flavonoid wing pigments increase attractiveness of female common blue (*Polyommatus icarus*) butterflies to mate-searching males. *Naturwissenschaften* **87**(7): 304–307.
- Burghardt, F., P. Proksch & K. Fiedler (2001a) Flavonoid sequestration by the common blue butterfly *Polyommatus icarus*: quantitative intraspecific variation in relation to larval hostplant, sex and body size. *Biochemical Systematics and Ecology* **29**(9): 875–889.
- Burghardt, F., P. Proksch & K. Fiedler (2001b) Loss of flavonoid pigments with ageing in male *Polyommatus icarus* butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nota Lepidopterologica* **24**: 77–84.
- Burkhardt, D., B. Darnhofer-Demar & K. Fischer (1973) Zum binokularen Entfernungssehen der Insekten 1. Die Struktur des Sehraums von Synsekten. *Journal of Comparative Physiology* **87**: 165–188.
- Burkhardt, D. & I. de la Motte (1983) How stalk-eyed flies eye stalk-eyed flies: Observations and measurements of the eyes of *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* **151**: 407–421.
- Burkhardt, D. & E. J. Maier (1989) The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften* **76**: 82–83.
- Butler, G. W. (1965) The distribution of the cyanoglucosides linamarin and lotaustralin in higher plants. *Phytochemistry* **4**: 127–131.
- Chatfield, C. & A. J. Collins (1980) *Introduction to multivariate analysis*. Chapman & Hall, London.
- Chen, D.-M. (1987) UV sensitivity in the compound eye of the butterfly *Vanessa cardui*. *Acta Entomologica Sinica* **30**: 353–358.
- Chen, D.-M., J. S. Collins & T. H. Goldsmith (1984) The ultraviolet receptor of bird retinas. *Science* **225**: 337–340.
- Chiao, C. C., T. W. Cronin & D. Osorio (2000a) Color signals in natural scenes: characteristics of reflectance spectra and effects of natural illuminants. *Journal of the Optical Society of America A* **17**(2): 218–224.
- Chiao, C. C., D. Osorio, M. Vorobyev & T. W. Cronin (2000b) Characterization of natural illuminants in forests and the use of digital video data to reconstruct illuminant spectra. *Journal of the Optical Society of America A* **17**(10): 1713–1721.

- Chittka, L. (1997) Bee color vision is optimal for coding flower color, but flower colors are not optimal for being coded — why? *Israel Journal of Plant Sciences* **45**: 115–127.
- Chittka, L., W. Beier, H. Hertel, E. Steinmann & R. Menzel (1992) Opponent colour coding is a universal strategy to evaluate the photoreceptor inputs in Hymenoptera. *Journal of Comparative Physiology A* **170**: 545–563.
- CIE (Hrsg.) (1971) *Colorimetry. Official recommendations of the International Commission on Illumination (CIE)*. Publication CIE No. 15-1971 (E-1.3.1), Bureau de la CIE, Paris.
- Clarke, C. A. & P. M. Sheppard (1972) The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **263**: 431–458.
- Cockell, C. S. & J. Knowland (1999) Ultraviolet radiation screening compounds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **74**: 311–345.
- Cody, V., E. Middleton, J. B. Harborne & A. Beretz (Hrsg.) (1988) *Plant flavonoids in biology and medicine. II: Biochemical, cellular and medicinal properties*. Alan R. Liss, New York.
- Cody, V., E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) (1986) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, Bd. 213 von *Progress in Clinical and Biological Research*. Alan R. Liss, New York.
- Compton, S. G. A. & D. A. Jones (1985) An investigation of the responses of herbivores to cyanogenesis in *Lotus corniculatus* L. *Biological Journal of the Linnean Society* **26**: 21–38.
- Coombe, D. E. (1957) The spectral composition of shade light in woodlands. *Journal of Ecology* **45**: 823–830.
- Cordero, C. (2000) Trade-off between fitness components in males of the polygynous butterfly *Callophrys xami* (Lycaenidae): the effect of multiple mating on longevity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**: 458–462.
- Cordero, C. (2001) A different look at the false head in butterflies. *Ecological Entomology* **26**: 106–108.
- Coutsis, J. G. & N. Ghavalas (1995) Notes on *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) in Greece and the description of a new *Polyommatus* Latreille, 1804 from northern Greece (Lepidoptera: Lycaenidae). *Phegea* **23**(3): 145–156.
- Coutsis, J. G. & N. Ghavalas (1996) Ultra-violet reflection pattern in *Polyommatus andronicus* Coutsis & Ghavalas, 1995 and *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Phegea* **24**(4): 167–169.
- Crawford-Sidebotham, T. J. (1972) The role of slugs and snails in the maintenance of the cyanogenesis polymorphisms of *Lotus corniculatus* and *Trifolium repens*. *Heredity* **28**: 405–411.

- Cronin, T. W., D. L. Ruderman, C. C. Chiao & P. R. Robinson (1997) Human color vision and natural images: chromatic and spatial signals are not correlated. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* **38**: S254–S254.
- Cuthill, I. C. & A. T. D. Bennett (1993) Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London B* **253**: 203–204.
- Cuthill, I. C., A. T. D. Bennett, J. C. Partridge & E. J. Maier (1999) Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *American Naturalist* **153**(1): 183–200.
- Cuthill, I. C., J. C. Partridge, A. T. D. Bennett, S. C. Church, N. S. Hart & S. Hunt (2000) Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior* **29**: 159–214.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London. Facsimile 1964, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1. Aufl.
- Darwin, C. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London. Facsimile 1981, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Daumer, K. (1958) Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **41**: 49–110.
- de Boer, G. & F. E. Hanson (1987) Feeding responses to solanaceous allelochemicals by larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **45**: 123–131.
- Dennis, R. L. H. (1984) Egg-laying sites of the common blue butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg) (Lepidoptera: Lycaenidae): The edge effect and beyond the edge. *Entomologist's Gazette* **35**: 85–93.
- Descimon, P. (1989) La variation géographique du polymorphisme chez les Lépidoptères: femelles bleues et femelles brunes chez *Lysandra coridon* Poda dans le Sud-Ouest de l'Europe. *Alexandria* **16**(1): 23–41.
- Dewsbury, D. A. (1982) Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist* **119**(5): 601–610.
- Dey, S. (1988) Scanning electron microscopic detection of corneal anti-reflection coating in the grasshopper, *Epacromia dorsalis* and its physiological significance. *Vision Research* **28**(9): 975–977.
- Dominey, W. J. (1984) Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *American Zoologist* **24**: 385–396.
- Douwes, P. (1975) Territorial behaviour in *Heodes virgaureae* L. (Lep., Lycaenidae) with particular reference to visual stimuli. *Norwegian Journal of Entomology* **22**: 143–153.
- Douwes, P. (1976) Mating behaviour in *Heodes virgaureae* with particular reference to the stimuli from the female (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologica Germanica* **2**(3): 232–241.

- Dritschilo, W., J. Krummel, D. Nafus & D. Pimentel (1979) Herbivorous insects colonising cyanogenic and acyanogenic *Trifolium repens*. *Heredity* **42**(1): 49–56.
- Drummond, B. A., III. (1984) Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In: R. L. Smith (Hrsg.) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, Kap. 9, S. 291–370. Academic Press, San Diego.
- Duffey, S. S. & M. B. Isman (1981) Inhibition of insect larval growth by phenolics in glandular trichomes of tomato leaves. *Experientia* **37**: 574–576.
- Dumont, D. (1998) Une nouvelle espèce de Lycaenidae du sud de la Turquie: *Polyommatus bollandi* n. sp. *Linneana Belgica* **16**(8): 335–338.
- Dunn, A., C. S. Crean & A. S. Gilburn (2001) Male mating preference for female survivorship in the seaweed fly *Gluma musgravei* (Diptera: Coelopidae). *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 1255–1258.
- Ebert, G. & E. Rennwald (Hrsg.) (1993) *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs.*, Bd. 2: Tagfalter II. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (Hohenheim), korr. Nachdruck der 1. Aufl.
- Eckweiler, W. (1998) Neue Taxa der Gattungen *Polyommatus* Latreille, 1804 und *Plebeius* Kluk, 1780 aus dem Iran. *Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo, Neue Folge* **19**(3/4): 219–238.
- Eguchi, E. & V. B. Meyer-Rochow (1983) Ultraviolet photography of forty-three species of Lepidoptera representing ten families. *Annotationes Zoologicae Japonenses* **56**(1): 10–18 & 4 plates.
- Eguchi, E., K. Watanabe, T. Hariyama & K. Yamamoto (1982) A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *Journal of Insect Physiology* **28**: 675–682.
- Eisner, T., M. Eisner, C. Rossini, V. K. Iyengar, B. L. Roach, E. Benedikt & J. Meinwald (2000) Chemical defense against predation in an insect egg. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* **97**: 1634–1639.
- Elgar, M. A. & N. E. Pierce (1997) Costs of mating to a lycaenid butterfly: ant mutualists attract spider predators. *Advances in Ethology* **32**: 253.
- Ellsbury, M. M., G. A. Pederson & T. E. Fairbrother (1992) Resistance to foliar-feeding hyperine weevils (Coleoptera: Curculionidae) in cyanogenic white clover. *Journal of Economic Entomology* **85**(6): 2467–2472.
- Endler, J. A. (1990) On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* **41**: 315–352.
- Endler, J. A. (1992) Ultraviolet light environments in forests and shrubs, and some implications for UV containing color patterns. *American Zoologist* **32**: 168A.
- Endler, J. A. (1993) The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* **63**(1): 1–27.

- Ennos, R. A. (1981) Detection of selection in populations of white clover (*Trifolium repens* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **15**: 75–82.
- Felton, G. W., S. S. Duffey, P. V. Vail, H. K. Kaya & J. Manning (1987) Interaction of nuclear polyhedrosis virus with catechols: Potential incompatibility for host-plant resistance against noctuid larvae. *Journal of Chemical Ecology* **13**(4): 947–957.
- Feltwell, J. S. & L. R. G. Valadon (1970) Plant pigments identified in the common blue butterfly. *Nature* **225**: 969.
- Ferris, C. D. (1973) A revision of the *Colias alexandra* complex aided by UV reflectance photography with designation of a new subspecies. *Journal of the Lepidopterists' Society* **27**: 57–73.
- Fiedler, K. (1991) Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner zoologische Monographien* **31**: 1–210.
- Fiedler, K. (1996) Host-plant relationships of lycaenid butterflies: large-scale patterns, interactions with plant chemistry, and mutualisms with ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **80**: 259–267.
- Fiedler, K. & B. Hölldobler (1992) Ants and *Polyommatus icarus* immatures (Lycaenidae): Sex-related developmental benefits and costs of ant attendance. *Oecologia* **91**: 468–473.
- Finger, E. (1993) *Physikalische und chemische Grundlagen der Farben von Vogelfedern und das ins UV erweiterte Farbsehen der Vögel*. Dissertation, Universität Regensburg.
- Fisher, R. A. (1930) *The genetical theory of natural selection*. Dover, New York.
- Fitzpatrick, S. M. & J. N. McNeil (1989) Lifetime mating potential and reproductive success in males of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Functional Ecology* **3**: 37–44.
- Fleishman, L. J. E., E. R. Loew & M. Leal (1993) Ultraviolet vision in lizards. *Nature* **365**: 397.
- Foo, L. Y., Y. Lu, A. L. Molan, D. R. Woodfield & W. C. McNabb (2000) The phenols and prodelphinidins of white clover flowers. *Phytochemistry* **54**: 539–548.
- Foo, L. Y., R. Newman, G. Waghorn, W. C. McNabb & M. J. Ulyatt (1996) Proanthocyanidins from *Lotus corniculatus*. *Phytochemistry* **41**(2): 617–624.
- Ford, E. B. (1941) Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera, with reference to their bearing on systematics. 1. The anthoxanthins. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A* **16**: 65–90.
- Fordyce, J. A., C. C. Nice, M. L. Forister & A. M. Shapiro (2002) The significance of wing pattern diversity in the Lycaenidae: mate discrimination by two recently diverged species. *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 871–879.

- Formica, J. V. & W. Regelson (1995) Review of the biology of quercetin and related bioflavonoids. *Food and Chemical Toxicology* **33**(12): 1061–1080.
- Forsberg, J. & C. Wiklund (1989) Mating in the afternoon: Time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **25**: 349–356.
- Franceschini, N. (1975) Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: fundamentals and applications. In: A. W. Snyder & R. Menzel (Hrsg.) *Photoreceptor optics*, Kap. A.5, S. 98–125. Springer-Verlag, Berlin.
- Friedrich, E. (1983) *Handbuch der Schmetterlingszucht – Europäische Arten*. Franckh, Stuttgart, 2. Aufl.
- Funk, D. H. & D. W. Tallamy (2000) Courtship role reversal and deceptive signals in the long-tailed dance fly, *Rhamphomyia longicauda*. *Animal Behaviour* **59**: 411–421.
- Gage, M. J. G., G. A. Parker, S. Nylin & C. Wiklund (2002) Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**(1507): 2309–2316.
- Gemne, G. (1971) Ontogenesis of corneal ultrastructure in nocturnal Lepidoptera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **262**: 343–363.
- Geuder, M., V. Wray, K. Fiedler & P. Proksch (1997) Sequestration and metabolism of host-plant flavonoids by the lycaenid butterfly *Polyommatus bellargus*. *Journal of Chemical Ecology* **23**(5): 1361–1372.
- Ghiradella, H. (1984) Structure of iridescent lepidopteran scales: Variations on several themes. *Annals of the Entomological Society of America* **77**: 637–645.
- Ghiradella, H. (1985) Structure and development of iridescent lepidopteran scales: The Papilionidae as a showcase family. *Annals of the Entomological Society of America* **78**: 252–264.
- Ghiradella, H. (1989) Structure and development of iridescent butterfly scales: Lattices and laminae. *Journal of Morphology* **202**: 69–88.
- Ghiradella, H. (1991) Light and colour on the wing: structural colours in butterflies and moths. *Applied Optics* **30**(24): 3492–3500.
- Ghiradella, H. (1994) Structure of butterfly scales: patterning in an insect cuticle. *Microscopy Research and Technique* **27**: 429–438.
- Ghiradella, H. (1998) Hairs, Bristles, and Scales. In: M. Locke (Hrsg.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, 11A, Insecta*, Kap. 11, S. 257–287. John Wiley and Sons, New York.
- Ghiradella, H., D. Aneshansley, T. Eisner, R. E. Silberglied & H. E. Hinton (1972) Ultra-violet reflection of a male butterfly: Interference color caused by thin-layer elaboration of wing scales. *Science* **178**: 1214–1217.

- Ghiradella, H. & W. Radigan (1976) Development of butterfly scales: II. Struts, lattices, and surface tension. *Journal of Morphology* **150**: 279–298.
- Gibson, R. M. & T. A. Langen (1996) How do animals choose their mates? *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 468–470.
- Giurfa, M., M. Vorobyev, R. Brandt, B. Posner & R. Menzel (1997) Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. *Journal of Comparative Physiology A* **180**: 235–243.
- Goldsmith, T. H. (1994) Ultraviolet receptors and color vision: Evolutionary implications and a dissonance of paradigms. *Vision Research* **34**(11): 1479–1487.
- Gotthard, K. & S. Nylin (1995) Adaptive plasticity and plasticity as an adaption: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* **74**: 3–17.
- Gotthard, K., S. Nylin & C. Wiklund (1999) Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**: 424–429.
- Goverde, M., K. Bazin, J. A. Shykoff & A. Erhardt (1999) Influence of leaf chemistry of *Lotus corniculatus* (Fabaceae) on larval development of *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae): effects of elevated CO₂ and plant genotype. *Functional Ecology* **13**(6): 801–810.
- Grant, B. S., D. F. Owen & C. A. Clarke (1996) Parallel rise and fall of melanic peppered moths in America and Britain. *Journal of Heredity* **87**: 351–357.
- Grant, B. S. & L. L. Wiseman (2002) Recent history of melanism in American peppered moths. *Journal of Heredity* **93**(2): 86–90.
- Grassé, P.-P. (1975) Les couleurs physiques ou structurales du tégument des insectes. In: P.-P. Grassé (Hrsg.) *Traité de zoologie* 8/3, S. 185–198. Masson, Paris.
- Grether, G. F., J. Hudon & J. A. Endler (2001) Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 1245–1253.
- Grill, C. P. & V. N. Rush (2000) Analysing spectral data: comparison and application of two techniques. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 121–138.
- Grisebach, H. & J. Ebel (1978) Phytoalexins, chemical defense substances of higher plants? *Angewandte Chemie International Edition Engl.* **17**: 635–647.
- Gupta, S., S. Dey, A. Gupta, A. Varman & R. G. Michael (1989) Corneal nipple in the subimago and imago of a species of *Cloeon* (Ephemeroptera: Baetidae), as revealed by scanning electron microscopy. *Vision Research* **29**(8): 1037–1039.
- Haeupler, H. & T. Muer (2000) *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Eugen Ulmer, Stuttgart.

- Haeupler, H. & P. Schönfelder (Hrsg.) (1988) *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Halfter, G., W. Peters & S. Löser (1990) Duftschnuppen einheimischer Tagfalter. *Entomologische Mitteilungen aus dem Löbbecke-Museum und Aquazoo* **6**(1–2): 1–90.
- Hamdorf, K. (1995) Sehen. In: M. Gewecke (Hrsg.) *Physiologie der Insekten*, Kap. 6, S. 251–312. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Hamdorf, K., P. Hochstrate, G. Hoeglund, M. Moser, S. Sperber & P. Schlecht (1992) Ultra-violet sensitizing pigment in blowfly photoreceptors R1–6; probable nature and binding sites. *Journal of Comparative Physiology A* **171**: 601–615.
- Hamilton, W. D. (1980) Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* **35**: 282–290.
- Hamilton, W. D. & M. Zuk (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**: 384–387.
- Hansson, B. S. (1995) Olfaction in Lepidoptera. *Experientia* **51**: 1003–1027.
- Harborne, J. B. (1986) Nature, distribution and function of plant flavonoids. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, S. 15–24. Alan R. Liss, New York.
- Harborne, J. B. (1991) Flavonoid pigments. In: G. A. Rosenthal & M. R. Berenbaum (Hrsg.) *Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites. Vol. 1: The chemical participants*, Kap. 11, S. 389–429. Academic Press, San Diego, 2. Aufl.
- Harborne, J. B. (1993) *Introduction to ecological biochemistry*. Academic Press, London, 4. Aufl.
- Harborne, J. B. (Hrsg.) (1994) *The flavonoids. Advances in research since 1986*. Chapman & Hall, London, Glasgow, New York, 1. Aufl.
- Harborne, J. B. & H. Baxter (Hrsg.) (1999a) *The handbook of natural flavonoids*, Bd. 1. John Wiley & Sons, Chichester.
- Harborne, J. B. & H. Baxter (Hrsg.) (1999b) *The handbook of natural flavonoids. 2 Bände*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Harborne, J. B. & R. J. Grayer (1994) Flavonoids and insects. In: J. B. Harborne (Hrsg.) *The flavonoids: Advances in research since 1986*, Kap. 14, S. 589–618. Chapman & Hall, London.
- Harborne, J. B. & C. A. Williams (2000) Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry* **55**: 481–504.
- Haribal, M. & J. A. A. Renwick (2001) Seasonal and population variation in flavonoid and alliarinoside content of *Alliaria petiolata*. *Journal of Chemical Ecology* **27**(8): 1585–1594.

- Hausen, K. (1981) Monocular and binocular computation of motion in the lobular plate of the fly. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **74**: 49–70.
- Häuser, C. (1990) *Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie, systematischen Bedeutung und Phylogenese der weiblichen Genitalorgane der Lepidoptera (Insecta)*. Dissertation, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br.
- Häuser, C. (1993) Die inneren weiblichen Organe der Tagfalter (Rhopalocera): Vergleichende Morphologie und phylogenetische Interpretation (Insecta, Lepidoptera). *Zoologische Jahrbücher / Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* **120**: 389–439.
- Hedin, P. A. & S. K. Waage (1986) Roles of flavonoids in plant resistance to insects. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, Bd. 213 von *Progress in Clinical and Biological Research*, S. 87–100. Alan R. Liss, New York.
- Henderson, S. T. (1970) *Daylight and its spectrum*. Adam Hilger Ltd., London.
- Henderson, S. T. & D. Hodgkiss (1963) The spectral energy distribution of daylight. *British Journal of Applied Physics* **14**: 125–131.
- Hesselbarth, G., H. v. Oorschot & S. Wagener (1995) *Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. 3 Bände*. Verlag S. Wagener, Bocholt.
- Hidaka, T. & K. Yamashita (1975) Wing color pattern as the releaser of mating behavior in the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae). *Applied Entomology and Zoology* **10**(4): 263–267.
- Higgins, L. G. (1975) *The classification of European butterflies*. Collins, London.
- Higgins, L. G. & N. D. Riley (1993) *A field guide to the butterflies of Britain and Europe*. Harper Collins, London, 5. Aufl.
- Hochberg, Y. (1988) A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* **75**(4): 800–802.
- Hollman, P. C. H., J. M. P. V. Trijp, M. J. B. Mengelers, J. H. M. D. Vries & M. B. Katan (1997) Bioavailability of the dietary antioxidant flavonol quercetin in man. *Cancer Letters* **114**: 139–140.
- Honěk, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* **66**: 483–492.
- Hopkins, T. L. & S. A. Ahmad (1991) Flavonoid wing pigments in grasshoppers. *Experientia* **47**: 1089–1091.
- Horridge, G. A. (1978) The separation of visual axes in apposition compound eyes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **285**: 1–59.

- Horrill, J. C. & A. J. Richards (1986) Differential grazing by the mollusc *Arion hortensis* Fér. on cyanogenic and acyanogenic seedlings of the white clover, *Trifolium repens* L. *Heredity* **56**: 277–281.
- Hostettmann, K. & A. Marston (1986) Isolation, purification and characterization of flavonoids. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine: Biochemical, pharmacological and structure-activity relationships*, S. 43–51. Alan R. Liss, New York.
- Howard, J. & A. W. Snyder (1983) Transduction as a limitation on compound eye function and design. *Proceedings of the Royal Society of London B* **217**: 287–307.
- Hörak, P., I. Ots, H. Vellau, C. Spottiswoode & A. P. Møller (2001) Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia* **126**: 166–173.
- Hurlbert, S. H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**(2): 187–211.
- Huxley, J. (1975) The basis of structural colour variation in two species of *Papilio*. *Journal of Entomology A* **50**: 9–22.
- Huxley, J. (1976) The coloration of *Papilio zalmoxis* and *P. antimachus* and the discovery of Tyndall blue in butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B* **193**: 441–453.
- Isman, M. B. & S. S. Duffey (1982) Toxicity of tomato phenolic compounds to the fruitworm, *Heliothis zea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **31**: 370–376.
- Isman, M. B. & S. S. Duffey (1983) Pharmacokinetics of chlorogenic acid and rutin in larvae of *Heliothis zea*. *Journal of Insect Physiology* **29**(4): 295–300.
- Itoh, J. & Y. Obara (1994) Visual stimuli eliciting mate refusal posture in the mated female of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae crucivora* (Lepidoptera: Pieridae). *Applied Entomology and Zoology* **29**: 377–388.
- Jacobs, G. H. (1992) Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* **32**: 544–554.
- Janssen, J. M., A. Monteiro & P. M. Brakefield (2001) Correlation between scale structure and pigmentation in butterfly wings. *Evolution and Development* **3**(6): 415–423.
- Järemo Jonson, A. C., M. F. Land, D. Osorio & D. E. Nilsson (1998) Relationships between pupil working range and habitat luminance in flies and butterflies. *Journal of Comparative Physiology A* **182**: 1–9.
- Jiggins, C. D. & W. O. McMillan (1997) The genetic basis of an adaptive radiation: warning colour in two *Heliconius* species. *Proceedings of the Royal Society of London B* **264**: 1167–1175.
- Jiggins, C. D., R. E. Naisbit, R. L. Coe & J. Mallet (2001) Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature* **411**: 302–305.

- Jones, D. A. (1962) Selective eating of the acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals. *Nature* **193**: 1109–1110.
- Jones, D. A. (1966) On the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus*. I. Selection by animals. *Canadian Journal of Genetic Cytology* **8**: 556–567.
- Jones, D. A. (1968) Notes and comments on the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus* L. II. Interaction with *Trifolium repens* L. *Heredity* **23**: 453–455.
- Jones, D. A. (1970) On the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus* L. III. Some aspects of selection. *Heredity* **25**: 633–641.
- Jones, D. A. (1971) Chemical defense mechanisms and genetic polymorphism. *Science* **173**: 945.
- Jones, D. A. (1988) Cyanogenesis in animal-plant interactions. In: D. Evered & S. Harnett (Hrsg.) *Cyanide compounds in biology*, S. 151–165. J. Wiley, Chichester.
- Jones, D. A. (1998) Why are so many food plants cyanogenic? *Phytochemistry* **47**(2): 155–162.
- Jones, W. T., L. B. Anderson & M. D. Ross (1973) Bloat in cattle. XXXIX. Detection of protein precipitants (flavolans) in legumes. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **16**: 441–446.
- Kaiser, H. F. (1960) The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement* **20**(1): 141–151.
- Karlsson, B. (1995) Resource allocation and mating systems in butterflies. *Evolution* **49**(5): 955–961.
- Karlsson, B. (1996) Male reproductive reserves in relation to mating system in butterflies: a comparative study. *Proceedings of the Royal Society of London B* **263**: 187–192.
- Karlsson, B. & P.-O. Wickman (1989) The cost of prolonged life: an experiment on a nymphalid butterfly. *Functional Ecology* **3**: 399–405.
- Karlsson, B. & P.-O. Wickman (1990) Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.). *Functional Ecology* **4**: 609–617.
- Kato, Y. (1989) Differences in reproductive behavior among seasonal wing morphs of the butterfly *Eurema hecabe*. *Journal of Insect Behavior* **2**(3): 419–429.
- Kelber, A. (1999) Why ‘false’ colours are seen by butterflies. *Nature* **402**: 251.
- Kelber, A. & M. Pfaff (1999) True colour vision in the orchard butterfly, *Papilio aegerus*. *Naturwissenschaften* **86**: 221–224.
- Kemp, D. J. (2002) Sexual selection constrained by life history in a butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 1341–1345.

- Kemp, D. J. & C. Wiklund (2001) Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**: 429–442.
- Kevan, P. G., L. Chittka & A. G. Dyer (2001) Limits to the salience of ultraviolet: Lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology* **204**: 2571–2580.
- Kim, J.-S. & C. W. Mueller (1978a) *Factor analysis. Statistical methods and practical issues*, Bd. 07-014 von *Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences*. Sage Publications, Beverly Hills & London.
- Kim, J.-S. & C. W. Mueller (1978b) *Introduction to factor analysis. What it is and how to do it*, Bd. 07-013 von *Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences*. Sage Publications, Beverly Hills & London.
- Kingsolver, J. G. (1985a) Thermal ecology of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae): a new mechanism of behavioural thermoregulation. *Oecologia* **66**: 540–545.
- Kingsolver, J. G. (1985b) Thermoregulatory significance of wing melanization in *Pieris* butterflies: physics, posture, and pattern. *Oecologia* **66**: 546–553.
- Kingsolver, J. G. (1987) Predation, thermoregulation, and wing color in pierid butterflies. *Oecologia* **73**: 301–306.
- Kingsolver, J. G. & R. B. Huey (1998) Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *American Zoologist* **38**: 545–560.
- Kinoshita, M. & K. Arikawa (2000) Colour constancy of the swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology* **203**(23): 3521–3530.
- Kinoshita, M., M. Sato & K. Arikawa (1997) Spectral receptors of nymphalid butterflies. *Naturwissenschaften* **84**: 199–201.
- Kinoshita, S., S. Yoshioka & K. Kawagoe (2002) Mechanisms of structural colour in the *Morpho* butterfly: cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 1417–1421.
- Kitamoto, J., K. Sakamoto, K. Ozaki, Y. Mishina & K. Arikawa (1998) Two visual pigments in a single photoreceptor cell: Identification and histological localization of three mRNAs encoding visual pigment opsins in the retina of the butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology* **201**: 1255–1261.
- Knüttel, H. & K. Fiedler (1999) Flavonoids from larval food plants determine UV wing patterns in *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zoology* **102**(Suppl. 2 (DZG 92.1)): 83.
- Knüttel, H. & K. Fiedler (2000) On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterists' Society* **54**(4): 137–144. (erschienen 2001).

- Knüttel, H. & K. Fiedler (2001) Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. *Journal of Experimental Biology* **204**(14): 2447–2459.
- Koch, M. (1988) *Wir bestimmen Schmetterlinge*. Neumann-Neudamm, Melsungen, 2. Aufl.
- Koch, P. B. (1994) Wings of the butterfly *Precis coenia* synthesize dopamine melanin by selective enzyme activity of dopa decarboxylase. *Naturwissenschaften* **81**: 36–38.
- Koch, P. B. (1995) Colour pattern specific melanin synthesis is controlled by ecdysteroids via dopa decarboxylase in wings of *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology* **92**: 161–167.
- Koch, P. B. (1996) Molecular mechanisms of pattern formation and pigment synthesis in butterfly wings. *Pigment Cell Research Suppl.* **5**: 78–79.
- Koch, P. B. & N. Kaufmann (1995) Pattern specific melanin synthesis and dopa decarboxylase activity in a butterfly wing of *Precis coenia* Hübner. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **25**(1): 73–82.
- Koch, P. B., D. N. Keys, T. Rocheleau, K. Aronstein, M. Blackburn, S. B. Carroll & R. H. French Constant (1998) Regulation of dopa decarboxylase expression during colour pattern formation in wild-type and melanic tiger swallowtail butterflies. *Development* **125**: 2303–2313.
- Koch, P. B., G. Starnecker & D. Bueckmann (1990) Interspecific effects of the pupal melanization reducing factor on pupal coloration in different lepidopteran families. *Journal of Insect Physiology* **36**: 159–164.
- Köllisch, G. V. (1997) *Adipokinetische Hormone beim Distelfalter, Vanessa cardui L. (Lepidoptera, Nymphalidae)*. Diplomarbeit, Universität Bayreuth.
- Komers, P. E. (1997) Behavioural plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology* **75**: 161–169.
- Kornmaier, B. (1999) *Einlagerung von Flavonoiden in die Flügelanlagen während der Puppenphase bei Polyommatus icarus (Lepidoptera: Lycaenidae)*. Diplomarbeit, Universität Bayreuth.
- Kraak, S. B. M. & T. C. M. Bakker (1998) Mutual mate choice in sticklebacks: attractive males choose big females, which lay big eggs. *Animal Behaviour* **56**: 859–856.
- Kramer, M. & J. Schmidhammer (1992) The chi-squared statistic in ethology: use and misuse. *Animal Behaviour* **44**: 833–841.
- Krebs, R. A. & D. A. West (1988) Female mate preference and the evolution of female-limited Batesian mimicry. *Evolution* **42**(5): 1101–1104.
- Kroodsma, D. E., B. E. Byers, E. Goodale, S. Johnson & W.-C. Liu (2001) Pseudo-replication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour* **61**: 1029–1033.

- Land, M. F. (1972) The physics and biology of animal reflectors. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* **24**: 77–106.
- Land, M. F. (1981) Optics and vision in invertebrates. In: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology*, Bd. VII/6B, Kap. 4, S. 471–592. Springer-Verlag, Berlin.
- Land, M. F. (1984) The resolving power of diurnal superposition eyes measured with an ophthalmoscope. *Journal of Comparative Physiology A* **154**: 515–533.
- Land, M. F. (1989) Variations in the structure and design of compound eyes. In: D. G. Stavenga & R. C. Hardie (Hrsg.) *Facets of vision*, Kap. 5, S. 90–111. Springer-Verlag, Berlin.
- Land, M. F. (1997) Visual acuity in insects. *Annual Review of Entomology* **42**: 147–177.
- Land, M. F. & H. Eckert (1985) Maps of the acute zones of fly eyes. *Journal of Comparative Physiology A* **156**: 525–538.
- Land, M. F. & D. Osorio (1990) Waveguide modes and pupil action in the eyes of butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B* **241**: 93–100.
- Lane, C. & M. Rothschild (1962) Notes on the common blue (*Polyommatus icarus* (Rott.)) egg-laying and feeding on the cyanogenic strains of the bird's trefoil (*Lotus corniculatus* L.). *Entomologist's Gazette* **13**: 112–116.
- Lehrer, M. & S. Bischof (1995) Detection of model flowers by honeybees: the role of chromatic and achromatic contrast. *Naturwissenschaften* **82**: 145–147.
- Leimar, O. (1996) Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly. *Oikos* **76**: 228–234.
- Lincoln, D. E., T. S. Newton, P. R. Ehrlich & K. S. Williams (1982) Coevolution of the Checkerspot butterfly *Euphydryas chalcedona* and its larval food plant *Diplacus aurantiacus*: Larval response to protein and leaf resin. *Oecologia* **52**: 216–223.
- Lindroth, R. L., R. W. Hofmann, B. D. Campbell, W. C. McNabb & D. Y. Hunt (2000) Population differences in *Trifolium repens* L. response to ultraviolet-B radiation: foliar chemistry and consequences for two lepidopteran herbivores. *Oecologia* **122**(1): 20–28.
- Loiselle, P. V. (1982) Male spawning-partner preference in an arena-breeding teleost *Cyprinodon macularius californiensis* Girard (Atherinomorpha: Cyprinodontidae). *American Naturalist* **120**(6): 721–732.
- Lombardi, C. M. & S. H. Hurlbert (1996) Sunfish cognition and pseudoreplication. *Animal Behaviour* **52**: 419–422.
- Losey, G. S., T. W. Cronin, T. H. Goldsmith, D. Hyde, N. J. Marshall & W. N. McFarland (1999) The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology* **54**: 921–943.
- Lozano, G. A. (1994) Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* **70**(2): 309–311.
- Lozano, G. A. (2001) Carotenoids, immunity, and sexual selection: Comparing apples and oranges? *American Naturalist* **158**(2): 200–203.

- Lunau, K. (1990) Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A* **166**: 827–834.
- Lunau, K. (1993a) Angeborene und erlernte Blütenerkennung bei Insekten. *Biologie in unserer Zeit* **23**(1): 48–54.
- Lunau, K. (1993b) Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia* **49**: 1002–1010.
- Lunau, K. (1995) Notes on the colour of pollen. *Plant Systematics and Evolution* **198**: 235–252.
- Lunau, K. (1996) Signalling functions of floral colour patterns for insect flower visitors. *Zoologischer Anzeiger* **235**: 11–30.
- Lunau, K. (2000) The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* **222**: 89–111.
- Lunau, K. & H. Knüttel (1995) Vision through colored eyes. *Naturwissenschaften* **82**(9): 432–434 + cover.
- Lunau, K. & E. J. Maier (1995) Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A* **177**: 1–19.
- Lundgren, L. (1977) The role of intra- and interspecific male: male interactions in *Polyommatus icarus* Rott. and some other species of blues (Lycaenidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **16**(4): 249–264.
- Lundgren, L. & G. Bergström (1975) Wing scents and scent-released phases in the courtship behavior of *Lycaeides argyrognomon* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Chemical Ecology* **1**(4): 399–412.
- Lutz, F. E. (1933) “Invisible” colors of flowers and butterflies. *Natural History* **33**: 565–576.
- Lythgoe, J. N. (1979) *The ecology of vision*. Oxford University Press, Oxford.
- Lyytinen, A., R. V. Alatalo, L. Lindström & J. Mappes (1999) Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* **13**(7–8): 709–719.
- Mabry, T. J., K. R. Markham & M. B. Thomas (1970) *The systematic identification of flavonoids*. Springer, Berlin.
- Magnus, D. B. E. (1950) Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **7**: 435–449.
- Magnus, D. B. E. (1958) Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels *Argynnis paphia*. I. Über optische Auslöser von Anfliegereaktionen und ihre Bedeutung für das Sichfinden der Geschlechter. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **15**(14): 397–426.

- Magnus, D. B. E. (1963) Sex-limited mimicry II — Visual selection in the mate choice of butterflies. *International Congress of Zoology* **4**: 179–183.
- Maier, E. J. (1992) Spectral sensitivities including the ultraviolet of the passeriform bird *Leiothrix lutea*. *Journal of Comparative Physiology A* **170**: 709–714.
- Majerus, M. E. N., C. F. A. Brunton & J. Stalker (2000) A bird's eye view of the peppered moth. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 155–159.
- Makino, K., M. Satch, M. Koike & N. Ueno (1952) Sex in *Pieris rapae* L. and the pteridin content of their wings. *Nature* **170**: 933–934.
- Mallet, J. & N. Barton (1989) Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution* **43**: 421–431.
- Mallet, J. & L. E. Gilbert, Jr. (1995) Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **55**: 159–180.
- Mark, H.-G. (1993) Erste Mitteilung über Tagfalter- und Zygaenenzuchten mit semisynthetischem Kunstfutter. *Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo, Neue Folge* **14**(3): 275–280.
- Mark, H.-G. (1995) Tagfalter- und Zygaenenzuchten mit semisynthetischem Kunstfutter, zweite Mitteilung: Lepidoptera, Lycaenidae. *Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo, Neue Folge* **16**(2/3): 263–274.
- Markham, K. R. (1989) Flavones, flavonols and their glycosides. In: P. M. Dey & J. B. Harborne (Hrsg.) *Methods in plant biochemistry*. Vol. 1: *Plant phenolics*, Kap. 6, S. 197–235. Academic Press, London.
- Martín Cano, J. (1984) Biología comparada de *Lampides boeticus* (L.), *Syntarucus piri-thous* (L.) y *Polyommatus icarus* (Rot.) (Lep., Lycaenidae). *Graellsia* **40**: 163–193.
- Mason, C. W. (1927) Structural colors in insects. II. *Journal of Physical Chemistry* **31**: 321–354.
- Matic, T. (1983) Electrical inhibition in the retina of the butterfly *Papilio* I. Four spectral types of photoreceptors. *Journal of Comparative Physiology A* **152**: 169–182.
- Mattson, W. J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 119–161.
- Maxwell, C. A., U. A. Hartwig, C. M. Josep & D. A. Phillips (1989) A chalcone and two related flavonoids released from alfalfa roots induce *nod* genes of *Rhizobium meliloti*. *Plant Physiology* **91**: 842–847.
- May, M. L. (1979) Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* **24**: 313–349.
- Mayer, A. G. (1897) On the color and color-patterns of moths and butterflies. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **30**(4): 169–254.

- Mazokhin-Porshnyakov, G. A. (1957) Reflecting properties of butterfly wings and role of ultra-violet rays in the vision of insects. *Biophysics* **2**: 352–362.
- McClure, J. W. (1986) Physiology of flavonoids in plants. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, S. 77–85. Alan R. Liss.
- McDonald, A. K. & H. F. Nijhout (2000) The effect of environmental conditions on mating activity of the Buckeye butterfly, *Precis coenia*. *Journal of Research on the Lepidoptera* **35**: 22–28.
- McFarlane, J. E. & M. H. W. Distler (1982) The effect of rutin on growth, fecundity and food utilization in *Acheta domesticus* (L.). *Journal of Insect Physiology* **28**(2): 85–88.
- Menzel, R. (1979) Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology*, Bd. VII/6A, Kap. 9, S. 503–580. Springer-Verlag, Berlin.
- Menzel, R. & W. Backhaus (1991) Colour vision in insects. In: P. Gouras (Hrsg.) *Vision and visual dysfunction: perception of colour*, Bd. 6, S. 262–293. Macmillan, Houndsmills, UK.
- Meyer-Rochow, V. B. (1981) Electrophysiology and histology of the eye of the bumblebee *Bombus hortorum* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Royal Society of New Zealand* **11**(2): 123–153.
- 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. *Journal of the Royal Society of New Zealand* **21**(2): 169–177.
- Meyer-Rochow, V. B. & E. Eguchi (1983) Flügelfarben, wie sie die Falter sehen — A study of UV and other colour patterns in Lepidoptera. *Annotationes Zoologicae Japonenses* **56**: 85–99.
- Meyer-Rochow, V. B. & M. Järvillehto (1997) Ultraviolet colours in *Pieris napi* from Northern and Southern Finland: Arctic females are the brightest! *Naturwissenschaften* **84**: 165–168.
- Meyer-Rochow, V. B. & I. A. N. Stringer (1993) A system of regular ridges instead of nipples on a compound eye that has to operate near the diffraction limit. *Vision Research* **33**: 2645–2647.
- Middleton, E., Jr. & C. Kandaswami (1994) The impact of plant flavonoids on mammalian biology: implications for immunity, inflammation and cancer. In: J. B. Harborne (Hrsg.) *The flavonoids: Advances in research since 1986*, Kap. 15, S. 619–652. Chapman & Hall, London.
- Mikkola, K. (1972) Behavioural and electrophysiological responses of night-flying insects, especially Lepidoptera, to near-ultraviolet and visible light. *Annales Zoologici Fennici* **9**: 225–254.

- Milinski, M. (1994) Sexual selection and the evolution of female choice. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **87.2**: 83–96.
- Miller, W. H. (1979) Ocular Optical Filtering. In: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology*, Bd. VII/6A, Kap. 3, S. 69–143. Springer-Verlag, Berlin.
- Miller, W. H. & G. D. Bernard (1968) Butterfly glow. *Journal of Ultrastructure Research* **24**: 286–294.
- Miller, W. H., C. G. Bernhard & A. R. Møller (1964) Insect corneal nipple array — A natural impedance transformer. *Journal of the Optical Society of America* **54**: 581–582.
- Miller, W. H., A. R. Møller & C. G. Bernhard (1966) The corneal nipple array. In: C. G. Bernhard (Hrsg.) *The functional organization of the compound eye*, S. 21–33. Pergamon Press, Oxford.
- Minkenberg, O. P. J. M., M. Tatar & J. A. Rosenheim (1992) Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos* **65**: 134–142.
- Morris, R. B. (1975) Iridescence from diffraction structures in the wing scales of *Callophrys rubi*, the green hairstreak. *Journal of Entomology A* **49**(2): 149–154.
- Morris, S. J. & R. H. Thomson (1963) The flavonoid pigments of the marbled white butterfly (*Melanargia galathea* Seltz [sic!]). *Journal of Insect Physiology* **9**: 391–399.
- Morris, S. J. & R. H. Thomson (1964) The flavonoid pigments of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. *Journal of Insect Physiology* **10**: 377–383.
- Morton, A. C. (1979) Rearing butterflies on artificial diets. *Journal of Research on the Lepidoptera* **18**(4): 221–227.
- Moss, M. O. & G. Gibbs (1997) The wing scales of the common blue butterfly. *Quekett Journal of Microscopy* **38**: 49–55.
- Müller, F. (1878) *Ituna* und *Thyridia*. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen. *Kosmos Jahrg.* **2**: 100–108.
- Nakagawa, T. & E. Eguchi (1994) Differences in flicker fusion frequencies of the five spectral photoreceptor types in the swallowtail butterfly's compound eye. *Zoological Science* **11**: 759–762.
- Nekrutenko, Y. P. (1964) The hidden wing-pattern of some Palaearctic species of *Gonepteryx* and its taxonomic value. *Journal of Research on the Lepidoptera* **3**: 65–68.
- Nekrutenko, Y. P. (1965) Three cases of gynandromorphism in *Gonepteryx* : an observation with ultraviolet rays. *Journal of Research on the Lepidoptera* **4**(2): 103–108.
- Neu, R. (1956) Aromatische Borsäuren als bathochrome Reagenzien für Flavone. Analytische Untersuchungen auf dem Flavongebiet. VIII. Mitteilung. *Zeitschrift für Analytische Chemie* **151**: 328–332.
- Neville, A. C. (1980) Optical methods in cuticle research. In: T. A. Miller (Hrsg.) *Cuticle techniques in arthropods*, Kap. 2, S. 45–89. Springer-Verlag, Berlin.

- Nice, C. C. & A. M. Shapiro (1999) Molecular and morphological divergence in the butterfly genus *Lycaeides* (Lepidoptera : Lycaenidae) in North America: evidence of recent speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **12**(5): 936–950.
- Nicolaus, R. A. (1968) *Melanins*. Hermann, Paris.
- Nielsen, O. F. (1994) Almindelig Blåfugl (*Polyommatus icarus*) – æglægning på Hare-Kløver (*Trifolium arvense*). (Lepidoptera, Lycaenidae). *Flora og Fauna* **100**(2): 77–79.
- Nijhout, F. (1994) Developmental perspectives on evolution of butterfly mimicry. *BioScience* **44**: 148–157.
- Nijhout, H. F. (1991) *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Nijhout, H. F. & P. B. Koch (1991) The distribution of radiolabeled pigment precursors in the wing patterns of nymphalid butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera* **30**: 1–13.
- Nilsson, D. E. & J. Howard (1989) Intensity and polarization of the eyeshine in butterflies. *Journal of Comparative Physiology A* **166**: 51–56.
- Nilsson, D. E., M. F. Land & J. Howard (1984) Afocal apposition optics in butterfly eyes. *Nature* **312**: 561–563.
- Nilsson, D. E., M. F. Land & J. Howard (1988) Optics of the butterfly eye. *Journal of Comparative Physiology A* **162**: 341–366.
- Nilsson, D. E. & E. J. Warrant (1999) Visual discrimination: Seeing the third quality of light. *Current Biology* **9**(14): R535–R537.
- Oberdorfer, E. (2001) *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 8. Aufl.
- Oja, V. & E. M. Suuberg (1999) Vapor pressures and enthalpies of sublimation of D-glucose, D-xylose, cellobiose, and levoglucosan. *Journal of Chemical and Engineering Data* **44**(1): 26–29.
- Olson, V. A. & I. P. F. Owens (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution* **13**(12): 510–514.
- Osche, G. (1983) Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **96**: 1–27.
- Osorio, D., N. J. Marshall & T. W. Cronin (1997) Stomatopod photoreceptor tuning as an adaptation to colour constancy underwater. *Vision Research* **37**: 3299–3309.
- Otterbeck, M. (1996) *Einfluß von Flavonoiden auf die Entwicklung und das Verhalten von Polyommatus icarus (Gemeiner Bläuling)*. Diplomarbeit, Julius-Maximilians-Universität Würzburg.

- Parsons, J. & M. Rothschild (1964) Rhodanese in the larva and pupa of the common blue butterfly (*Polyommatus icarus* (Rott.)) (Lepidoptera). *Entomologist's Gazette* **15**: 58–59.
- Pearn, S. M., A. T. D. Bennett & I. C. Cuthill (2001) Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 2273–2279.
- Pellmyr, O. (1982) Plebeian courtship revisited: Studies on the female-produced male behavior-eliciting signals in *Lycaeides idas* courtship (Lycaenidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **21**(3): 147–157.
- Petrowitz, R., H. Dahmen, M. Egelhaaf & H. G. Krapp (2000) Arrangement of optical axes and spatial resolution in the compound eye of the female blowfly *Calliphora*. *Journal of Comparative Physiology A* **186**: 737–746.
- Pitafi, K. D., R. Simpson, J. J. Stephen & T. H. Day (1990) Adult size and mate choice in seaweed flies (*Coelopa frigida*). *Heredity* **65**: 91–97.
- Pivnick, K. A. & J. N. McNeil (1987) Puddling in butterflies: sodium affects reproductive success in *Thymelicus lineola*. *Physiological Entomology* **12**: 461–472.
- Porter, K. (1992) Eggs and egg-laying. In: R. L. H. Dennis (Hrsg.) *The ecology of butterflies in Britain*, Kap. 3, S. 46–72. Oxford University Press, Oxford.
- Prins, W. D., D. van der Poorten, J.-P. Borie, H. van Oorschot, A. Riemis & F. Coenen (1991) Rhopalocera of Turkey. 7. On a new species of *Polyommatus* Latreille, 1804 sub-genus *Agrodiaetus* Hübner, [1822] from north-eastern Turkey (Lepidoptera: Lycaenidae). *Phegea* **19**(4): 141–148.
- Renwick, J. A. A., W. Zhang, M. Haribal, A. B. Attygalle & K. D. Lopez (2001) Dual chemical barriers protect a plant against different larval stages of an insect. *Journal of Chemical Ecology* **27**(8): 1575–1583.
- Rettenmeyer, C. W. (1970) Insect mimicry. *Annual Review of Entomology* **15**: 43–74.
- Ribi, W. A. (1980) The phenomenon of eye glow. *Endeavour, New Series (Oxford)* **5**(1): 2–8.
- Robertson, T. S. (1995) Geographical variation in the blue (interference) coloration of *Polyommatus icarus* (Rottemburg) (Lepidoptera: Lycaenidae) in the British Isles. *Entomologist's Gazette* **46**: 183–187.
- Robertson, T. S. & L. D. Young (1984) Spot-pattern variation in the common blue butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologist's Gazette* **35**: 1–3.
- Robertson, T. S. & L. D. Young (1987) Spot-pattern variation in *Polyommatus icarus* (Rottemburg) (Lepidoptera: Lycaenidae): Further breeding experiments. *Entomologist's Gazette* **38**: 1–10.

- Rutowski, R. L. (1977) The use of visual cues in sexual and species discrimination by males of the Small Sulphur Butterfly *Eurema lisa* (Lepidoptera, Pieridae). *Journal of Comparative Physiology A* **115**: 61–74.
- Rutowski, R. L. (1981) Sexual discrimination using visual cues in the checkered white butterfly (*Pieris protodice*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **55**: 325–334.
- Rutowski, R. L. (1982) Epigamic selection by males as evidenced by courtship partner preferences in the checkerd white butterfly (*Pieris protodice*). *Animal Behaviour* **30**: 108–112.
- Rutowski, R. L. (1984) Sexual selection and the evolution of butterfly mating behavior. *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**(2): 125–142.
- Rutowski, R. L. (1985) Evidence for mate choice in a sulphur butterfly (*Colias eurytheme*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **70**: 103–114.
- Rutowski, R. L. (1991) The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**(5): 1121–1139.
- Rutowski, R. L. & G. W. Gilchrist (1986) Copulation in *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae): patterns and frequency. *Journal of Zoology A (London)* **209**: 115–124.
- Rutowski, R. L., G. W. Gilchrist & B. Terkanian (1987) Female butterflies mated with recently mated males show reduced reproductive output. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**: 319–322.
- Ruxton, G. D. & S. Humphries (2001) Rearguard action: why do some butterflies have false heads? *Trends in Ecology and Evolution* **16**(8): 426–427.
- Sachs, L. (1997) *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin, 8. Aufl.
- Sansonetti, C. J., M. L. Salit & J. Reader (1996) Wavelengths of spectral lines in mercury pencil lamps. *Applied Optics* **35**(1): 74–77.
- Sargent, R. C., M. R. Gross & E. P. V. den Berghe (1986) Male mate choice in fishes. *Animal Behaviour* **34**: 545–550.
- Schaider, P. (1988) Unterschiede von *Lycaena hippothoe* und *candens* im UV-Licht (Lep., Lycaenidae). *Atalanta (Würzburg)* **18**: 415–425.
- Schanda, J. D. (1997) Colorimetry. In: C. DeCusatis (Hrsg.) *Handbook of Applied Photometry*, Kap. 10, S. 327–412. AIP Press, American Institute of Physics, Woodbury, New York.
- Schittko, U. (1997) *Flavonoide in der Interaktion von Wirtspflanzen und Bläulingen*. Diplomarbeit, Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Schittko, U., F. Burghardt, K. Fiedler, V. Wray & P. Proksch (1999) Sequestration and distribution of flavonoids in the common blue butterfly *Polyommatus icarus* reared on *Trifolium repens*. *Phytochemistry* **51**: 609–614.

- Schmidt, K. & H. F. Paulus (1970) Die Feinstruktur der Flügelschuppen einiger Lycaeniden (Insecta, Lepidoptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* **66**: 224–241.
- Schönfelder, P. & A. Bresinsky (Hrsg.) (1990) *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns*. Ulmer, Stuttgart.
- Schwanwitsch, B. N. (1949) Evolution of the wing-pattern in the lycaenid Lepidoptera. *Proceedings of the Zoological Society of London B* **119**: 189–263.
- Schweizerischer Bund für Naturschutz (Hrsg.) (1987) *Tagfalter und ihre Lebensräume: Arten – Gefährdung – Schutz*. K. Holliger, Fotorotar, Egg.
- Schwind, R. (1978) Visual system of *Notonecta glauca*: A neuron sensitive to movement in the binocular visual field. *Journal of Comparative Physiology A* **123**: 315–328.
- Schwind, R. (1980) Geometrical optics of the *Notonecta* eye: Adaptions to optical environment and way of life. *Journal of Comparative Physiology A* **140**: 59–68.
- Schwind, R. (1989) Size and distance perception in compound eyes. In: D. G. Stavenga & R. C. Hardie (Hrsg.) *Facets of vision*, S. 425–444. Springer-Verlag, Berlin.
- Scoble, M. J. (1992) *The Lepidoptera — Form, function and diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- Scogin, R. (1983) Visible floral pigments and pollinators. In: C. E. Jones & R. J. Little (Hrsg.) *Handbook of experimental pollination biology*, Kap. 7, S. 160–172. Scientific and Academic Editions, New York.
- Scott, J. A. (1973) Lifespan of butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera* **12**(4): 225–230.
- Scott, J. A. & D. M. Wright (1990) Butterfly phylogeny and fossils. In: O. Kudrna (Hrsg.) *Butterflies of Europe*, Bd. 2, Kap. 5, S. 152–208. Aula-Verlag.
- Scott-Moncrieff, R. (1932) A biochemical survey of some Mendelian factors for flower color. *Journal of Genetics* **32**: 117–170.
- Senar, J. C., J. Figuerola & J. Pascual (2002) Brighter yellow tits make better parents. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 257–261.
- Seybold, S. (1992) *Medicago* L. 1753. In: O. Sebald, S. Seybold & G. Philippi (Hrsg.) *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 3: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Rosidae) Droseraceae bis Fabaceae*, Kap. 17, S. 400–403. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Sharma, V. K., M. Singaravel & R. Subbaraj (1999) Ultraviolet light-induced phase response curve for the locomotor activity rhythm of the field mouse *Mus booduga*. *Naturwissenschaften* **86**: 96–97.
- Shaver, T. N. & M. J. Lukefahr (1969) Effect of flavonoid pigments and gossypol on growth and development of the bollworm, tobacco budworm, and the pink bollworm. *Journal of Economic Entomology* **62**(3): 643–646.

- Shellman-Reeve, J. S. (1999) Courting strategies and conflicts in a monogamous, biparental termite. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 137–144.
- Sheppard, P. M., J. R. G. Turner, K. S. Brown, W. W. Benson & W. C. Singer (1985) Genetics and the evolution of muellerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **308**: 433–613.
- Shimohigashi, M. & Y. Tominaga (1991) Identification of UV, green and red receptors, and their projection to lamina in the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Cell and Tissue Research* **263**: 49–59.
- Shreeve, T. G. (1992) Adult behaviour. In: R. L. H. Dennis (Hrsg.) *The ecology of butterflies in Britain*, Kap. 2, S. 22–45. Oxford University Press, Oxford.
- Shuster, S. M. (1981) Sexual selection in the Socorro isopod, *Thermosphaeroma thermophilum* (Cole) (Crustacea: Peracarida). *Animal Behaviour* **29**: 698–707.
- Sibatani, A. (1984) A remarkable polymorphism of the larvae of *Zizina labradus* (Godart), Common Grass Blue Butterfly (Lepidoptera: Lycaenidae) from the Sydney area. *Australian Entomological Magazine* **11**(2): 21–26.
- Silberglied, R. E. (1979) Communication in the ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 373–398.
- Silberglied, R. E. (1984) Visual communication and sexual selection among butterflies. In: R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Hrsg.) *The biology of butterflies*, Kap. 20, S. 207–223. Academic Press, London.
- Silberglied, R. E. & O. R. Taylor (1973) Ultra-violet differences between the sulphur butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*, and a possible isolating mechanism. *Nature* **241**: 406–408.
- Silberglied, R. E. & O. R. Taylor, Jr. (1978) Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulfur butterflies *Colias eurytheme* and *C. philodice* (Lepidoptera, Pieridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**: 203–243.
- Simmons, M. S. J. (1998) Chemoecology: The legacy left by Tony Swain. *Phytochemistry* **49**(5): 1183–1190.
- Simmons, M. S. J. (2001) Importance of flavonoids in insect-plant interactions: feeding and oviposition. *Phytochemistry* **56**: 245–252.
- Smedley, S. R. & T. Eisner (1995) Sodium uptake by puddling in a moth. *Science* **270**: 1816–1818.
- Smedley, S. R. & T. Eisner (1996) Sodium: a male moth's gift to its offspring. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* **93**: 809–813.
- Smith, D. A. & S. W. Banks (1986) Formation and biological properties of isoflavonoid phytoalexins. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, S. 113–124. Alan R. Liss.

- Snyder, A. W. (1975) Photoreceptor optics — Theoretical principles. *In*: A. W. Snyder & R. Menzel (Hrsg.) *Photoreceptor optics*, S. 38–55. Springer-Verlag, Berlin.
- Snyder, A. W. (1979) Physics of vision in compound eyes. *In*: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/6A*, S. 225–313. Springer-Verlag, Berlin.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1981) *Biometry*. Freeman, New York, 2. Aufl.
- Spikes, J. D. (1983) Comments on light, light sources, and light measurements. *In*: R. A. Daynes & J. D. Spikes (Hrsg.) *Experimental and Clinical Photoimmunology*, Bd. 1, S. 5–24. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Srinivasan, M. V. & M. Lehrer (1988) Spatial acuity of honeybee vision and its spectral properties. *Journal of Comparative Physiology A* **162**: 159–172.
- Stafford, H. A. (1991) Flavonoid evolution: an enzymic approach. *Plant Physiology* **96**: 680–685.
- Stamp, N. E. (1990) Growth versus molting time of caterpillars as a function of temperature, nutrient concentration and the phenolic rutin. *Oecologia* **82**: 107–113.
- Stark, W. S. (1977) Sensitivity and adaptation in R7, an ultraviolet photoreceptor, in the *Drosophila* retina. *Journal of Comparative Physiology A* **115**: 47–59.
- Starnecker, G., P. B. Koch, S. Matsumoto, T. Mitsui & D. Bueckmann (1994) Localization of the pupal melanization reducing factor of *Inachis io* (L.) and comparison with melanization and reddish coloration hormone. *Zeitschrift für Naturforschung C* **49**(7–8): 476–482.
- Stavenga, D. G. (1979) Pseudopupils of compound eyes. *In*: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology*, Bd. VII/6A, Kap. 7, S. 357–439. Springer-Verlag, Berlin.
- Stavenga, D. G. (1984) Blue and UV light in eyes: Primary reactions and light-induced metabolic changes. *In*: H. Senger (Hrsg.) *Blue light effects in biological systems*, S. 60–71. Proceedings in Life Sciences, Springer, Biophysics Dep., Rijksuniversiteit Groningen, Neth.
- Stavenga, D. G. (1992) Eye regionalisation and spectral tuning of retinal pigments in insects. *Trends in Neurosciences* **15**(6): 213–218.
- Stavenga, D. G. & K. Arikawa (1996) Spatial disorder of the spectral photoreceptor types in the retinal lattice of papilionid butterflies. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* **65**(Suppl. 1): 183.
- Stavenga, D. G., M. Kinoshita, E.-C. Yang & K. Arikawa (2001) Retinal regionalization and heterogeneity of butterfly eyes. *Naturwissenschaften* **88**: 477–481.
- Stavenga, D. G., R. P. Smits & B. J. Hoenders (1993) Simple exponential functions describing the absorbance bands of visual pigment spectra. *Vision Research* **33**(8): 1011–1017.

- Steiner, A., R. Paul & R. Gemperlein (1987) Retinal receptor types in *Aglais urticae* and *Pieris brassicae* (Lepidoptera), revealed by analysis of the electroretinogram obtained with Fourier interferometric stimulation (FIS). *Journal of Comparative Physiology A* **160**: 247–258.
- Storz, U. C. & R. J. Paul (1998) Phototaxis in water fleas (*Daphnia magna*) is differently influenced by visible and UV light. *Journal of Comparative Physiology A* **183**: 709–717.
- Stresemann, E. (Hrsg.) (1988) *Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und der BRD*, Bd. 2/2. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin, 6. Aufl.
- Süffert, F. (1924) Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen, insbesondere die Schillerschuppen der Schmetterlinge. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **1**: 171–308 & 5 Tafeln.
- Suzuki, N. & K. Matsumoto (1992) Lifetime mating success of males in a natural population of the papilionid butterfly, *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Researches on Population Ecology* **34**: 397–407.
- Svärd, L. (1985) Paternal investment in a monandrous butterfly, *Pararge aegeria*. *Oikos* **45**: 66–70.
- Svärd, L. & C. Wiklund (1986) Different ejaculate delivery strategies in first versus subsequent matings in the swallowtail butterfly *Papilio machaon* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **18**: 325–330.
- Swain, T. (1986) The evolution of flavonoids. In: V. Cody, E. Middleton, Jr. & J. B. Harborne (Hrsg.) *Plant flavonoids in biology and medicine. Biochemical, pharmacological, and structure-activity relationships*, S. 1–14. Alan R. Liss, New York.
- ten Hagen, W. & W. Eckweiler (1998) Beitrag zur Biologie von *Polyommatus (Arícia) vandarbani* (Pfeiffer, 1937) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo, Neue Folge* **19**(2): 119–128.
- ten Hagen, W. & K. G. Schurian (1998) Observations on the biology of *Polyommatus (Arícia) bassoni* Larsen, 1974 (Lepidoptera: Lycaenidae). *Linneana Belgica* **16**(7): 285–289.
- Tennent, W. J. (1988) Some observations on the brown and blue forms of female *Lysandra punctifera* Oberthür and *Agrodiaetus amanda abdelaziz* Blachier (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologist's Gazette* **39**: 13–14.
- Thompson, W. R., J. Meinwald, D. Aneshansley & T. Eisner (1972) Flavonols: Pigments responsible for ultraviolet absorption in nectar guide of flower. *Science* **177**: 528–530.
- Thomson, D. L. (1926a) The pigments of butterflies' wings. I. *Melanargia galathea*. *Biochemical Journal* **20**: 73–75.
- Thomson, D. L. (1926b) The pigments of butterflies' wings. II. Occurrence of the pigments of *Melanargia galathea* in *Dactylis glomerata*. *Biochemical Journal* **20**: 1026–1027.

- Thornhill, R. & J. Alcock (1983) *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Tilley, R. J. D. (1988) Scale structure and blue colour in the Chalkhill Blue butterfly, *Lysandra coridon* (Poda): (Lepidoptera: Lycaenidae). *The Entomologist* **107**(2): 82–89.
- Tilley, R. J. D. & J. N. Eliot (2002) Scale microstructure and its phylogenetic implications in lycaenid butterflies. *Transactions of the lepidopterological Society of Japan* **53**(3): 153–180.
- Tillmanns, A. (1995) *Untersuchungen zum Imaginalverhalten von Polyommatus icarus Rott. (Lepidoptera; Lycaenidae)*. Diplomarbeit, Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Tolman, T. & R. Lewington (1998) *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. Franckh-Kosmos, Stuttgart. Deutsche Bearbeitung von Nuß, M.
- Tovée, M. J. (1995) Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: Their distribution and function. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 455–460.
- Towers, G. H. N. (1964) Metabolism of phenolics in higher plants and micro-organisms. In: J. B. Harborne (Hrsg.) *Biochemistry of phenolic compounds*, Kap. 7, S. 249–294. Academic Press, London.
- Trivers, R. L. (1972) Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (Hrsg.) *Sexual selection and the descent of man*, Kap. 7, S. 136–179. Aldine, Chicago.
- Trübsbach, P. (1938) Studien zu den deutschen Lycaenen mit besonderer Berücksichtigung der weiblichen Androkonien – ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte. *Berichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz* **25**: 1–54.
- Umebachi, Y. (1980) Wing-pigments derived from tryptophan in butterflies. In: O. Hayashi, Y. Ishimura & R. Kido (Hrsg.) *Biochemical and medical aspects of tryptophan metabolism*, S. 117–124. Elsevier, Amsterdam.
- Van, H. J. H. & D. E. Nilsson (1987) Butterfly optics exceed the theoretical limits of conventional apposition eyes. *Biological Cybernetics* **57**: 159–168.
- van Dyck, H. & E. Matthysen (1998) Thermoregulatory differences between phenotypes in the speckled wood butterfly: hot perchers and cold patrollers? *Oecologia* **114**: 326–334.
- van Dyck, H., E. Matthysen & A. E. Dhondt (1997a) Mate-locating strategies are related to relative body length and wing colour in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Ecological Entomology* **22**: 116–120.
- van Dyck, H., E. Matthysen & A. E. Dhondt (1997b) The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour* **53**: 39–51.
- van Gossum, H., R. Stoks & L. D. Bruyn (2001) Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 83–85.

- Vane-Wright, R. I. & M. Boppré (1993) Visual and chemical signalling in butterflies: functional and phylogenetic perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **340**: 197–205.
- Verrell, P. A. (1982) Male newts prefer larger females as mates. *Animal Behaviour* **30**: 1254–1255.
- Verrell, P. A. (1994) Males may choose larger females as mates in the salamander *Desmognathus fuscus*. *Animal Behaviour* **47**: 1465–1467.
- Vitaz, L., Z. Balin & D. Zitnan (1997) *Polyommatus slovacus* sp. nov. (Lepidoptera, Lycaenidae): the bivoltine relative of *Polyommatus coridon* in Slovakia. *Entomological Problems* **28**(1): 1–8.
- Vollrath, H. (1973) *Medicago sativa* in Mitteleuropa angebaut oder verwildert? *Göttinger floristische Rundbriefe* **7**(1): 9–13.
- Vorobyev, M. & R. Brandt (1997) How do insect pollinators discriminate colors? *Israel Journal of Plant Sciences* **45**: 103–113.
- Vukusic, P., J. R. Sambles & H. Ghiradella (2000a) Optical classification of microstructure in butterfly wing-scales. *Photonics Science News* **6**(1/2): 61–66.
- Vukusic, P., J. R. Sambles & C. R. Lawrence (2000b) Structural colour — Colour mixing in wing scales of a butterfly. *Nature* **404**: 457.
- Vukusic, P., J. R. Sambles, C. R. Lawrence & G. Wakely (2001a) Sculpted-multilayer optical effects in two species of *Papilio* butterfly. *Applied Optics* **40**(7): 1116–1125.
- Vukusic, P., J. R. Sambles, C. R. Lawrence & R. J. Wootton (1999) Quantified interference and diffraction in single *Morpho* butterfly scales. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 1403–1411.
- Vukusic, P., J. R. Sambles, C. R. Lawrence & R. J. Wootton (2001b) Limited-view iridescence in the butterfly *Ancyluris meliboeus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 7–14.
- Vukusic, P., J. R. Sambles, C. R. Lawrence & R. J. Wootton (2001c) Now you see it – now you don't. *Nature* **409**: 303.
- Wago, H. (1977) Studies on the mating behavior of the Pale Grass Blue, *Zizeeria maha argia* (Lepidoptera, Lycaenidae). II. Recognition of the proper mate by the male. *Kontyû* **45**(1): 92–96.
- Wago, H. (1978a) Studies on the mating behavior of the Pale Grass Blue, *Zizeeria maha argia* (Lepidoptera: Lycaenidae). III. Olfactory cues in sexual discrimination by males. *Applied Entomology and Zoology* **13**(4): 283–289.
- Wago, H. (1978b) Studies on the mating behavior of the Pale Grass Blue, *Zizeeria maha argia* (Lepidoptera: Lycaenidae). IV. Experimental analyses of the role of the male odor in male-male interactions. *Zoological Magazine* **87**: 240–246.

- Wago, H., K. Unno & Y. Suzuki (1976) Studies of the mating behavior of the Pale Grass Blue, *Zizeeria maha argia* (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Recognition of conspecific individuals by flying males. *Applied Entomology and Zoology* **11**(4): 302–311.
- Walheim, S., E. Schäffer, J. Mlynek & U. Steiner (1999) Nanophase-separated polymer films as high-performance antireflection coatings. *Science* **283**: 520–522.
- Warrant, E. J. & P. D. McIntyre (1993) Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *Progress in Neurobiology* **40**: 413–461.
- Warriner, C. C., W. B. Lemmon & T. S. Ray (1963) Early experience as a variable in mate selection. *Animal Behaviour* **11**: 221–224.
- Weast, R. C. & M. J. Astle (Hrsg.) (1985) *CRC handbook of data on organic compounds*, Bd. 1. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Wehner, R. (1981) Spatial vision in arthropods. In: H. Autrum (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology*, Bd. VII/6C, Kap. 4, S. 287–616. Springer-Verlag, Berlin.
- Wheeler, D. (1996) The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology* **41**: 407–431.
- Wickman, P.-O. (1992) Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour* **44**: 141–148.
- Wickman, P.-O. & P. Jansson (1997) An estimate of female mate searching costs in the lekking butterfly *Coenonympha pamphilus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**: 321–328.
- Wienzek, M. (1971) Spektrale Reflexionsmessungen an Insektenintegumenten. *Forma et Functio* **4**: 340–381.
- Wiernasz, D. C. (1989) Female choice and sexual selection of male wing melanin pattern in *Pieris occidentalis* (Lepidoptera). *Evolution* **43**(8): 1672–1682.
- Wiernasz, D. C. & J. G. Kingsolver (1992) Wing melanin pattern mediates species recognition in *Pieris occidentalis*. *Animal Behaviour* **43**: 89–94.
- Wiesen, B. (1993) *Untersuchungen zur Aufnahme von Flavonoiden aus Wirtspflanzen durch Bläulinge*. Diplomarbeit, Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Wiesen, B., E. Krug, K. Fiedler, V. Wray & P. Proksch (1994) Sequestration of host-plant derived flavonoids by lycaenid butterfly *Polyommatus icarus*. *Journal of Chemical Ecology* **20**(10): 2523–2538.
- Wilkie, S. E., P. M. A. M. Vissers, D. Das, W. J. DeGrip, J. K. Bowmaker & D. M. Hunt (1998) The molecular basis for UV vision in birds: spectral characteristics, cDNA sequence and retinal location of the UV-sensitive visual pigment of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Biochemical Journal* **330**: 541–547.
- Williams, D. H. & I. Fleming (1991) *Strukturaufklärung in der organischen Chemie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 6. Aufl.

- Wilson, A. (1985a) Flavonoid pigments in the marbled blue butterfly (*Melanargia galathea*) are dependent on flavonoid content of larval diet. *Journal of Chemical Ecology* **11**(9): 1161–1179.
- Wilson, A. (1985b) Flavonoid pigments of butterflies in the genus *Melanargia*. *Phytochemistry* **24**(8): 1685–1691.
- Wilson, A. (1986a) Flavonoid pigments and wing color in *Melanargia galathea*. *Journal of Chemical Ecology* **12**(1): 49–68.
- Wilson, A. (1986b) Flavonoid pigments in swallowtail butterflies. *Phytochemistry* **25**(6): 1309–1313.
- Wilson, A. (1987) Flavonoid pigments in chalkhill blue (*Lysandra coridon* Poda) and other lycaenid butterflies. *Journal of Chemical Ecology* **13**(3): 473–493.
- Wilson, D. S. & L. A. Dugatkin (1996) A reply to Lombardi & Hurlbert. *Animal Behaviour* **52**: 423–425.
- Wourms, M. K. & F. E. Wasserman (1985) Butterfly wing markings are more advantageous during handling than during the initial strike of an avian predator. *Evolution* **39**: 845–851.
- Yamashita, K. (1995) Comparison on visual cues in mating behavior of four species of swallowtail butterflies. In: J. M. Scriber, Y. Tsubaki & R. C. Lederhouse (Hrsg.) *Swallowtail butterflies: Their ecology and evolutionary biology*, S. 133–144. Scientific Publishers, Gainesville, Florida.
- Young, M. (1997) *Optik, Laser, Wellenleiter*. Springer-Verlag, Berlin.
- Young, R. D. (1986) Principal-component analysis of macaque lateral geniculate nucleus chromatic data. *Journal of the Optical Society of America A* **3**(10): 1735–1742.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* **53**: 205–214.
- Ziegler, A. (1995) *Untersuchungen zur Aufnahme von Flavonoiden durch den Bläuling Aricia agestis aus seiner Wirtspflanze Geranium molle*. Staatsexamensarbeit, Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Zollikofer, C. P. E., R. Wehner & T. Fukushi (1995) Optical scaling in conspecific *Cataglyphis* ants. *Journal of Experimental Biology* **198**: 1637–1646.
- Zonneveld, C. & J. A. J. Metz (1991) Models on butterfly protandry: Virgin females are at risk to die. *Theoretical Population Biology* **40**(3): 308–321.

Anhang

Anhang A

Künstliches Raupenfutter

A.1 Zusammensetzung

Es wurden sehr zahlreich und für verschiedenste Schmetterlingsarten künstliche Futtermedien beschrieben. Bei der Zusammenstellung der Zutaten und ihrer Mengen für das künstliche (oder semisynthetische) Raupenfutter orientierte ich mich an den Arbeiten von Morton (1979), Lincoln *et al.* (1982), Friedrich (1983), Sibatani (1984), Bergomaz & Boppré (1986), Mark (1993), Burghardt (1994), Mark (1995), Köllisch (1997) und P. Bernhardt Koch (persönliche Mitteilung). Neben den reinen Angaben zur Zusammensetzung und Zubereitung findet man in den zitierten Arbeiten auch wertvolle Hinweise, die die eigene Komposition eines geeigneten Futters für eine neue Art erleichtern.

Aufgrund der sehr verschiedenen Biologie der unterschiedlichen Schmetterlingsarten kann es wohl kein allgemein für alle Arten geeignetes Futtermedium geben. Einige Gemeinsamkeiten weisen jedoch alle Rezepte auf. Der Hauptbestandteil des Futters dient der Versorgung mit Energie und Proteinen (hier Erbsen, Weizenkeime und Hefe). Daneben sind ausreichend Vitamine und Mineralsalze notwendig. Öl und Cholesterol (oder ein Derivat davon) wurden oft als wichtige Grundstoffe für die Ecdysteroidsynthese (Häutungshormone) zugegeben, um Entwicklungs- und Häutungsprobleme zu vermeiden. Konservierungsstoffe und Antibiotika (z. T. auch Formaldehyd) sollen ein Verderben des Futters und Krankheiten bei den Raupen verhindern. Einer der wesentlichsten Faktoren ist jedoch meist ein geeignetes Fraßstimulans, damit das Futter überhaupt oder in ausreichender Menge von den Raupen angenommen wird (hier getrocknete Luzerne, oft genügt auch eine ausreichende Saccharosekonzentration).

Tab. A.1: Zusammensetzung des künstlichen Raupenfutters für die Aufzucht von *Polyommatus icarus*.

Zutaten	Menge [g]	Gew.-%
Grüne Erbsen	75,00	15,00
Weizenkeime	15,00	3,00
Torula-Hefe	15,00	3,00
Getrocknete Luzerne-Blätter	10,00	2,00
Ascorbinsäure	2,50	0,50
Wesson-Salz	5,00	1,00
Vanderzandt-Vitaminmischung	5,00	1,00
Cholesterol	0,50	0,10
Tetracyclin	0,25	0,05
Methyl-p-Hydroxybenzoat	0,50	0,10
Sorbinsäure	0,50	0,10
Weizenkeimöl	2,50	0,50
Agar agar	7,50	1,50
Σ Trockensubstanzen ohne Flavonoide	139,25	27,85
Ggf. Flavonoid		
Wasser <i>ad</i> 500 g	360,75	72,15
Summe	500,00	100,00

A.2 Zubereitung

1. Erbsen, Weizenkeime und getrocknete Futterpflanzen jeweils separat in einer Getreidemühle mahlen.
2. Alle festen Zutaten, außer Agar, im Mixer gut mischen, dann noch einmal zusammen mahlen, um auch kleine Klümpchen der Zutaten zu pulverisieren. Ein weiteres Mal im Mixer gut vermischen, um sicherzustellen, daß auch die in geringer Konzentration vorliegenden Zutaten gleichmäßig verteilt sind. Diese Futtermischung kann gut in größerer Menge vorbereitet und im Kühlschrank aufbewahrt werden.
3. Das Öl (damit es nicht oxidiert) erst unmittelbar vor der endgültigen Futterzubereitung tropfenweise zur trockenen Futtermischung in den laufenden Mixer geben und nochmals gut mischen.
4. Knapp die Hälfte des Wassers (ca. 150 ml) mit der Futtermischung zu einem dünnflüssigen Brei verrühren (Teigrührer).
5. Den Rest des Wassers in einen Erlenmeyerkolben geben und den Agar einrühren. Erhitzen und zweimal kurz aufwallen lassen. Der Agar muß vollständig gelöst werden.
6. Die möglichst heiße Agarlösung unter Rühren (Teigrührer) zügig zum Futterbrei geben, gut durchmischen.
7. Sofort in vorbereitete Gefäße (flache 125 ml Polystyrol-Schalen) geben und offen abkühlen lassen.
8. Im Kühlschrank lagern. Vor der Verfütterung unbedingt evtl. Kondenswasser entfernen.

Falls die Mischung zu fest wird, was vom verwendeten Agar abhängt, kann die Agar-menge bis zur Hälfte reduziert werden.

Im Bedarfsfall wurden Flavonoide (Quercetin-Dihydrat *purum* und Rutin *purum*, Roth, Karlsruhe) gründlich mit der trockenen Futtermischung verrührt, vermahlen und wieder verrührt. Der Anteil des Wassers reduzierte sich entsprechend der zugesetzten Flavonoidmenge (Quercetin: 0,50 % und 2,50 %; Rutin: 0,98 % und 4,91 % vom Trockengewicht).

Getrocknete, grüne Erbsen, Weizenkeime und Weizenkeimöl stammten aus dem Reformhaus. Torula-Hefe (Yeast *Torula Candida utilis*), Wesson-Salz (Wesson Salt Mixture) und Vanderzandt-Vitaminmischung (Vanderzandt Vitamin Mixture for Insects) lieferte ICN Biochemicals. Getrocknete Luzerne-Blätter (*Medicago sativa*) ohne Blüten und Blütenknospen stellte ich aus im Freiland angebauten Pflanzen selbst her. Die anderen Zutaten bezog ich je nach Preis und Verfügbarkeit von diversen Lieferanten.

Anhang B

Reflexionsspektren von Flügelfarben

In den folgenden Abb. [B.1–B.7](#) ist die spektrale Reflexion der Flügelfarben weiblicher *Polyommatus icarus* von 14 der 15 Raupenfutterbehandlungen aufgetragen. Die Reflexionsspektren der Tiere von flavonoidfreiem Kunstfutter finden sich in der Abb. [3.2](#), Seite [59](#).

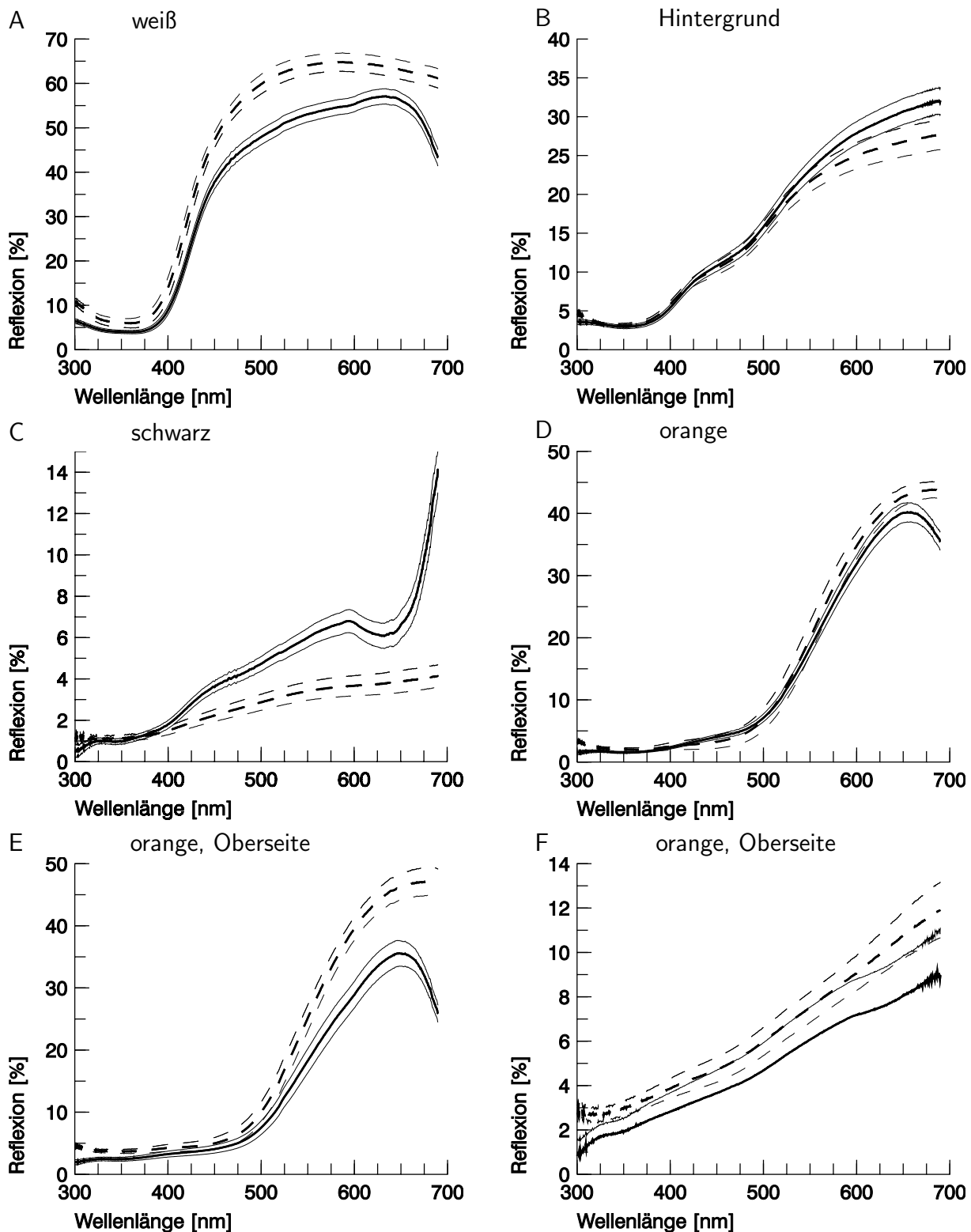


Abb. B.1: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupen ein künstliches Futter mit 2,5 % Quercetin (Q, durchgezogene Linien) bzw. 0,5 % Quercetin (q, gestrichelte Linien) erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Q: $n = 27$, q: $n = 15$). B: Hintergrund (Q: $n = 26$, q: $n = 15$). C: schwarze Flecken (Q: $n = 26$, q: $n = 15$). D: orange Flecken (Q: $n = 26$, q: $n = 15$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Q: $n = 21$, q: $n = 15$). F: braun (Q: $n = 23$, q: $n = 15$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

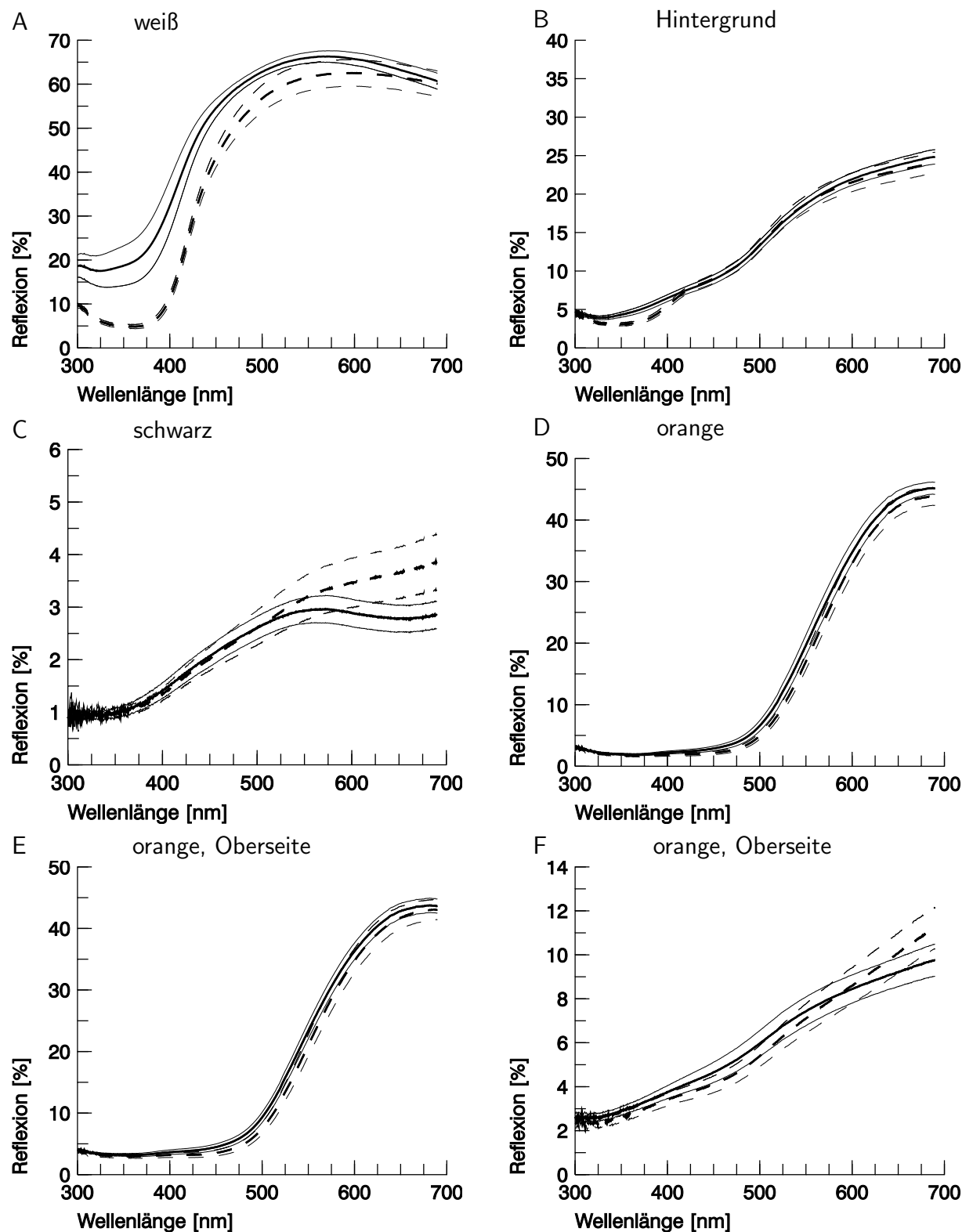


Abb. B.2: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupen ein künstliches Futter mit 4,9% Rutin (R, durchgezogene Linien) bzw. 0,98% Rutin (r, gestrichelte Linien) erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (R: $n = 26$, r: $n = 15$). B: Hintergrund (R: $n = 26$, r: $n = 15$). C: schwarze Flecken (R: $n = 26$, r: $n = 15$). D: orange Flecken (R: $n = 26$, r: $n = 15$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (R: $n = 26$, r: $n = 15$). F: braun (R: $n = 26$, r: $n = 15$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

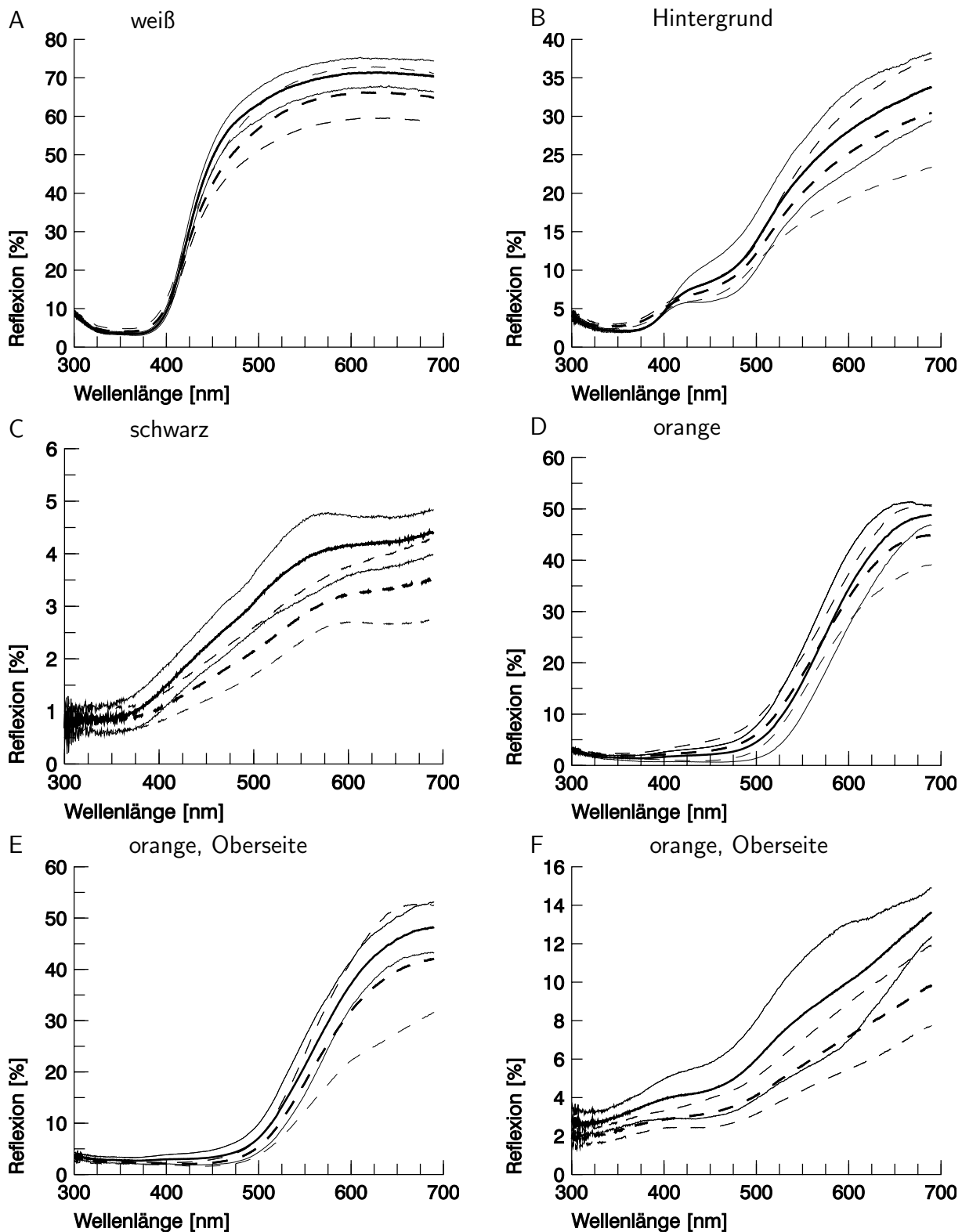


Abb. B.3: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blüten (Blü, durchgezogene Linien) bzw. Blätter (Blä, gestrichelte Linien) von *Coronilla varia* erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 6$). B: Hintergrund (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 6$). C: schwarze Flecken (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 6$). D: orange Flecken (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 6$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 4$). F: braun (Blü: $n = 4$, Blä: $n = 6$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

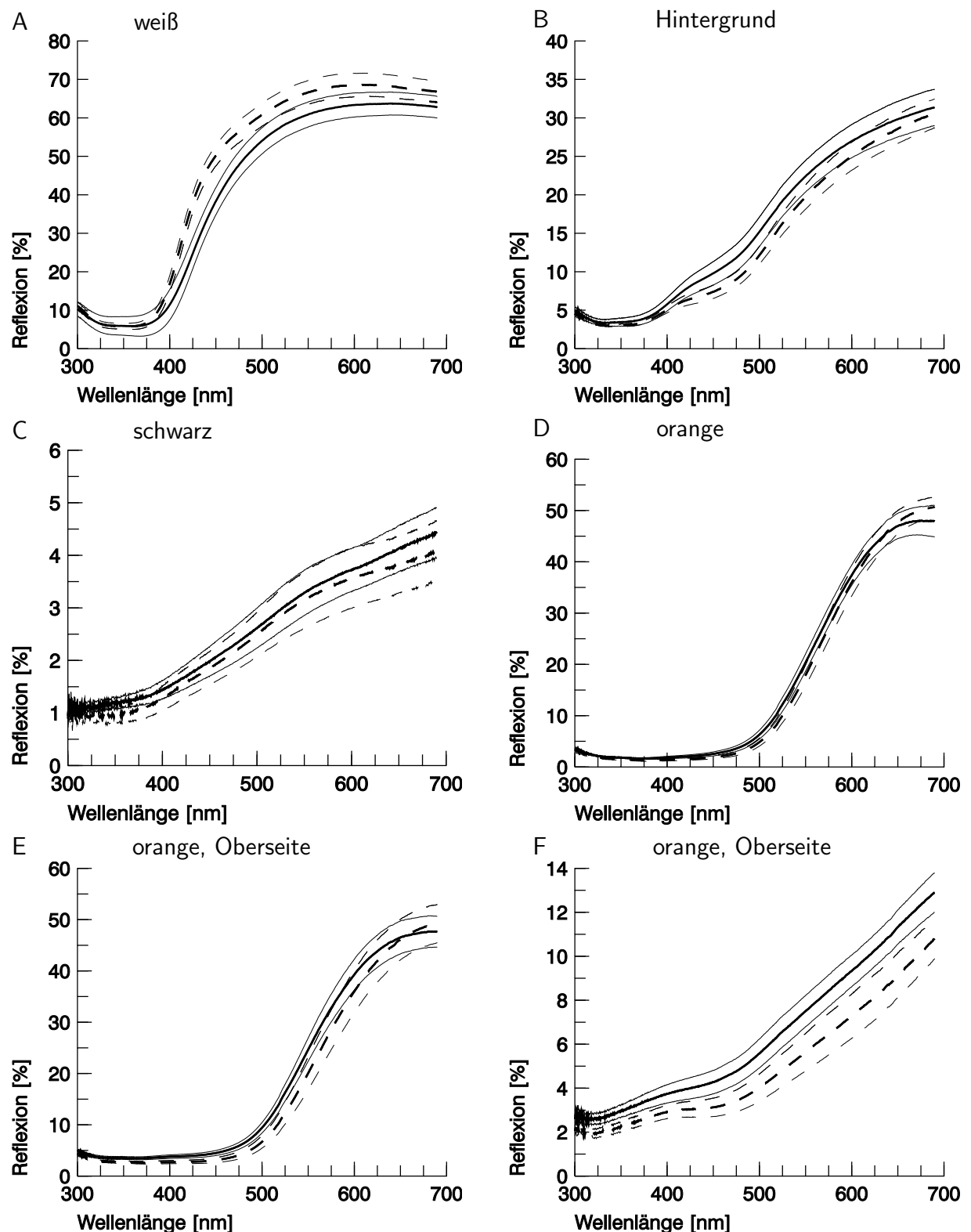


Abb. B.4: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blüten (Blü, durchgezogene Linien) bzw. Blätter (Blä, gestrichelte Linien) von *Lotus corniculatus* erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 16$). B: Hintergrund (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 16$). C: schwarze Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 16$). D: orange Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 16$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Blü: $n = 14$, Blä: $n = 14$). F: braun (Blü: $n = 14$, Blä: $n = 13$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

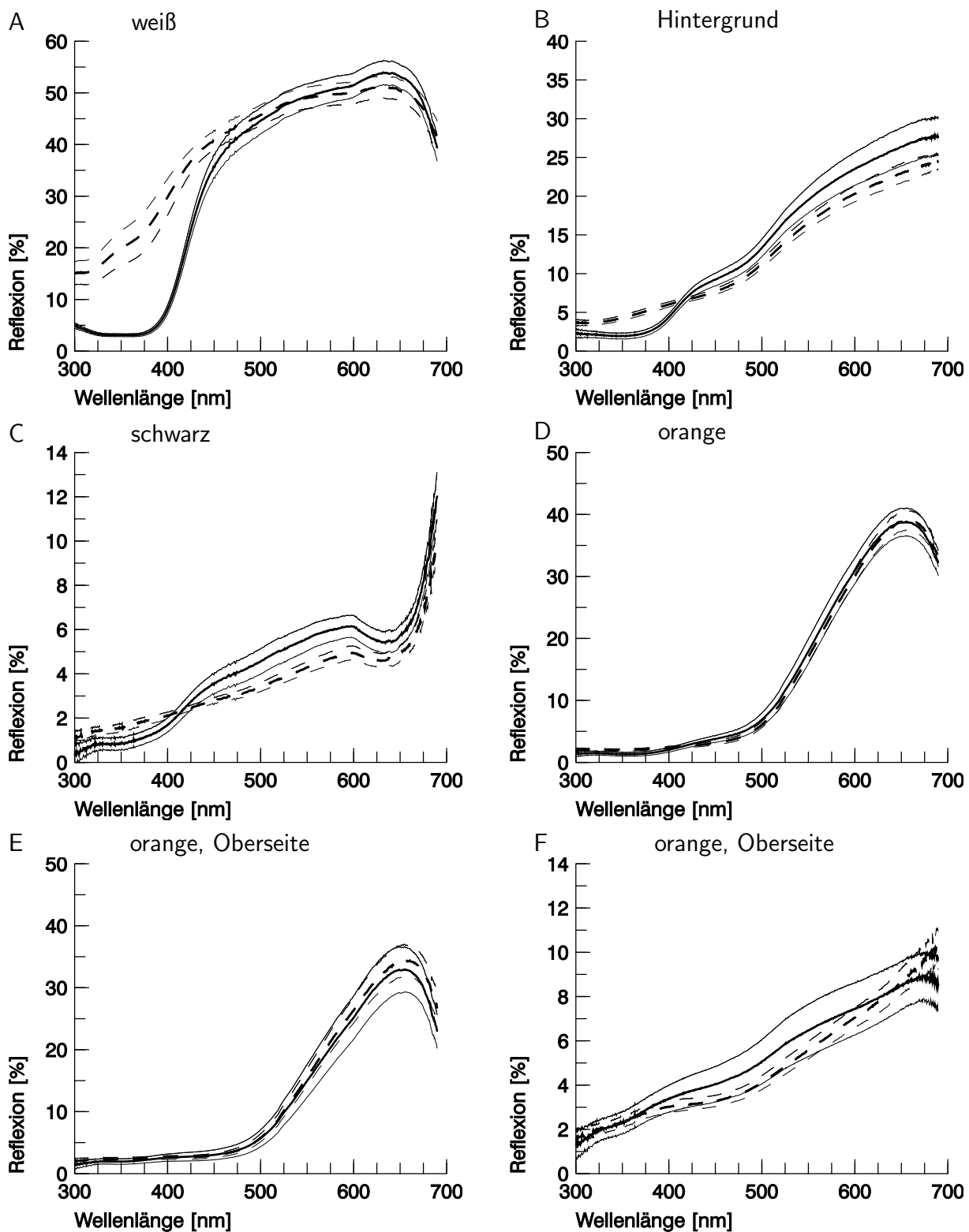


Abb. B.5: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blüten (Blü, durchgezogene Linien) bzw. Blätter (Blä, gestrichelte Linien) von *Medicago sativa* erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 27$). B: Hintergrund (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 23$). C: schwarze Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 23$). D: orange Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 23$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Blü: $n = 14$, Blä: $n = 20$). F: braun (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 21$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

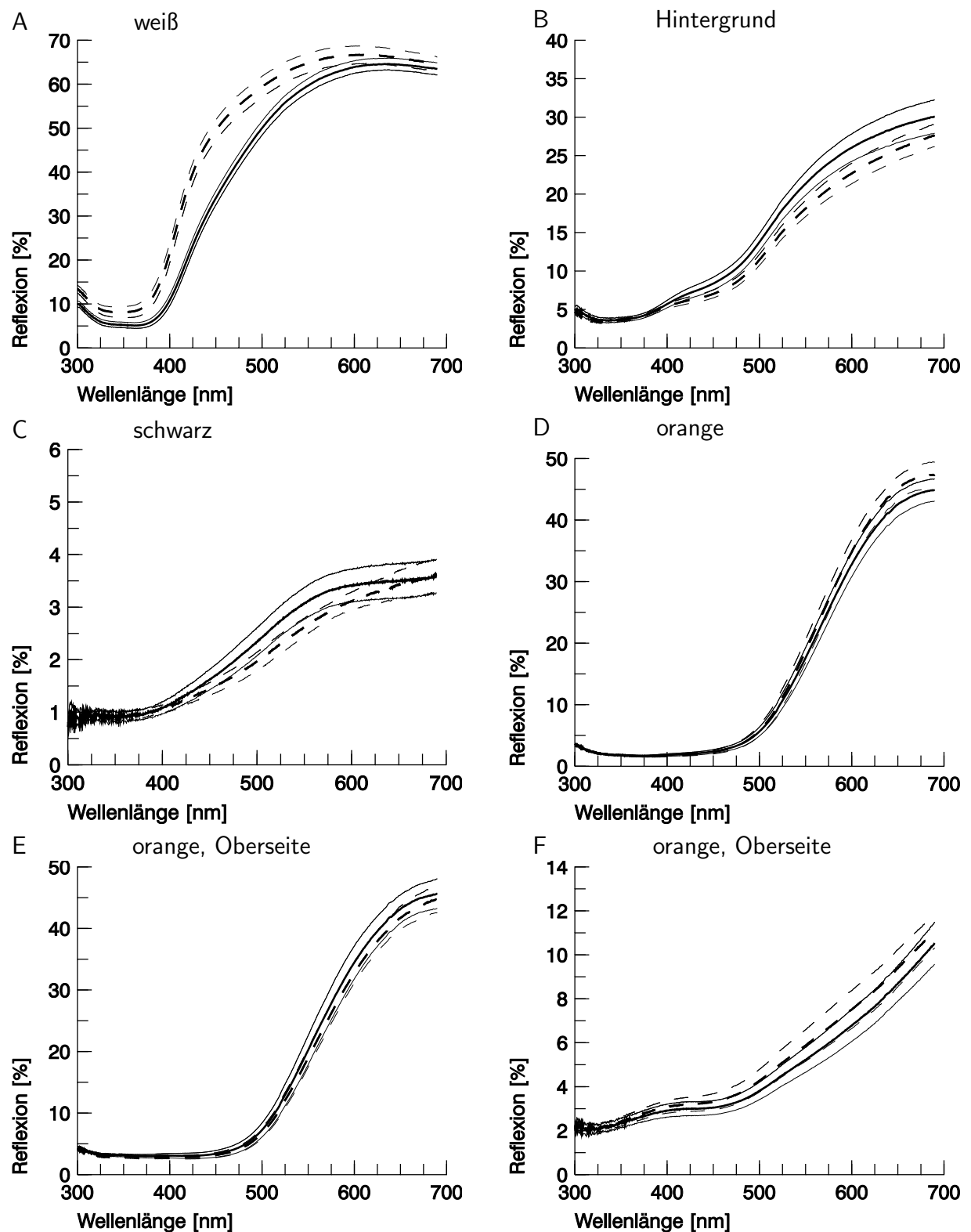


Abb. B.6: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blüten (Blü, durchgezogene Linien) bzw. Blätter (Blä, gestrichelte Linien) von *Melilotus officinalis* erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Blü: $n = 16$, Blä: $n = 20$). B: Hintergrund (Blü: $n = 16$, Blä: $n = 20$). C: schwarze Flecken (Blü: $n = 16$, Blä: $n = 20$). D: orange Flecken (Blü: $n = 16$, Blä: $n = 20$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Blü: $n = 13$, Blä: $n = 17$). F: braun (Blü: $n = 16$, Blä: $n = 20$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

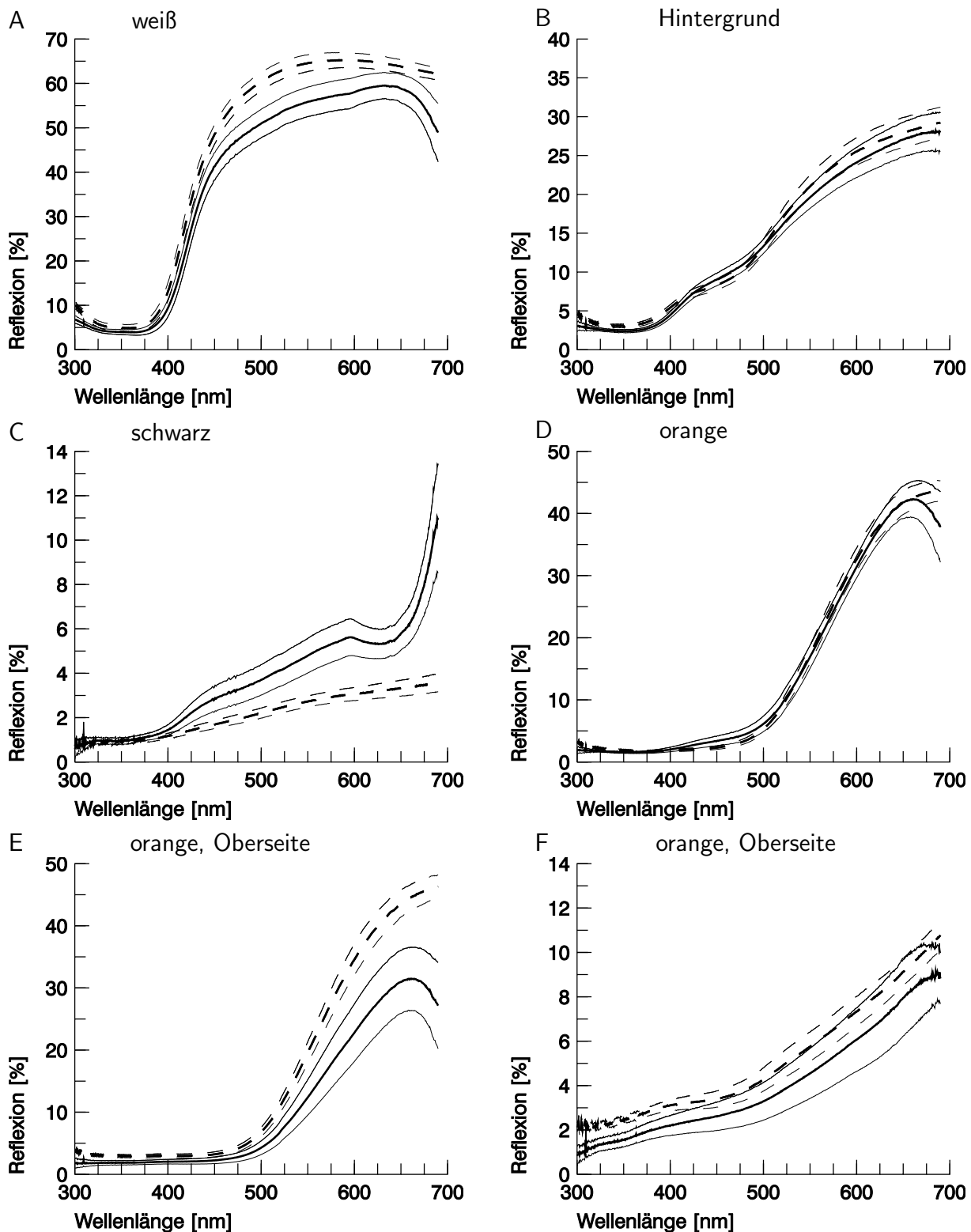


Abb. B.7: Spektrale Reflexion der Flügelfarben von *Polyommatus icarus* (♀♀), die als Raupenfutter Blüten (Blü, durchgezogene Linien) bzw. Blätter (Blä, gestrichelte Linien) von *Trifolium repens* erhalten hatten. Mittelwerte (dicke Linien) der Mittelwerte der Individuen mit 95%-Konfidenzintervallen (dünne Linien). A–D: Flügelunterseite. A: weiße Flecken (Blü: $n = 15$, Blä: $n = 15$). B: Hintergrund (Blü: $n = 13$, Blä: $n = 15$). C: schwarze Flecken (Blü: $n = 13$, Blä: $n = 15$). D: orange Flecken (Blü: $n = 13$, Blä: $n = 15$). E, F: Flügeloberseite. E: orange Flecken (Blü: $n = 11$, Blä: $n = 10$). F: braun (Blü: $n = 13$, Blä: $n = 15$). n : Anzahl der Individuen. Für weitere Details siehe Abb. 3.2, Seite 59.

Anhang C

Hauptkomponentenanalysen

C.1 Eigenwerte und erklärte Varianz

In der auf Seite [198](#) folgenden Tabelle [C.1](#) finden sich ergänzende Angaben zu den Eigenwerten, den erklärten Varianzen und den kumulierten erklärten Varianzen aus den zwölf durchgeführten Hauptkomponentenanalysen.

Tab. C.1:

Eigenwerte, erklärte Varianz und kumulierte erklärte Varianz für die ersten drei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen von Flügelfarben. Für jede Flügelfarbe wurde eine Hauptkomponentenanalyse mit den Tieren durchgeführt, die auf künstlichem Raupenfutter (Kunstfutter ohne Flavonoidzusatz oder mit Zusatz von 0,5 % Quercetin, 2,5 % Quercetin, 0,98 % Rutin oder 4,91 % Rutin) aufgezogen worden waren und separat eine Hauptkomponentenanalyse mit den Tieren, die natürliches Raupenfutter erhalten hatten (*Coronilla varia*, *Lotus corniculatus*, *Melicago sativa*, *Melilotus officinalis* und *Trifolium repens*; jeweils Blüten und Blätter). Die Hauptkomponentenanalysen führte ich jeweils mit 38 Variablen (d. h. Wellenlängenintervallen) durch, so daß die Summe aller Eigenwerte einer Hauptkomponentenanalyse 38 betrug.

	Künstliches Futter			Natürliches Futter		
	Eigenwert	Varianz [%]	Kum. Varianz [%]	Eigenwert	Varianz [%]	Kum. Varianz [%]
Flügelfarbe						
Flügelunterseite						
weiß	30,16	79,37	79,37	28,12	73,99	73,99
	6,56	17,26	96,63	8,07	21,25	95,24
	0,55	1,45	98,09	0,85	2,23	97,47
schwarz	26,04	68,53	68,53	23,68	62,31	62,31
	8,04	21,17	89,70	10,69	28,12	90,43
	2,42	6,38	96,07	2,36	6,20	96,63
orange	27,44	72,21	72,21	28,56	75,16	75,16
	8,96	23,57	95,78	8,19	21,56	96,73
	0,81	2,13	97,91	0,62	1,64	98,37
Hintergrund	28,87	75,98	75,98	28,67	75,44	75,44
	7,63	20,08	96,06	7,83	20,61	96,06
	0,94	2,48	98,54	1,03	2,72	98,78
Flügeloberseite						
orange	29,70	78,15	78,15	31,40	82,64	82,64
	7,23	19,04	97,19	5,98	15,74	98,38
	0,57	1,49	98,68	0,30	0,80	99,19
braun	24,11	63,45	63,45	25,86	68,06	68,06
	11,86	31,20	94,66	10,35	27,25	95,31
	1,18	3,11	97,77	1,07	2,80	98,11

C.2 Ordinationsdiagramm: Erste *vs.* zweite Hauptkomponente

In den folgenden Abb. [C.1–C.5](#) sind Ordinationsdiagramme für zehn der zwölf durchgeführten Hauptkomponentenanalysen abgebildet. Die zwei Ordinationsdiagramme mit den Werten der weißen Flügelflecken sind im Hauptteil in Abb. [3.11](#) auf Seite [76](#) abgebildet. Es sind jeweils die Faktorwerte der ersten Hauptkomponente gegen die der zweiten Hauptkomponente aufgetragen.

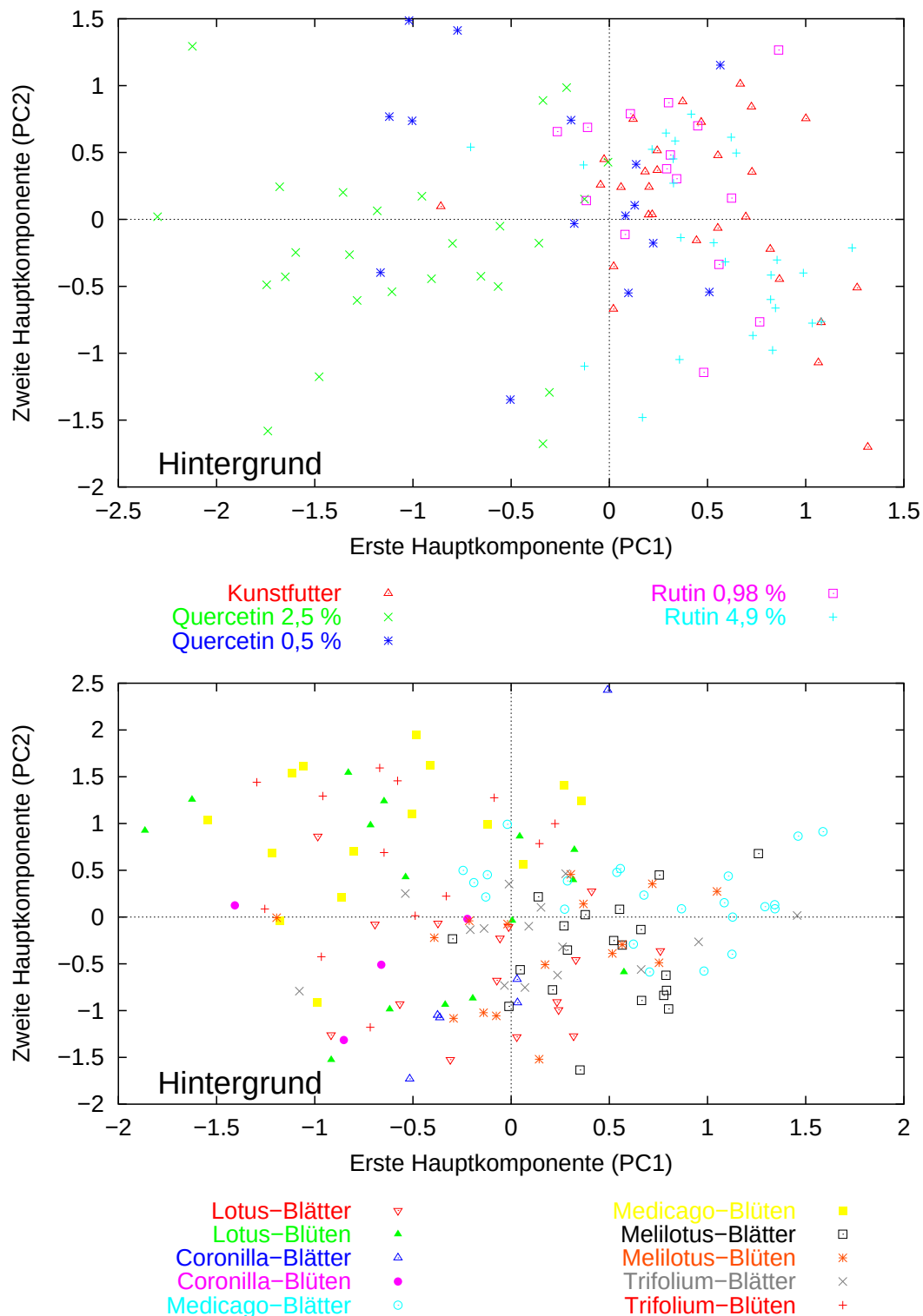


Abb. C.1: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren. Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums (Hintergrundfärbung der Flügelunterseiten) und enthält damit die Information von zumeist zehn Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

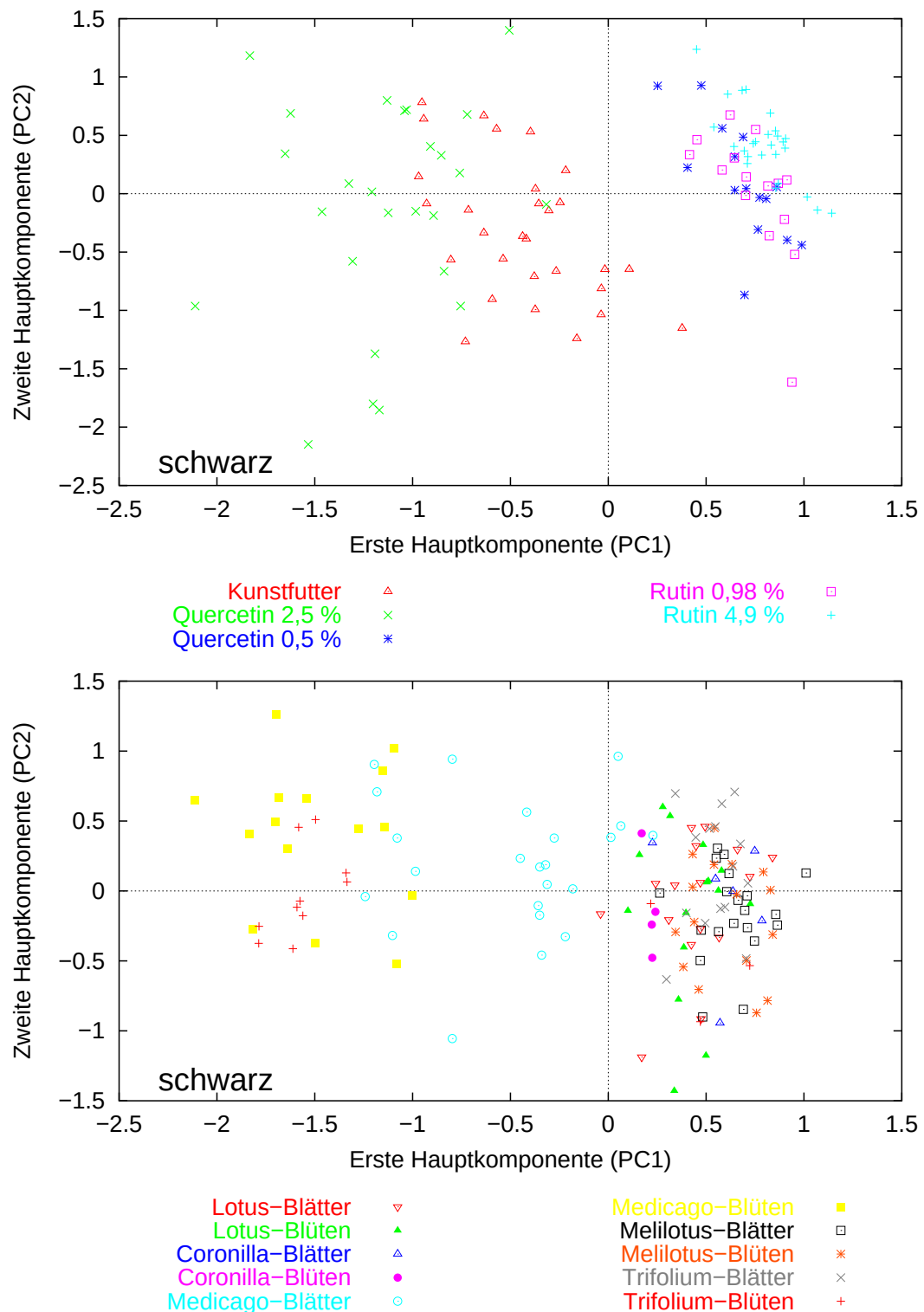


Abb. C.2: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren. Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums (schwarze Flügelflecken) und enthält damit die Information von zumeist fünf Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

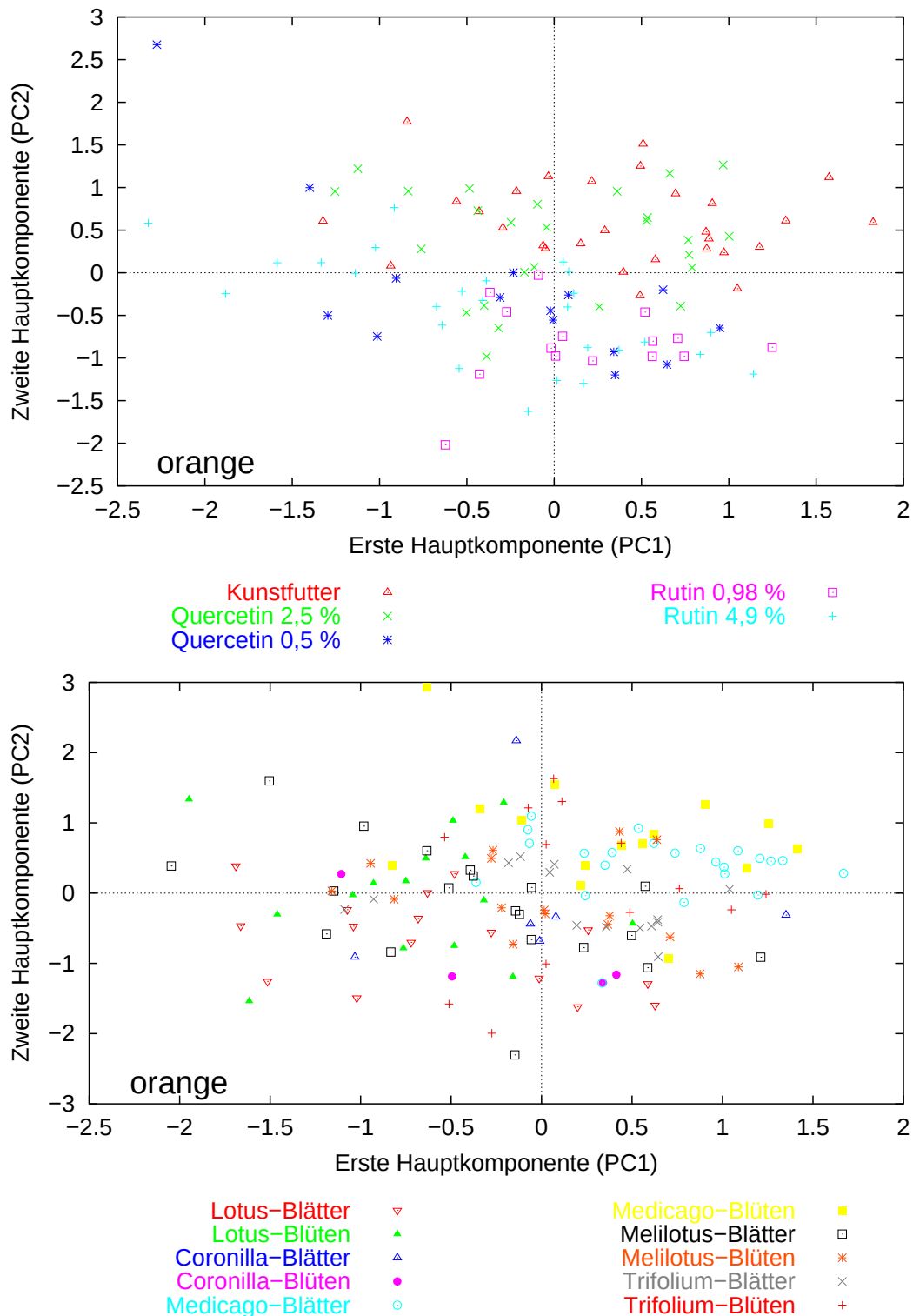


Abb. C.3: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren. Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums (orange Flügelflecken der Flügelunterseiten) und enthält damit die Information von zumeist fünf Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

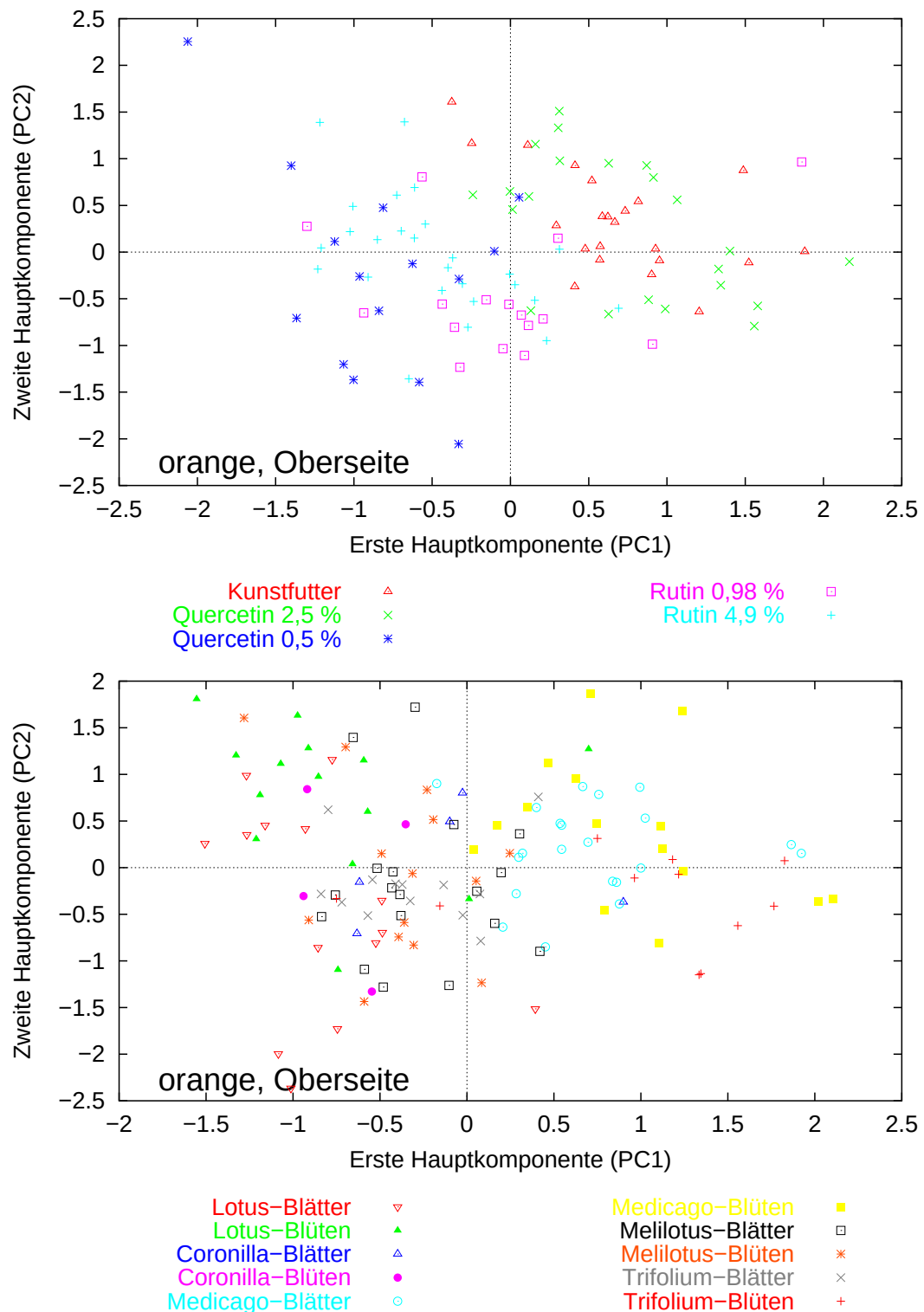


Abb. C.4: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren. Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums (orange Flügelflecken der Flügeloberseiten) und enthält damit die Information von zumeist fünf Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

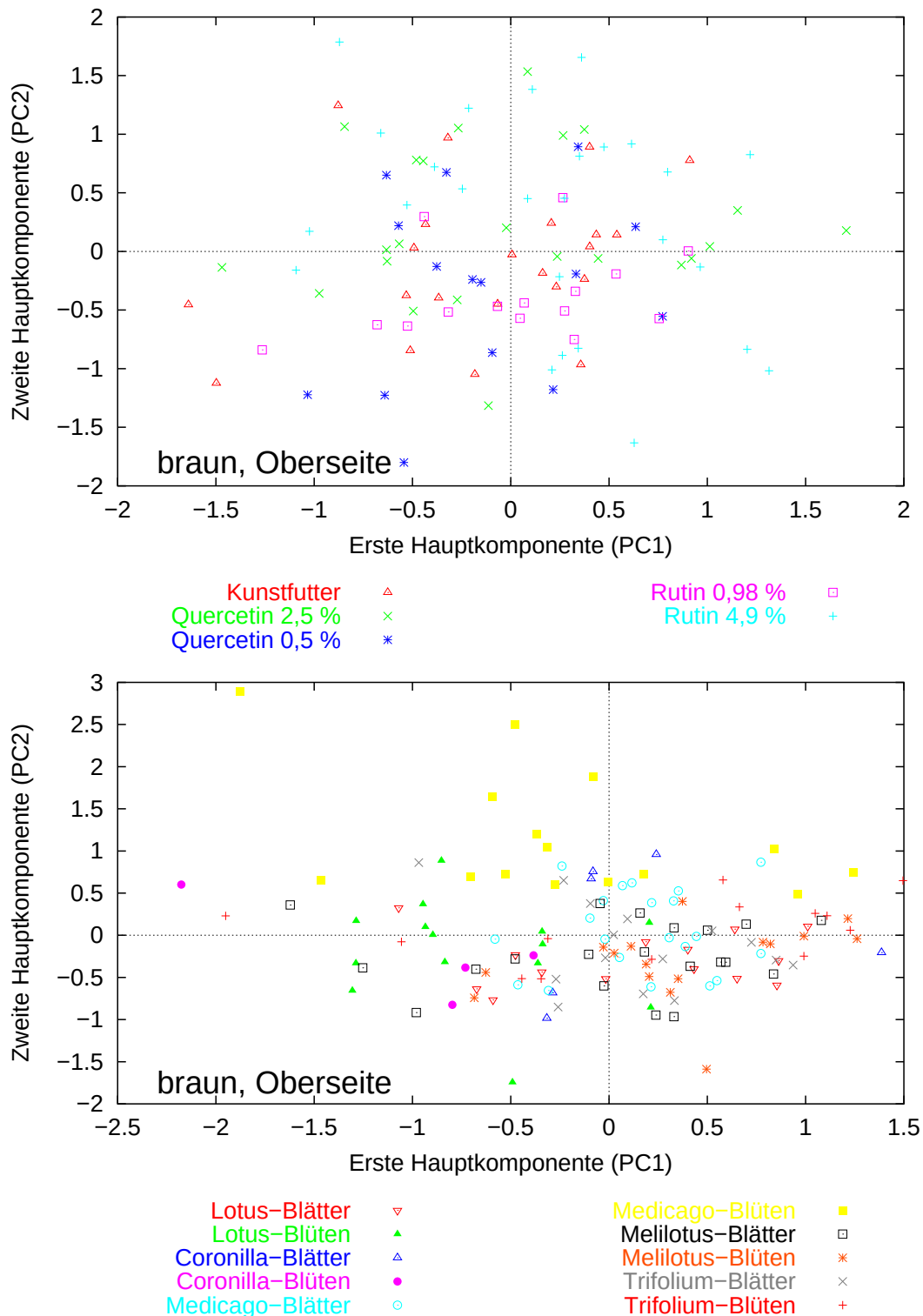


Abb. C.5: Ordinationsdiagramme mit Faktorwerten der ersten zwei Hauptkomponenten aus den Hauptkomponentenanalysen mit standardisierten Reflexionspektren. Jeder aufgetragene Datenpunkt repräsentiert ein Individuum. Er ist ein Mittelwert der Faktorwerte der ersten (Abszisse) und der zweiten (Ordinate) Hauptkomponente von allen Einzelspektren eines Individuums (braune Flügeloberseiten) und enthält damit die Information von zumeist fünf Spektren. Oben: Künstliches Raupenfutter. Unten: Natürliches Raupenfutter.

Anhang D

Verhaltensversuche

D.1 Ergebnisse der Verhaltensversuche im Labor

Tab. D.1: Ergebnisse der Verhaltensversuche mit Männchen von *Polyommatus icarus* an Weibchenattrappen im Labor. Untersucht wurde der Einfluß der Attrappengröße.

	Kleine Attrappen	Große Attrappen
Attrappengröße		
Beobachtete Anzahl der Reaktionen ^a	1302	2130
Gesamtbeobachtungszeit ^b [min]		810
Tatsächliche Beobachtungszeit [min]	509	800
Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^c	2159,3	2062,4
Rel. Häufigkeit korr. Reaktionen ^d	0,51±0,04	0,49±0,04
Anzahl der Versuchsteilabschnitte		9

^a Summe der tatsächlich beobachteten Anzahlen der Reaktionen aller Versuchsteilabschnitte.

^b Die Gesamtbeobachtungszeit berechnet sich als das Produkt aus der Anzahl der Attrappen eines Typs (3), der Anzahl der Versuchsteilabschnitte (6 oder 9) und der Dauer der Versuchsteilabschnitte (90 min oder 30 min).

^c Summe der korrigierten Anzahlen der Reaktionen aller Versuchsteilabschnitte. Man beachte, daß bei der Berechnung dieses Wertes die Korrektur auf die tatsächliche Beobachtungszeit jeweils für die Versuchsteilabschnitte vorgenommen wurde.

^d Arithmetisches Mittel und Standardabweichung der relativen Häufigkeiten aller Versuchsteilabschnitte.

Tab. D.2: Ergebnisse der Verhaltensversuche mit Männchen von *Polyommatus icarus* an Weibchenattrappen im Labor. Untersucht wurde der Einfluß des Flavonoidgehalts der Attrappen.

	Flav.-reiche Attr.	Flav.-freie Attr.
Flügel um 90° geöffnet		
Beobachtete Anzahl der Reaktionen ^a	269	189
Gesamtbeobachtungszeit ^b [min]		1620
Tatsächliche Beobachtungszeit [min]	1385	1269
Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^c	322,3	243,2
Rel. Häufigkeit korr. Reaktionen ^d	0,57±0,06	0,43±0,06
Anzahl der Versuchsteilabschnitte		6
Flügel ganz auf 180° geöffnet		
Beobachtete Anzahl der Reaktionen ^a	1437	1484
Gesamtbeobachtungszeit ^b [min]		1620
Tatsächliche Beobachtungszeit [min]	429	485
Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^c	2867,5	2613,4
Rel. Häufigkeit korr. Reaktionen ^d	0,53±0,01	0,47±0,01
Anzahl der Versuchsteilabschnitte		6
Flügel ganz geschlossen		
Beobachtete Anzahl der Reaktionen ^a	218	1467
Gesamtbeobachtungszeit ^b [min]		1620
Tatsächliche Beobachtungszeit [min]	633	572
Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^c	3316,1	2397,6
Rel. Häufigkeit korr. Reaktionen ^d	0,60±0,05	0,40±0,05
Anzahl der Versuchsteilabschnitte		6
Flügel eingesprüht		
Beobachtete Anzahl der Reaktionen ^a	3166	2204
Gesamtbeobachtungszeit ^b [min]		810
Tatsächliche Beobachtungszeit [min]	787	752
Korrigierte Anzahl der Reaktionen ^c	3256,5	2382,1
Rel. Häufigkeit korr. Reaktionen ^d	0,58±0,04	0,42±0,04
Anzahl der Versuchsteilabschnitte		9

^a Summe der tatsächlich beobachteten Anzahlen der Reaktionen aller Versuchsteilabschnitte.

^b Die Gesamtbeobachtungszeit berechnet sich als das Produkt aus der Anzahl der Attrappen eines Typs (3), der Anzahl der Versuchsteilabschnitte (6 oder 9) und der Dauer der Versuchsteilabschnitte (90 min oder 30 min).

^c Summe der korrigierten Anzahlen der Reaktionen aller Versuchsteilabschnitte. Man beachte, daß bei der Berechnung dieses Wertes die Korrektur auf die tatsächliche Beobachtungszeit jeweils für die Versuchsteilabschnitte vorgenommen wurde.

^d Arithmetisches Mittel und Standardabweichung der relativen Häufigkeiten aller Versuchsteilabschnitte.

D.2 Ergebnisse der Verhaltensversuche im Freiland

Tab. D.3: Ergebnisse der Verhaltensversuche mit Männchen von *Polyommatus icarus* an Weibchenattrappen im Freiland. In einem Versuch wurden die Attrappen aus Weibchen hergestellt, die auf natürlichem Futter aufgewachsen waren (*Medicago-sativa*-Blätter und *Trifolium-repens*-Blüten), im anderen Versuch aus Weibchen, die auf künstlichem Futter aufgewachsen waren (flavonoidfreies Kunstfutter bzw. Kunstfutter mit 2,5% Quercetin).

Attrappen von natürlichem Futter ^a			
	<i>Medicago</i>	<i>Trifolium</i>	Summe
Vorbeiflüge	73	71	144
Anflüge	82	59	141
Flattern	19	25	44
Summe	174	155	329
Attrappen von künstlichem Futter ^b			
	Kunstfutter	Quercetin 2,5%	Summe
Vorbeiflüge	90	89	179
Anflüge	52	34	86
Flattern	37	64	101
Summe	179	187	366

^a Beobachtungszeit 12:41 h.
^b Beobachtungszeit 7:39 h.

D.3 Flügelfarbe der besprühten Attrappen

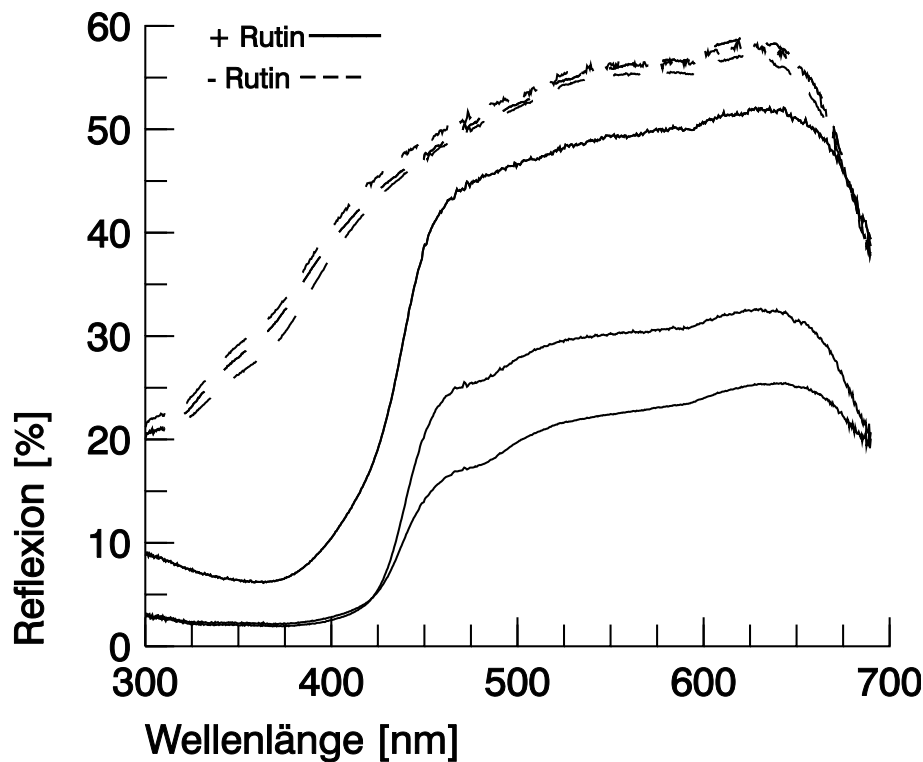


Abb. D.1: Spektrale Reflexion der weißen Flecken (Hinterflügel) der jeweils drei mit Rutin-Lösung (2 mg/ml Ethanol) bzw. nur mit Ethanol besprühten, ursprünglich flavonoidfreien Attrappen. Durch die Applikation der Rutin-Lösung verringerte sich die Reflexion im sichtbaren Spektralbereich etwas, ging aber vor allem im UV-Bereich auf sehr kleine Werte zurück, wie sie für flavonoidreiche Weibchen typisch sind. Das Besprühen mit reinem Ethanol (*pro analysi*) hatte kaum einen Effekt auf die Flügelfärbung; diese blieb weiterhin typisch für flavonoidfreie Weibchen. Durchgezogene Linien: Rutin-Lösung; gestrichelte Linien: Ethanol. Dargestellt sind die Individuenmittel der Reflexion, errechnet als arithmetisches Mittel aus je 10 Messungen pro Individuum.

Anhang E

Ommatidiendivergenzwinkel

E.1 Programm zur Berechnung der Ommatidiendivergenzwinkel

Die Berechnung der Ommatidiendivergenzwinkel erfolgte mit dem folgenden Perl-Programm.

Perl ist für eine Vielzahl von Betriebssystemen als Open-Source-Produkt verfügbar (<http://www.perl.com/>).

```
#!/usr/bin/perl -w
#####
#
# facet.pl: calculates density of retinal lattice and ommatidial divergence
#           angle of compound eyes with hexagonal (!) retinal lattice
#
# Usage: facet.pl [file_with_measurement_data]
#       Data may be read from STDIN too; format see below.
#
# Experimental procedure for obtaining measurement data:
#   1. Find the facet viewing in the horizontal median plane (preferably by
#       using the pseudopupil). This facet is the origin of the
#       x-y-coordinate system defined by the oblique ommatidial rows.
#   2. Turn eye in discrete steps along angles epsilon and delta.
#   3. For each such combination of epsilon and delta determine the
#       facet viewing in this direction (the center of the pseudopupil)
#       and the x-y-coordinates of this facet.
#   4. You end up with a number of data points each of which is given
#       in epsilon-delta-coordinates (viewing direction in the world)
#       and in the corresponding x-y-coordinates of the eye.
#   5. Run these values through this program.
#
# file_with_measurement_data:
#   Text file, comment lines start with #.
#   Data separated by whitespace must be given in the following order:
#   epsilon delta x y # comment
#   Data lines may have a comment starting with # after the four values.
#
# Authors: Helge Knüttel, Sepp Kuffer
# Last modified: April 2002
```



```

#
#####

my $DEBUG = 0;

my $e;      # angle epsilon (e.g. in the median plane of the animal); unit: degrees
my $d;      # angle delta (e.g. perpendicular to the median plane); unit: degrees
my %deltas; # list of all angles delta; used for loops
my ($x, $y); # coordinates of pseudopupil in the ommatidial array (oblique rows)
my $dens;    # local density of retinal lattice; unit: ommatidia per degree
my $div;     # local divergence angle of ommatidia; unit: degrees per ommatidium
my %edn;     # holds measurement data; hash of hashes; keys: epsilon;
              # keys of secondary hashes: delta
my (@nach_e, @nach_d); # strings with actual measurement data from input file,
                      # sorted by epsilon, delta and delta, epsilon, respectively

while (<>) {
    # read data line by line
    next if (m/^\s*#/); # leave out comment lines
    ($e, $d, undef) = split /\s+/, $_, 3; # get epsilon and delta
    (my $vals, undef) = split /\#/ , $_, 2; # get string with values
                                           # in front of comment

    chomp $vals;
    $edn{$e}->{$d} = $vals; # add data to hash of hashes
    $deltas{$d} = 1 unless exists $deltas{$d}; # add delta to list if no yet in it
}

if ($DEBUG) {
    print "Measurements available for following angles (epsilon: delta):\n";
    foreach (sort { $a <=> $b } keys %edn) {
        print "$_:\t";
        foreach (sort { $a <=> $b } keys %{ $edn{$_} }) {
            print "$_, ";
        }
        print "\n";
    }
    print "\n";
}

my (@eins, @zwei);
print "#\n# In lateral direction (i.e. in direction of delta):\n#\n";
print "# epsilon\tdelta\tommatidial density\tdivergence angle\n";
foreach $e (sort { $a <=> $b } keys %edn) { # loop over all angles epsilon
    @zwei = ();
    # loop over all angles delta for this epsilon:
    foreach $d (sort { $a <=> $b } keys %{ $edn{$e} }) {
        @eins = split /\s+/, $edn{$e}->{$d}; # get values for this combination
                                                # of epsilon and delta

        if (@zwei) { # this is not the first delta for this epsilon
            $dens = 0;
            ($e_new, $d_new, $dens) = density(@eins, @zwei); # compute density
            if ($dens) { # non-zero value was returned -> o.k.
                $div = 1 / $dens; # compute divergence angle
                if ($DEBUG) {
                    print "e_new: $e_new\td_new: $d_new\tdens: $dens\tdiv: $div\n\n";
                } else {
                    print "$e_new\t$d_new\t$dens\t$div\n";
                }
            }
        }
    }
}

```

```

    }
  }
}
@zwei = @eins;          #
}
}

print "#\n# In vertical direction (i.e. in direction of epsilon):\n#\n";
print "# epsilon\tdelta\tommatidial density\tdivergence angle\n";
foreach $d (sort { $a <=> $b } keys %deltas) {      # loop over all angles delta
  @zwei = ();
  # loop over all angles epsilon for this delta
  foreach $e (sort { $a <=> $b } keys %edn) {
    if (defined $edn{$e}->{$d}) {                  # there is a measurement value
                                                    # at this position
      @eins = split /\s+/, $edn{$e}->{$d};        # get values
      if (@zwei) {                                # this is not the first epsilon for this delta
        $dens= 0;
        ($e_new, $d_new, $dens) = density(@eins, @zwei);
        if ($dens) {                              # non-zero value was returned -> o.k.
          $div = 1 / $dens;                        # compute divergence angle
          if ($DEBUG) {
            print "e_new: $e_new\t d_new: $d_new\t",
                  "dens: $dens\t div: $div\n\n";
          } else {
            print "$e_new\t $d_new\t $dens\t $div\n\n";
          }
        }
      }
    }
    @zwei = @eins;          #
  }
}

}

exit;

sub density {
# Calculates local ommatidial density from two pairs of angles epsilon and delta
# in space and their corresponding coordinates x and y in a hexagonal
# ommatidial array.
# arguments:   $e1, $d1, $x1, $y1, $e2, $d2, $x2, $y2
# returns:    $e = mean of angles $e1 and $e2
#             $d = mean of angles $d1 and $d2
#             $density = ommatidial density

  my $e1 = shift;
  my $d1 = shift;
  my $x1 = shift;
  my $y1 = shift;
  my $e2 = shift;
  my $d2 = shift;
  my $x2 = shift;
  my $y2 = shift;
  my ($e, $d, $delta_e, $delta_d, $delta_x, $delta_y);
  my $density;

```

```

    $e = ($e1 + $e2) / 2;
    $d = ($d1 + $d2) / 2;
    $delta_e = abs($e1 - $e2);
    $delta_d = abs($d1 - $d2);
    # Either $delta_e or $delta_d must be 0
    # otherwise return 0,0,0 indicating failure:
    if (($delta_e and $delta_d) or (($delta_e + $delta_d) == 0)) {
        print "in sub density: delta_e: $delta_e\tdelta_d: $delta_d\n" if $DEBUG;
        return (0, 0, 0);
    }
    $delta_x = $x1 - $x2;
    $delta_y = $y1 - $y2;
    # either $delta_e=0 or $delta_d=0!
    $density = nfacets($delta_x, $delta_y) / ($delta_e + $delta_d);
    return ($e, $d, $density);
}

sub nfacets {
    # Calculates the number of facets the pseudopupil would
    # have moved over if it would have moved along only one of the rows.
    # arguments:      $delta_x, $delta_y
    my $dist;        # result
    my $delta_x = shift;
    my $delta_y = shift;
    print "delta_x: $delta_x\tdelta_y: $delta_y\n" if $DEBUG;
    $dist = sqrt($delta_x * $delta_x + $delta_y * $delta_y + $delta_x * $delta_y);
    # This calculation is true only if x- and y-axis enclose an angle of 60°
    # as found in the oblique rows in a hexagonal array.
    print "nfacets: $dist\n" if $DEBUG;
    return $dist;
}

```

E.2 Vergleich der Daten zweier Männchen

In den Abbildungen sind jeweils die Werte der untersuchten zwei Männchen gemeinsam aufgetragen. Die Meßwerte der beiden Individuen stimmen sehr gut überein.

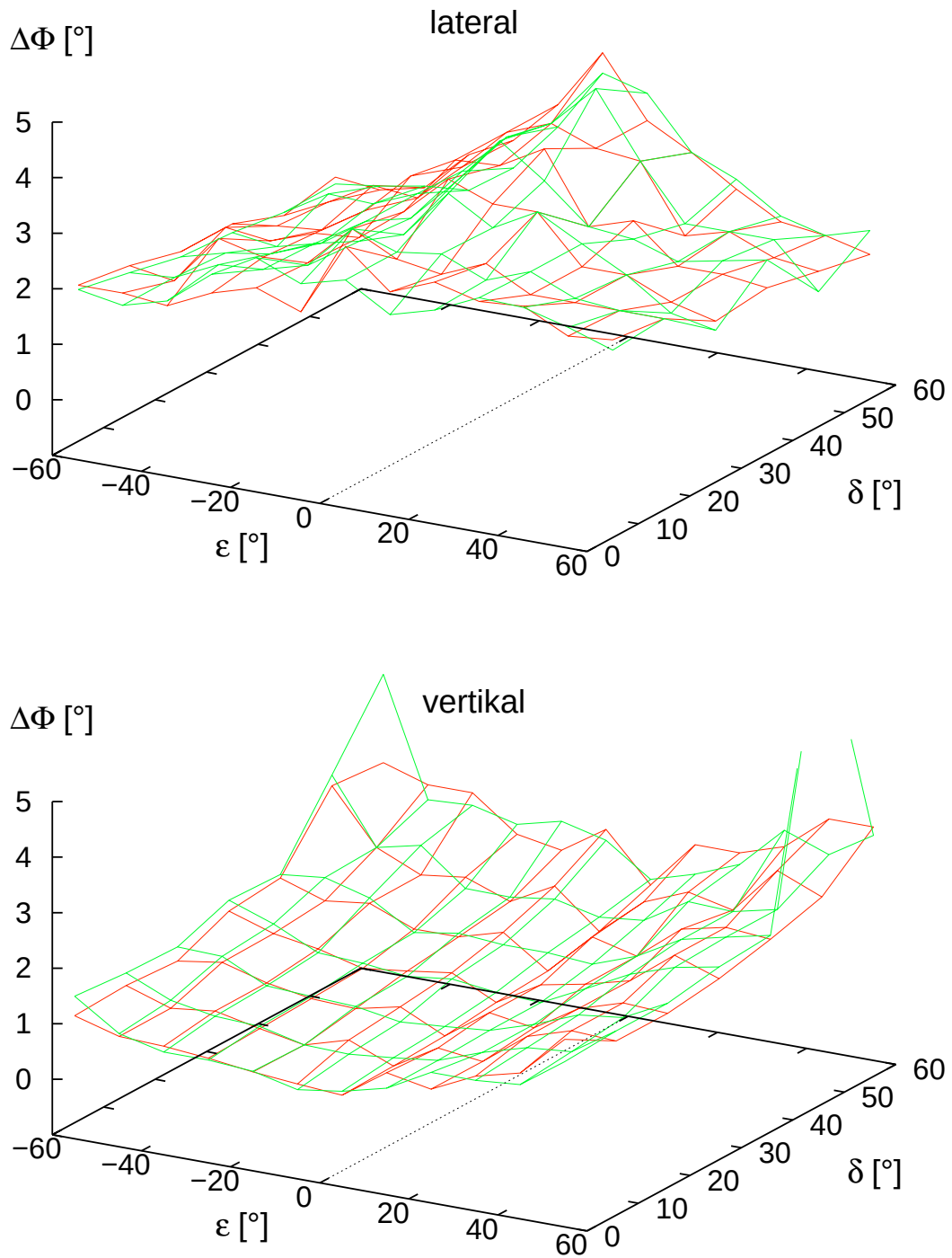


Abb. E.1: Ommatidien-Divergenzwinkel $\Delta\Phi$ von zwei Männchen im Vergleich. Oben: $\Delta\Phi_\delta$, d. h. $\Delta\Phi$ in lateraler Richtung. Unten: $\Delta\Phi_\varepsilon$, d. h. $\Delta\Phi$ in vertikaler Richtung. δ : Winkelabstand zur Medianebene. ε : Winkelabstand zum Äquator. $\varepsilon < 0^\circ$: ventral, $\varepsilon > 0^\circ$: dorsal.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich aufrichtig bei Prof. Dr. Konrad Fiedler für die Möglichkeit bedanken, diese Arbeit bei ihm durchzuführen. Seine stete Diskussionsbereitschaft und die freundliche Atmosphäre in der Arbeitsgruppe weiß ich sehr zu schätzen. Ein guter Teil seiner Erstausstattungsmitel floß in die primär von mir genutzten Geräte. Sein kompetenter Rat bei Fragen der Statistik, oft benötigt und gerne gegeben, war wesentlich für das Gelingen meiner Arbeit. Mit seiner großen Kenntnis und nicht nachlassender Akribie sah er das Manuskript dieser Arbeit durch, was das Ergebnis sehr verbesserte.

Prof. Dr. Rudolf Schwind bin ich zu großem Dank verpflichtet, da ich in seinem Labor und auf seine Kosten die sehphysiologischen Experimente sowie die spektroradiometrischen Messungen der Lichtbedingungen durchführen durfte. Sein erfahrener Rat war wichtig für die Konzeption und die Durchführung dieser Experimente. Ihm verdanke ich wertvolle Anregungen, die in die Arbeit eingingen.

Louise Lieberknecht führte im Rahmen eines Forschungspaktikums einige der Verhaltensversuche im Flugraum durch. Ihren Beitrag möchte ich dankbar anerkennen.

Dank gilt allen vom Lehrstuhl Tierökologie I für das kollegiale Arbeitsklima und zahlreiche kleine Unterstützungen, die ich erfuhr. Bernd Kornmaier, Wolfgang Weith und Claudia Ruf waren mir bei der Raupenzucht sehr behilflich.

Dr. Christian Schulze war mir ein wunderbarer Zimmerkollege, stets bereit zu auch grundlegenden Diskussionen und gutem Rat. Er machte mich mit vielem aus der Ökologie bekannt und mit noch mehr exotischen Insekten aus den Tropen der Alten Welt. Danke, daß ich Dich erleben durfte, Christian.

Annick Servant danke ich für technische Assistenz. Die Institutswerkstatt NW I der Universität Bayreuth half mir sehr bei der Konzeption des mechanischen Aufbaus des Meßstandes für die Reflexionsmessungen und stellte diesen äußerst akkurat her. Während der langen Stunden der Messungen lernte ich die Qualität dieser Arbeit schätzen. Heike und Manfred von der Gärtnerei der Fachgruppe Biologie der Universität waren beim Ziehen der Futterpflanzen hilfreich. Die Mitarbeiter der Elektronik- und der Mechanikwerkstatt der Fakultät Biologie und Vorklinische Medizin der Universität Regensburg gaben mir wiederholt und unkompliziert rasche Hilfe.

Ein Danke an Andreas Frisch. Er ermöglichte mir die Nutzung eines Photomikroskops und unterstützte mich bei der Herstellung der Aufnahmen der Corneapräparate.

Dr. Frank Burghardt stellte mir bereitwillig Daten zur Flavonoidsequestrierung durch *P. icarus* zur Verfügung und analysierte Kunstfüttertiere mit HPLC. Dafür sei ihm herzlich gedankt.

Dr. Josef Kuffer war mir bei der Erstellung des Auswerteprogramms `facet.pl` behilflich. Er und Martin Schmettow überzeugten mich davon, daß $\text{\LaTeX}$ für mich der bessere Weg zur gedruckten Dissertation ist und sie unterstützten mich bei der Einarbeitung in $\text{\LaTeX}$. Ich denke, das Ergebnis gibt ihnen recht. Danke!

Während der Bearbeitung meiner Dissertation nutzte ich zahlreiche freie Software von hervorragender Qualität, die von den Autoren der Allgemeinheit unentgeltlich zur Verfügung gestellt wurde. Dafür möchte ich mich bei den zahlreichen Autoren ganz besonders bedanken, vor allem bei den Schaffern von GNU/Linux, gnuplot, gvim, $\text{\TeX}$ / $\text{\LaTeX}$, Perl und UnifiedGraphics. Ohne die Möglichkeiten dieser Software wäre diese Arbeit eine andere geworden.

Meiner Frau, Dr. Susanne Hanika, danke ich für zahlreiche Hilfestellungen, für ihr

Verständnis und ihre Geduld, ebenso Daniel und Christine, die ihren Vater wegen dieser Arbeit sehr viel seltener hatten, als sie es verdienen.

Meinen Eltern Karin und Heino Knüttel sei ganz besonders gedankt, denn ohne ihre Unterstützung wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Ich erhielt ein Promotionsstipendium der Konrad-Adenauer-Stiftung, wofür ich mich herzlich bedanke.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbst verfaßt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe, sowie daß ich weder diese noch eine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden habe.

Regensburg im Januar 2003

Helge Knüttel