

Zur funktionellen Bedeutung unterschiedlicher Augenstrukturen bei sexualdimorphen Nachtfaltern und Leuchtkäfern: eine kurze Zusammenfassung neuerer Ergebnisse

On the Functional Significance of Different Eye Structures in Sexually Dimorph Moths and Fireflies: a Brief Review of Recent Results

VICTOR BENNO MEYER-ROCHOW

Zusammenfassung: Der grundsätzliche Aufbau des Facettenauges sowie die strukturellen und funktionellen Unterschiede zwischen Appositions- und Superpositionsäugen werden erläutert; zudem wird gezeigt, dass ein Zusammenhang zwischen Lebensweise und Augenstruktur besteht. Bei Arten, in denen männliche und weibliche Tiere sich nicht nur morphologisch unterscheiden (z. B. durch den Besitz oder die Abwesenheit von Flügeln), sondern auch unterschiedliche Lebensweisen führen, kann man besonders deutlich die Anpassungen des Auges an bestimmte Aufgabenbereiche erkennen. Zu diesem Zweck wurden licht-, rasterelektronen- und transmissionselektronenmikroskopisch die Augen von Männchen und Weibchen folgender Arten untersucht: *Rhagophthalmus obbai* (Coleoptera), *Orygia antiqua* (Lepidoptera), *Acentria ephemerella* (Lepidoptera) und *Operophtera brumata* (Lepidoptera). Die größten Unterschiede im Bau und in der Feinstruktur der Augen fanden sich beim Leuchtkäfer *R. obbai* und dem Falter *O. antiqua*. In beiden Fällen sind die Weibchen flügellos und wenig mobil, während die Männchen auf der Suche nach den Weibchen umherfliegen. Weniger modifiziert waren die Augen weiblicher und männlicher Tiere bei den anderen zwei Arten von Nachtfaltern, doch war es auch hier offensichtlich, dass die Augen der Männchen denen der Weibchen hinsichtlich Empfindlichkeit und Auflösungsvermögen überlegen waren. Bei *A. ephemerella* und *O. antiqua*, aber nicht bei *Op. brumata* wird überdies auf Grund der Anordnung der Rhabdommikrovilli Polarisationsempfindlichkeit vermutet.

Schlüsselwörter: Insektenaugen, Sexualdimorphismus, Sehvermögen, Lepidoptera, Leuchtkäfer

Summary: The basic organization of the insect compound eye is briefly explained. Structural and functional differences between apposition and superposition eye are described and it is shown how life style and eye structure are correlated. In species in which males and females are not only morphologically different, but moreover lead different life styles, the adaptation of the eye to a particular lifestyle is especially obvious. Towards this end eyes of male and female *Rhagophthalmus obbai* (Coleoptera) and *Orygia antiqua* (Lepidoptera), *Acentria ephemerella* (Lepidoptera) as well as *Operophtera brumata* (Lepidoptera) were examined by light, scanning electron, and transmission electron microscopy. The greatest anatomical and fine-structural differences were found in the firefly *R. obbai* and the moth *O. antiqua*. In both species the males fly around to locate the immobile and wingless females. Less modified were the eyes of the males and females of the remaining two species. However, even there the eyes of the males were superior to those of the females in terms of sensitivity and resolving power. In *A. ephemerella* and *O. antiqua*, but not in *Op. brumata*, based on the rhabdom microvillar orientation, one can expect polarization sensitivity.

Key words: insect eyes, sexual dimorphism, vision, Lepidoptera, fireflies

1. Einleitung

Die bei Arthropoden auftretenden Facettenaugen – auch Komplexaugen genannt – sind eine der Photorezeption dienende Alternative zu den Einzelaugen der Vertebraten und Mollusken. Doch schon EXNER (1891) war es bekannt, dass Facettenauge nicht gleich Fa-

cettenauge ist und dass es grundsätzlich zwei Typen von Facettenaugen gibt: nämlich das vorwiegend bei tagaktiven Insekten ausgebildete Appositionsauge und das hauptsächlich bei nachtaktiven Käfern und Faltern verbreitete Superpositionsauge (Abb. 1).

Grundsätzlich stimmen beide Typen darin überein, dass es distal unter jeder, in der Re-

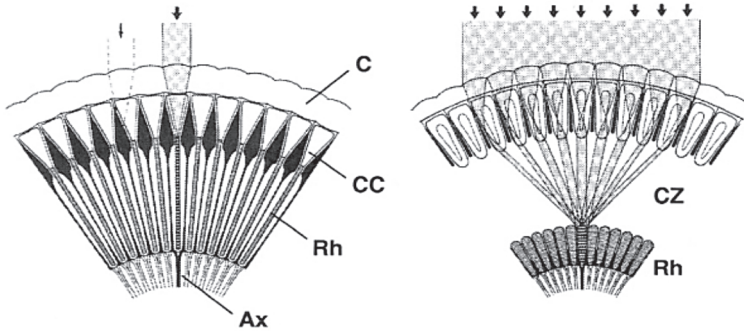


Abb. 1: Im für tagaktive Insekten charakteristischen Appositionsauge (links) wird von den ommatidialen Sehzellen nur solches Licht wahrgenommen, das durch die Facette über ihnen ins Auge dringt. Im Superpositionsauge (rechts) kann eine Sehzelle auch von Lichtstrahlen gereizt werden, die durch andere, entferntere Facetten ins Auge fallen. Nach NILSSON (1989).

Fig. 1: In the for day-active characteristic apposition eye (left), ommatidial photoreceptive cells only receive light that has entered directly through the facet above. In the superposition eye (right) one visual cell can also receive rays that have entered through facets further away. After NILSSON (1989).

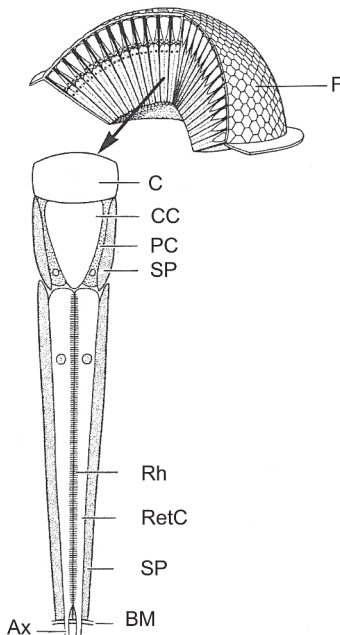


Abb. 2: Die unter einer Facette liegenden Strukturen bilden ein Ommatidium. Die Abkürzungen bedeuten: F = Facette, C = Cornea, CC = Kristallkegel, PC = Pigmentzelle, SP = sekundäres Pigment, Rh = Rhabdom, RetC = Retinulazelle, BM = Basalmembran, Ax = Axon. Nach GULLAN & CRANSTON (2000).

Fig. 2: The structures beneath one facet are collectively known as the ommatidium. The abbreviations are: F = facet, C = cornea, CC = crystalline cone, PC = pigment cell, SP = secondary pigment, Rh = rhabdom, RetC = retinula cell, BM = basement membrane, Ax = axon. After GULLAN & CRANSTON (2000).

gel hexagonalen Facette einen dioptrischen Apparat gibt, der aus Cornea und Kristallkegel besteht und von Nachbarfacetten durch peripher positionierte primäre und sekundäre Schirmpigmente optisch isoliert wird und dass es weiter proximal einen lichtperzipierenden Teil gibt, der die als Retinulazellen bekannten Sehzellen sowie weitere Schirmpigmente beinhaltet (Abb. 2). Die unter jeder Facette sich wiederholenden Strukturen stellen eine funktionelle Einheit dar und werden gemeinsam unter dem Begriff Ommatidium zusammengefasst. Die spezialisierten Mikrovillarsäume der ringförmig angeordneten Retinulazellen eines jeden Ommatidiums sind als Rhabdomere bekannt und enthalten die Sehpigmente. Gemeinsam formen die immer zum Zentrum eines Ommatidiums weisenden Rhabdomere einer Facette das dieser Facette zugehörige Rhabdom, welches einen säulenartigen Stab oder ein komplizierteres, manchmal gelapptes oder eingefurchtes, jedoch immer langgestrecktes, aus Mikrovilli bestehendes Gebilde darstellt (Abb. 3). Tracheolen können in der Retina auftreten und bei nachtaktiven Insekten sogar ein Tapetum bilden, das seiner reflektierenden Ei-

enschaften wegen der erhöhten Lichtausbeute dient. Eine Basalmembran, welche Perforationen für die Axone der Sehzellen enthält, umgibt das Auge proximal und fungiert als physische Abgrenzung zum umgebenden Gewebe.

Der wesentliche Unterschied zwischen Appositions- und Superpositionsauge besteht darin, dass im letzteren eine breite, pigmentfreie Zone zwischen lichtperzipierender Schicht und dioptrischem Apparat ausgebildet ist. Diese pigmentfreie Zone ermöglicht es, dass Licht, welches in eine große Zahl benachbarter Facetten einfällt, seitliche Facettengrenzen überqueren kann und mit Hilfe besonderer optischer Vorrichtungen (z. B. Linsenzylindereigenschaften der Kristallkegel) auf eine oder zumindest wenige Rezeptorzellen der Retina gebündelt wird (Abb. 4). Dadurch wird ähnlich wie bei einer Kamera mit weit geöffneter Blende die Sehempfindlichkeit des Auges erhöht; das räumliche Auflösungsvermögen (die einzelne Facette hat ja keines) des Auges als Gesamtheit leidet allerdings darunter (LAND 1981). Wenn aber eine Sehzelle nur gereizt werden kann durch solches Licht, das durch die über ihr befindliche

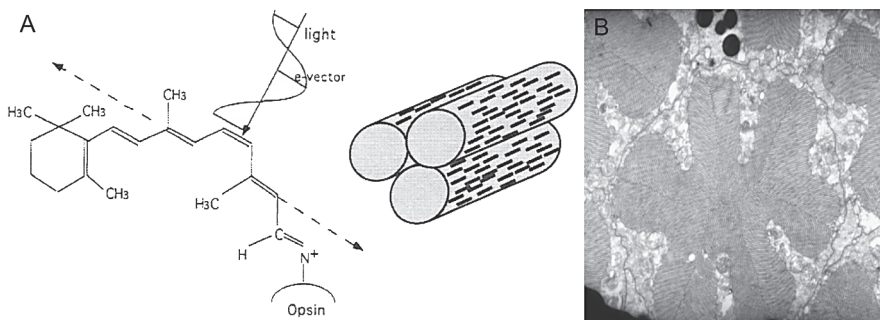


Abb. 3: (A) In den Rhabdomen sind die Dipole der Sehpigmentmoleküle (des Rhodopsins) parallel zur Längsachse der röhrenförmigen Mikrovilli ausgerichtet. Nach EGUCHI (1999). (B) Querschnitte von Rhabdomen können je nach untersuchter Art aufgespaltene (= offene), oder geschlossene kreisförmige, ovale, zerlappte, oder sternförmige Profile zeigen. Nach MEYER-ROCHOW & HORRIDGE (1975). **Fig. 3:** (A) The dipoles of the visual pigment (i.e., the rhodopsin) of the rhabdoms are oriented parallel to the long axis of the microvilli. After EGUCHI (1999). (B) Cross sections of rhabdoms, depending on the species, can represent open or closed, circular, oval, lobed, or star-shaped profiles. After MEYER-ROCHOW & HORRIDGE (1975).

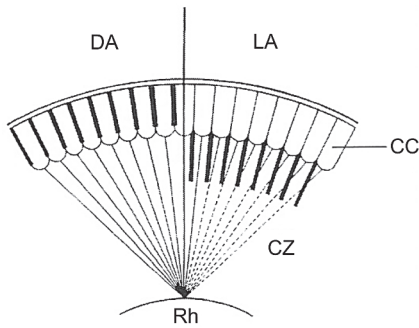


Abb. 4: Die Position des Schirmpigments im dunkel- (DA) und hell-adaptierten (LA) Superpositionsaugengruppe. Verändert nach LAND (1981).

Fig. 4: Position of screening pigments under dark (DA) and light (LA) adaptation in the superposition compound eye. Modified after LAND (1981).

Facettencornea eintrifft, kann das zwar das Auflösungsvermögen (also die Pixelanzahl) steigern, doch ist das nur sinnvoll, wenn auch genügend Licht vorhanden ist. Weil das „Facetten-Fenster“, durch das das Licht eintritt, aber kaum größer als 30 µm im Durchmesser ist und damit einer sehr kleinen Blendenweite entspricht, sind solche als Appositionsaugen bezeichneten Komplexaugen weit häufiger bei tag- als bei nachtaktiven Insekten anzutreffen; überdies sind Superpositionsaugen bei Insekten mit sehr kleinen Facettenaugen nicht möglich (MEYER-ROCHOW & GAL 2004).

Dadurch, dass sowohl die Bestrahlung eines Insektenauges mit Licht als auch eine Dunkeladaptation Veränderungen im Auge zur Folge haben (die Schirmpigmente wandern, Retinulazellen verändern ihre Form, Rhabdome verschmälern oder verbreitern sich: MEYER-ROCHOW 1999), können weitere Schlüsse zur Funktion des Auges und zur Rolle der Photorezeption im Leben eines Insekts gezogen werden. Schließlich muss noch erwähnt werden, dass ultrastrukturelle Details besonders hinsichtlich des Rhabdomaufbaus, nämlich die orthogonal ausgerichteten Mikrovillarsäume, Schlüsse ermöglichen, die uns Informationen zum Farben-

und Polarisationsempfinden des Insektenauges liefern können sowie Aussagen zum Verhalten des Insekts erlauben (MEYER-ROCHOW & GOKAN 1988; GOKAN & MEYER-ROCHOW 2000).

Die Augen männlicher und weiblicher Individuen sexualdimorpher Insektenarten sind bislang nur sporadisch verglichen worden, und wenn doch, dann handelte es sich vorwiegend um tagaktive Arten mit Appositionsaugen. So gibt es z. B. zahlreiche Arbeiten, die sich mit der Struktur und Funktion von Augen männlicher und weiblicher Dipteren befassen (KIRSCHFELD & WENK 1976; BEERSMA et al. 1977; ZEIL 1983; O'GRADY & MCIVER 1987; HORNSTEIN et al. 2000; BURTON & LAUGHLIN 2003), aber außer einigen Arbeiten an den Augen von Ephemeropteren (STREBLE 1960; MEYER-ROCHOW 1971; HORRIDGE & MCLEAN 1978; BURGHause 1981) kaum welche, deren Objekte Männchen und Weibchen von Arten mit Superpositionsaugen sind. Um zu ergründen, wie ein Auge innerhalb einer Art sich verschiedenen Aufgaben angepasst haben könnte, sind aber sexualdimorphe, nachtaktive Arten besonders gut geeignet. Die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen können so weit gehen, dass nur eines der Geschlechter zum Flug befähigte Flügel ausbildet, das andere Geschlecht aber stummelflügelig ist oder sogar völlig flügellos bleibt.

Normalerweise haben die Augen männlicher Insekten nicht nur einen größeren Durchmesser als die Augen der Weibchen, sondern auch wesentlich mehr Facetten (Abb. 5), in selteneren Fällen kann dies aber auch umgekehrt sein (Abb. 6). Ebenfalls lässt sich feststellen, dass Flügelreduktion oder gänzliche Flügellosigkeit zumindest bei Lepidopteren meist nur das weibliche Geschlecht betrifft und dies bis auf wenige Ausnahmen (VILORIA et al. 2003) nur bei einigen Nachtfalterarten beobachtet wird.

Wir haben uns in unserer Studie auf die Augen einer sexualdimorphen Coleopterenart und dreier sexualdimorpher Lepi-

Abb. 5: Turbanaugen und Stirnauzen (Ocelli) einer nicht näher identifizierten männlichen (links) und weiblichen (rechts) Ephemeroptere. Verändert nach RIEK (1970).

Fig. 5: Turbate eyes and ocelli of unidentified male (left) and female (right) ephemeropteran. Modified after RIEK (1970).

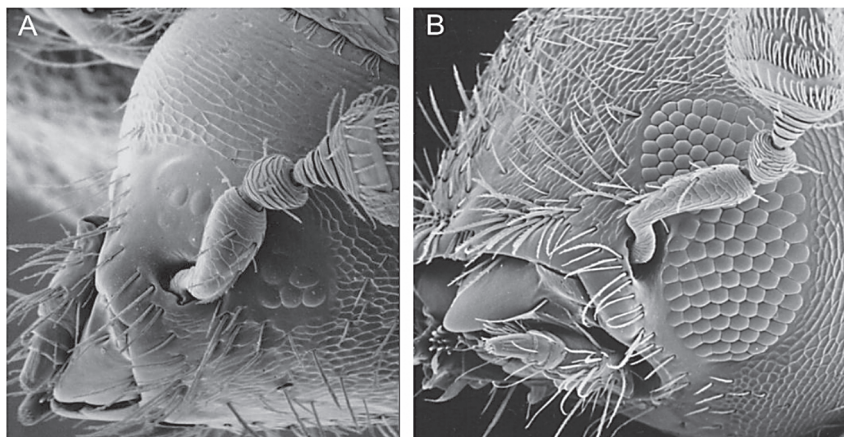
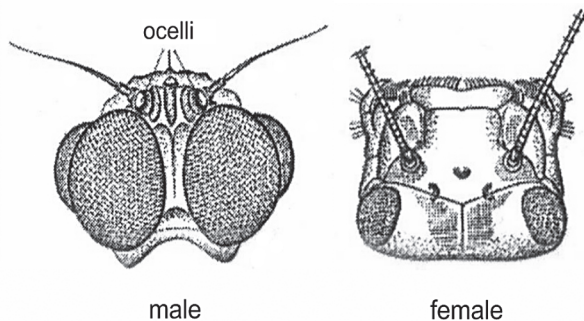


Abb. 6: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme vom Kopf eines Männchens (A) und eines Weibchens (B) des Kaffeebohlers *Hypothenemus hampei*.

Fig. 6: Scanning electron micrographs of the heads of male (A) and female (B) coffee berry borer beetle *Hypothenemus hampei*.

dopteren beschränkt (Abb. 7), müssen aber dazu sagen, dass wir allein vom morphologischen Sexualdimorphismus ausgehen, wohl wissend, dass es Arten gibt, bei denen männliche und weibliche Tiere morphologisch einander ähnlich sein mögen, ethologisch und physiologisch aber unähnlich sein können. Es gibt sogar Fälle, bei denen der Sexualdimorphismus erst offensichtlich wird, wenn innere Strukturen (außer denen natürlich, die der Reproduktion dienen) verglichen werden, z. B. das Nervensystem männlicher und weiblicher Individuen der Diptere *Conops rufipes* (NIVEN et al. 2008).

2. Material und Methoden

Die Leuchtkäfer der Art *Rhagophthalmus obbai* waren ein Geschenk von Dr. N. OHBA aus Japan und wurden von ihm auf der Okinawa-Insel „Iriomote“ gesammelt. Nur wenige Exemplare standen zur Verfügung. Von *Orgyia antiqua* konnten wir aus Eiern Hunderte von Individuen heranzüchten. Von *Acentria ephemerella* wurden drei männliche und drei weibliche Falter untersucht, die von Prof. Dr. ELISABETH GROSS zur Verfügung gestellt wurden (s. LAU et al. 2007a). Zahlreiche Weibchen und Männchen des Frostspanners *Operophtera brumata* wurden auf dem Cam-

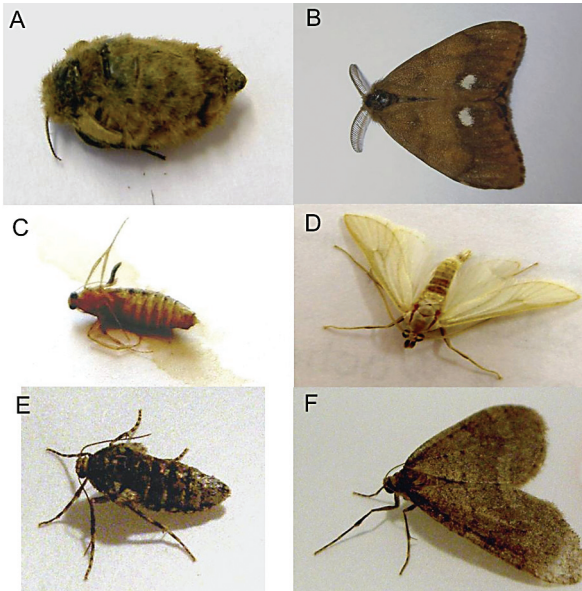


Abb. 7: Flügellose Weibchen (links) und geflügelte Männchen (rechts) von *Orgyia antiqua* (A, B), *Acentria ephemerella* (C, D) und *Operophtera brumata* (E, F). Jedes Tier ist 8 bis 10 mm lang.

Fig. 7: Wingless females (left) and winged males (right) of *Orgyia antiqua* (A, B), *Acentria ephemerella* (C, D), E) and *Operophtera brumata* (E, F). Each insect is 8 to 10 mm long.

pus der Jacobs-Universität in Bremen oder seiner Umgebung im Dezember gesammelt. Gefangene Tiere wurden eine Zeitlang beobachtet, bevor sie weiter verarbeitet wurden. In allen Fällen war die Behandlung zu mikroskopischen Untersuchungen dieselbe. Für rasterelektronenmikroskopische Beobachtungen wurden isolierte Köpfe der Insekten in einer Azetonreihe entwässert, an der Luft getrocknet, im Vakuum mit Gold bedampft und anschließend in einem Jeol JSM 5900 Rasterelektronenmikroskop bei 20 kV untersucht.

Für transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen wurden die Augen isolierter Köpfe zunächst in einer mit 0,1M Natriumcacodylat gepufferten Mischung aus 2% Paraformaldehyd und 2,5% Glutaraldehyd halbiert und über Nacht vorfixiert. Nach zweimaligem Waschen in Aqua dest. wurden die Augenhälften eine Stunde lang in einer 2%igen Lösung von OsO_4 fixiert, dann entwässert und in Epon eingebettet. Schnitte, die für das Lichtmikroskop bestimmt waren, wurden mit Toluidin-Blau einige Sekunden lang angefärbt. Die an einem Ultramikrotom mit Diamantmessern angefertigten Ultra-

dünnschnitte wurden mit Hilfe von 300-Loch-Kupfergrids aufgefangan und mit Bleicitrat sowie Uranylacetat für jeweils einige Minuten kontrastiert. Die Beobachtungen fanden in einem Zeiss 10 Transmissionselektronenmikroskop bei 60 kV statt.

Statistische Analysen bedienten sich der als SPSS bekannten statistischen Programme, wobei als signifikant ein Wert von $p < 0,05$ angenommen wurde. Weitere Details finden sich bei LAU et al. (2007b) zur elektrophysiologischen Methodik, bei MISHRA & MEYER-ROCHOW (2008) zu Beobachtungen mit ultraviolettem Licht und bei MEYER-ROCHOW & LAU (2008) zur photographischen Analyse des Augenleuchtens.

3. Ergebnisse und Diskussion

Unsere Untersuchungen am Leuchtkäfer *Rhagophthalmus obbai* zeigen, dass die Augen der Männchen nicht nur sehr viel größere Durchmesser und erheblich mehr Facetten als die der Weibchen besitzen, sondern dass es beim Männchen eine Unterscheidung zwischen einem kleineren dorsalen und einem weit größeren ventralen Bereich gibt (LAU &

MEYER-ROCHOW 2006). Während die aus nur ca. 30 Facetten bestehenden Augen der flügellosen, fast wurmartigen Weibchen als Appositionsaugen ohne größere pigmentfreie Zone zwischen dioptrischem Apparat und Retina ausgebildet sind, sind die Augen der Männchen eindeutig nach dem Superpositionsprinzip gebaut. Doch nicht nur das. Besonders im großen ventralen Augenbereich füllen die dunkeladaptierten Rhabdome fast den gesamten zur Verfügung stehenden Raum aus, verdrängen damit die Schirmpigmente bis unter die Basalmembran und erlauben, ein aus Tracheolen bestehendes Tapetum mit Reflektoreigenschaften wirksam zu werden. Zudem sind die Mikrovillarsäume der Rhabdomere ganz ausserordentlich regelmässig in 120° zueinander stehenden Richtungen angeordnet (Abb. 8). Man kann daraus schließen, dass weibliche *R. obbai* nicht mehr als Hell-Dunkel-Unterschiede wahrnehmen (was ihnen genügen dürfte, um zu registrieren, wann sie abends mit dem Leuchten zu beginnen haben), dass aber die Männchen Rezeptoren besitzen, die nicht nur hochempfindlich sind, sondern auch polarisiertes Licht wahrnehmen. Letzteres ist nur möglich, wenn Mikrovilli regelmäßig im rechten Winkel zueinander stehen, also eine orthogonale

Anordnung zeigen, oder aber jeweils um 120° versetzt sind, damit die Richtung des E-Vektors eindeutig bestimmt werden kann. (KIRSCHFELD 1972; HORVATH & VARJU 2004). Die verschiedene Ausbildung der Ommatidien im dorsalen und ventralen Augenteil korreliert mit deren unterschiedlicher Spektralempfindlichkeit, wie elektrophysiologische Ableitungen gezeigt haben (LAU et al. 2007b).

Von den drei untersuchten Falterarten zeigt *Orgyia antiqua* die größten Unterschiede im Augenaufbau zwischen Männchen und Weibchen (LAU & MEYER-ROCHOW 2007). Die Augen der Männchen sind etwa doppelt so groß wie die der Weibchen, zeigen im Gegensatz zum Weibchen eine wesentlich regelmäßigere Anordnung der Facetten (Abb. 9), besitzen eine signifikant breitere pigmentfreie Zone zwischen dioptrischem Apparat und Retina und weisen ein substantielleres Tapetum aus reflektierenden Tracheolen auf (Abb. 10). Andererseits scheinen die klareren Veränderungen in der Position der Schirmpigmente als Folge von Hell-Dunkel-Adaptationen bei Weibchen darauf hinzudeuten, dass den Augen der Weibchen größere Gefahren durch energiereiche oder langanhaltende Strahlung drohen als das bei Männchen der Fall ist. Männliche Tiere können ja wegen ihrer Flugfähigkeit intensiverer Strahlung aus dem Wege

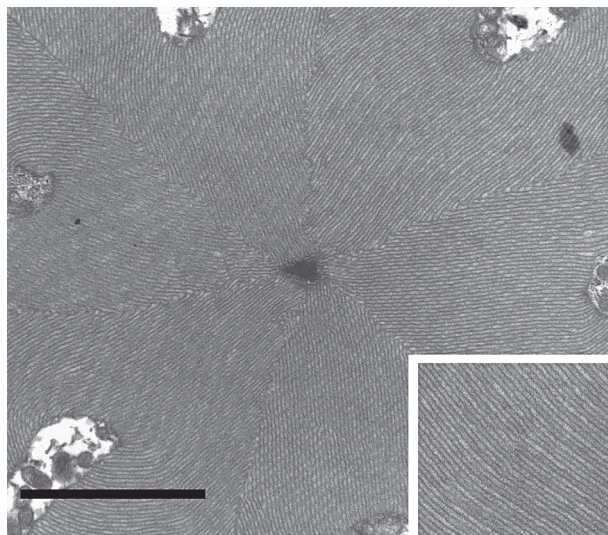


Abb. 8: Regelmäßige in drei Richtungen angeordnete Rhabdommikrovilli des Leuchtkäfermännchens von *Rhagophthalmus obbai*. Maßstab: 2 μ m. Inset: Parallel ausgerichtete Mikrovilli unter höherer Vergrößerung.

Fig. 8: Regularly arranged rhabdom microvilli in three directions of the male of the firefly *Rhagophthalmus obbai* are indicative of polarisation sensitivity. Scale: 2 μ m. Inset: parallel microvilli under higher magnification.

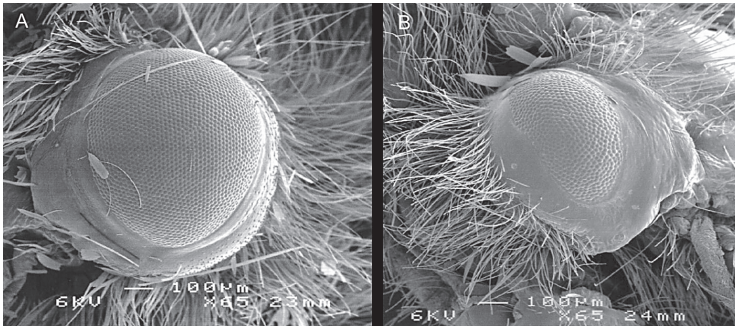


Abb. 9: Rasterelektronenmikroskopische Ansichten des Auges eines Männchens (A) und eines Weibchens (B) von *Orgyia antiqua*.

Fig. 9: Scanning electron micrographs of the eyes of *Orgyia antiqua* male (A) and female (B).

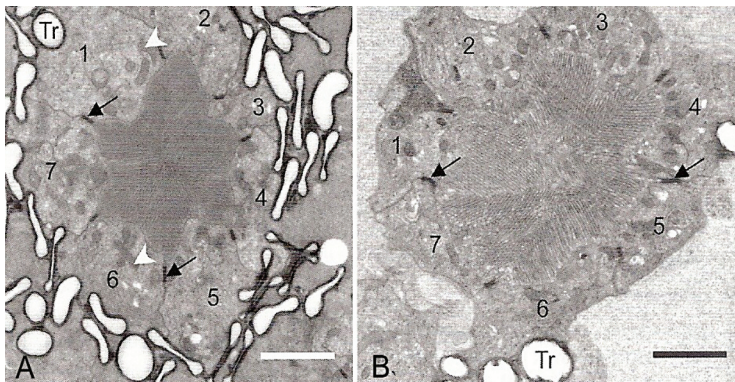


Abb. 10: Über weite Strecken werden die Rhabdome der Männchen (A) und der Weibchen (B) von *Orgyia antiqua* von nur sieben Retinulazellen aufgebaut, doch sind beim Männchen mehr Tracheolen vorhanden. Maßstab: 2 μ m.

Fig. 10: Over a wide range the rhabdoms are composed in both males (A) and females (B) of *Orgyia antiqua* of only 7 retinula cells, but in the male there are more retinal tracheoles. Scale: 2 μ m.

gehen, doch den auf Stämmen oder Halmen festgeklammerten, flugunfähigen Weibchen bietet sich diese Möglichkeit nicht. Das bessere Sehvermögen der Männchen hat vermutlich wenig mit dem Bemühen zu tun, Weibchen aus der Ferne aufzufinden (das geschieht bei Faltern mit Hilfe von Pheromonen, die vom Weibchen ausgehen und die Männchen über positiv anemotaktisches Suchverhalten in die Nähe der Weibchen bringt), sondern hilft den Männchen wohl eher, während ihres Fluges Hindernissen und Feinden auszuweichen, um letztendlich Weibchen aus geringer Entfernung optisch auszumachen.

Nach einer einstündigen Bestrahlung mit ultravioletttem Licht ($\lambda_{\max} = 351$ nm und $1,40$ kW/m²) sind die Schirmpigmente in den Augen von männlichen und weiblichen *O. antiqua* in der Hell-Position. Allerdings sind die von der UV-Strahlung erzeugten Schäden der Sehmembranen und Rezeptorzellen trotz Anwesenheit großer Mengen von Schirmpigmenten sehr viel erheblicher im Auge der Weibchen (MISHRA & MEYER-ROCHOW 2008). Das deutet darauf hin, dass in den Augen beider Geschlechter Schirmpigmente versuchen, den zerstörerischen Effekt energiereicher Strahlung zu reduzieren, doch dass die

Augen männlicher Tiere offensichtlich eine größere Resistenz gegenüber energiereicher Strahlung aufweisen, und das auch ohne große Ansammlungen von Schirmpigmenten, die ja nicht nur schützen, sondern auch eine Verdunkelung des Blickfeldes zur Folge haben. Man kann davon ausgehen, dass Augenschäden für die aktiv fliegenden Männchen ein gefährlicheres Handicap darstellen als für die sich nicht bewegenden Weibchen.

Eine weitere von uns untersuchte Falterart, bei der fliegende Männchen flugunfähige Weibchen aufsuchen, ist der Zünsler *Acentria ephemerella* (LAU et al. 2007a). Bei dieser Art entwickeln sich die Raupen im Wasser; die flügellosen Weibchen verlassen ihr aquatisches Milieu nicht. Im Wasser nach oben schwimmend, begeben sie sich zur nächtlichen Kopulation mit den umherfliegenden Männchen an die Wasseroberfläche, um nach vollendeter Kopulation zur Eiablage wieder ins Wasser hinabzutauchen. Die Geschlechter führen also recht unterschiedliche Lebensweisen und unterscheiden sich morphologisch durch das Fehlen bzw. den Besitz von Flügeln. Da die Falter nachtaktiv sind, ist es nicht verwunderlich, bei ihnen Augen vorzufinden, die nach dem Superpositionsprinzip gebaut sind. Doch wie sieht es mit geschlechtsspezifischen Unterschieden bei den Augen aus (cf. Abb. 7 c,d)?

Der Besitz cornealer Oberflächenstrukturen (sogenannter „corneal nipples“; BERNHARD et al. 1970) sowie das Vorkommen einer weiten pigmentfreien Zone zwischen dioptrischem Apparat und Retina in Kombination mit sehr großen Rhabdomen und einem reflektierenden Tapetum sind Zeichen dafür, dass es sich bei den Augen der Männchen, aber auch der der Weibchen um Augen handelt, die ausgesprochen gut an lichtarme Verhältnisse angepasst sind. Die beim Männchen allerdings längeren Kristallkegel und Retinulazellen sowie eine breitere pigmentfreie Zone sorgen für kleinere Interommatidialwinkel und Facettendurchmesser, als das bei Weibchen der Fall ist. Die Folge ist ein besseres Auflösungs-

vermögen für Männchen selbst bei geringer Lichtintensität (WARRANT & MCINTYRE 1990a, b). Die regelmäßige Anordnung der Rhabdommikrovilli in drei um 120° versetzte Richtungen bei beiden Geschlechtern (Abb. 11) lässt auf Polarisationsempfindlichkeit schließen (KIRSCHFELD 1972; HORVATH & VARJU 2004), eine Fähigkeit, die bei aquatischen Insekten zur Auffindung von Wasseroberflächen weit verbreitet ist (SCHWIND 1985, 1991; SCHWIND & HORVATH 1993; BERNATH et al. 2008). Die vermutete Polarisationsempfindlichkeit des Weibchens von *Acentria ephemerella*, das ja nie das Wasser verlässt, lässt sich als Überbleibsel aus der Zeit erklären, in der auch die weiblichen Tiere noch flugfähig waren. Diese Zeit dürfte noch nicht allzu lange zurückliegen, weil mitunter auch geflügelte Weibchen angetroffen werden können (GROSS, unveröffentl.).

Die dritte von uns untersuchte sexualdimorphe Falterart ist der Frostspanner *Operophtera brumata* (MEYER-ROCHOW & LAU 2008). Die Augen männlicher und weiblicher Tiere (Abb. 12) besitzen beide die für Nachtfalter typischen Oberflächenstrukturen auf der Cornea, weisen beide eine breite pigmentfreie Zone zwischen dioptrischen und lichtperzipierenden Strukturen auf (Abb. 13) und leuchten beide in der Nacht, wenn sie mit Licht bestrahlt werden (Abb. 14). Doch sind die Augen der Weibchen kleiner und mit nur ca. 1350 Facetten auch um etwa 1000 Facetten ärmer als die der Männchen. Obwohl die Durchmesser der Rhabdome bei beiden Geschlechtern gleich waren, so waren die Rhabdome der Männchen mit einer durchschnittlichen Länge von 85 µm doch signifikant länger als die der Weibchen (65 µm). Es sind nicht, wie gewöhnlich bei Insekten, acht Retinulazellen pro Ommatidium entwickelt, sondern vierzehn. Besondere (und regelmäßige) Ausrichtungen besitzen die Rhabdommikrovilli (zumindest in den untersuchten Augenbereichen) bei *O. brumata* nicht, was infolgedessen für diese Bereiche eine Polarisationsempfindlichkeit aus-

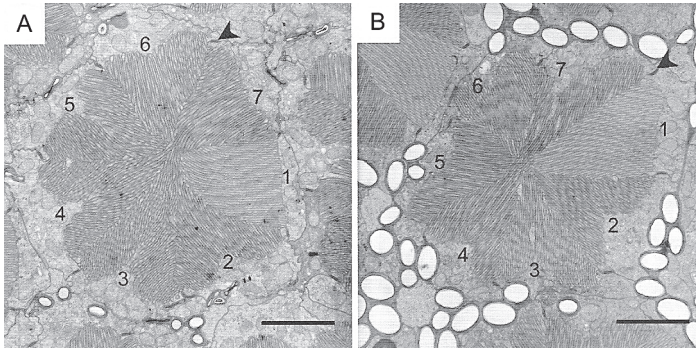


Abb. 11: Die Augen männlicher (A) und weiblicher (B) *Acentria ephemerella* Falter sind trotz sehr unterschiedlicher Lebensweisen recht ähnlich gebaut. Die regelmäßige Anordnung der Rhabdommikrovilli in drei Richtungen weist auf Polarisationsempfindlichkeit hin. Maßstab: 2 µm.

Fig. 11: The eyes of both male (A) and female (B) *Acentria ephemerella* moths possess rather similar anatomies despite the different ways of life of the sexes. The regular arrangement of the rhabdom microvilli and orientation in three directions suggests polarisation sensitivity. The scale is 2 µm.

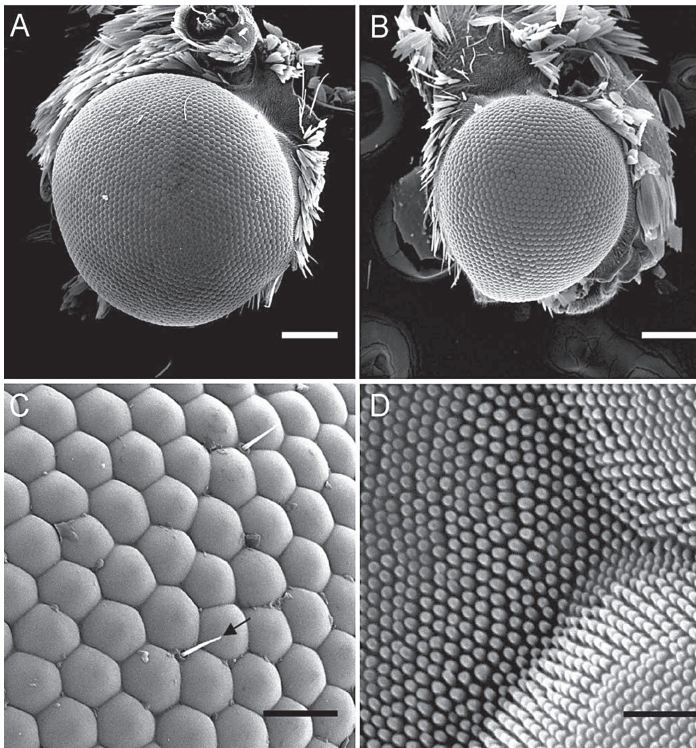


Abb. 12: Auge eines Männchens (A) und eines Weibchens (B) von *Operophtera brumata*. (C) Detail aus dem Auge des Männchens; „Haar“ (Sinneshaar?) zwischen den Facetten (Pfeil). (D) Corneale Oberflächenskulpturen („corneal nipples“). Maßstab: 150 µm (A, B); 20 µm (C) und 1 µm (D).

Fig. 12: Eye of male (A) and female (B) *Operophtera brumata*. (C) Detail of the male eye; interfacial hair (arrow). (D) Corneal nipples. Scale : 150 µm (A, B); 20 µm (C) and 1 µm (D).

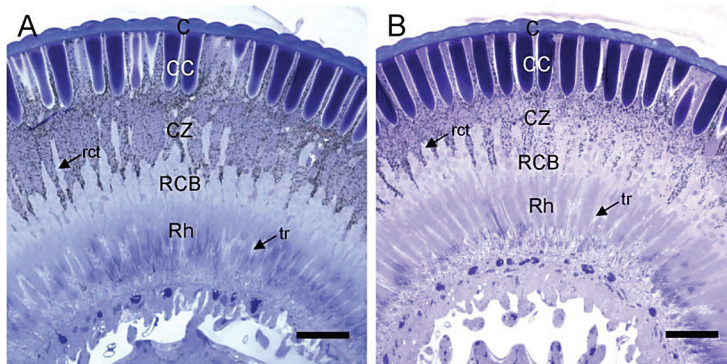


Abb. 13: Lichtmikroskopische Längsschnitte durch die Augen eines Männchens (A) und eines Weibchens (B) von *Operophtera brumata*. RCB = Rezeptorzellkörper, 'tr' = Tracheole, 'rct' = Retinulazelltrakt. Beide Augen befanden sich zur Zeit der Fixierung im helladaptierten Zustand, der dadurch charakterisiert ist, dass Schirmpigmentgrana tief in die pigmentfreie Zone (CZ) eindringen. Weitere Abkürzungen s. Abb. 2. Maßstab: 50 µm.

Fig. 13: Light microscopical longitudinal sections through the eyes of a male (A) and a female (B) *Operophtera brumata*. RCB = receptor cell body, 'tr' = tracheole, 'rct' = retinula cell tract. At the moment of fixation both eyes were in the light-adapted state, which explains the position of the screening pigments deep inside the clear-zone (CZ). For further abbreviations see Fig. 2. Scale: 50 µm.

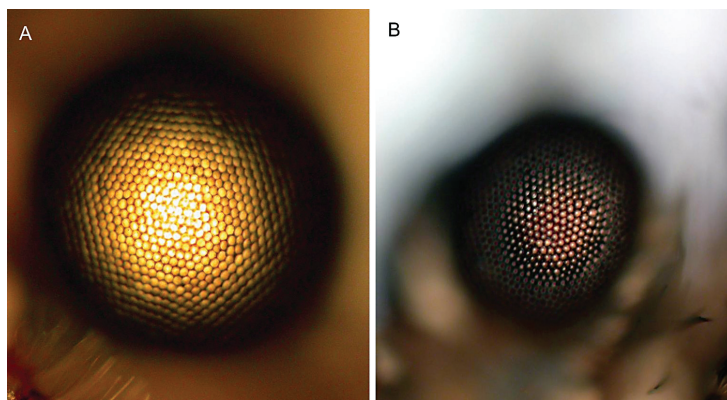


Abb. 14: Augenleuchten dunkeladaptierter Männchen (A) und Weibchen (B) von *Operophtera brumata*. Die Durchmesser der beiden Augen betragen ca. 0,7 mm (Männchen) und 0,5 mm (Weibchen).

Fig. 14: Eyeglow in dark-adapted male (A) and female (B) *Operophtera brumata*. The diameters of the eyes are approximately 0.7 mm for the male and 0.5 mm for the female eye.

schließt. Für manche Insektenaugen ist es bekannt, dass eine sehr schmale dorsale Randregion zum Polarisationssehen genutzt wird (LABHART & MEYER 1999).

Die längeren Rhabdome und kleineren Interommatidialwinkel des Männchens lassen allerdings wieder den Schluss zu, dass das Auflösungsvermögen der im Abendlicht dahin-

fliegenden Männchen besser ist als das der auf der Baumrinde sitzenden oder krabbelnden flugunfähigen Weibchen (WEHNER & SRINIVASAN 1984). Ein weiterer Unterschied betrifft die Geschwindigkeit, mit der die Augen von Dunkel- in Hellstellung übergehen können. Das charakteristische Augenleuchten beruht ja darauf, dass einfallendes Licht un-

gehindert das Tapetum erreichen kann und dort reflektiert wird, um der Retina eine zweite Lichtwahrnehmung zu gestatten. In der Hellstellung des Auges wandern aber Schirmpigmente vor das Tapetum und verdunkeln (und letztendlich verhindern) somit das Augenleuchten, denn nun treffen die ins Auge eindringenden Lichtstrahlen vieler benachbarter Facetten ja auf Schirmpigmentgrana und erreichen somit nicht mehr das Tapetum. Dieser Wechsel von der Dunkel- zur Hellstellung (Abb. 4) benötigt bei Männchen mit etwa 4 min nur eine halb so lange Zeit wie bei Weibchen. Offensichtlich ist es für Männchen, die bei ihrem Flug durch Waldungen und Baumbestände Hindernissen ausweichen müssen, von Bedeutung, sich Unterschieden in der Lichtintensität schneller anpassen zu können, als das die Weibchen vermögen. Letztere brauchen zwar auch eine gewisse Lichtempfindlichkeit und Sehschärfe, um am Baum entlang zu laufen, Eiablageplätze zu finden, Feinden auszuweichen usw., doch für die fliegenden Männchen scheint ein gutes Sehvermögen eindeutig wichtiger zu sein.

Lassen sich nun allgemeingültige Folgerungen aus den Ergebnissen ziehen? Es ist offensichtlich so, dass physisch aktivere Individuen größere Augen besitzen als Individuen, die eine eher sesshafte Lebensweise führen. Am klarsten ist das bei dem Leuchtkäfer *R. obbai* zu erkennen. Bei dieser Art bewegt sich das wurmähnliche Weibchen, sobald es dunkel geworden ist, lediglich vom Tagesversteck unter dem Erdreich über die Erdoberfläche und beginnt mit gelblichgrünem Licht zu leuchten. Die Männchen fliegen währenddessen umher und schauen nach unten, immer auf der Suche nach dem Lichtsignal eines Weibchens, das sie mit Hilfe ihrer hochgradig lichtempfindlichen Superpositionsaugen orten. Die vermutlich vorhandene Polarisationsempfindlichkeit könnte Kontraste im Sehfeld erhöhen und der kleinere, nach oben weisende Augenteil scheint auf das vom Abendhimmel herabstrahlende kurzwellige-

re Licht eingestellt zu sein (HORVATH & VARJU 2004; LAU et al. 2007b).

Wenden wir uns den sexualdimorphen Faltern zu und vergleichen deren Augen miteinander (Tab. 1), so sehen wir sofort, dass die größten Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bei *O. antiqua* auftreten. Wie beim oben diskutierten Leuchtkäfer sind die Weibchen fast larvenartig und bewegen sich so gut wie nicht von der Stelle; ihre Augen sind wesentlich kleiner als die der Männchen und reagieren auf Überstimulierung mit Schänden, die beim Auge des Männchens ausbleiben. Da für die auch bei Tage herumfliegenden Männchen ein intaktes Sehvermögen wichtiger sein sollte als für die Weibchen, ist es nicht verwunderlich, dass die ersteren nicht von heller, energiereicher Strahlung beeinträchtigt werden. Aus der Anordnung der Mikrovilli kann man auf Polarisationsempfindlichkeit schließen, die bei der Orientierung im Raum von Nutzen sein könnte (WEHNER 1981).

Polarisationsempfindlichkeit sollte auch die Augen von *A. ephemerella* auszeichnen, denn auch bei diesem Falter weist die Anordnung der Mikrovilli bei Männchen und Weibchen darauf hin. Hier steht eine solche Fähigkeit sicherlich im Zusammenhang mit der Notwendigkeit, Wasserflächen zu sichten (Schwind 1985, 1991; HORVATH & VARJU 2004), denn diese Art ist ja in ihrer Entwicklung ans Wasser gebunden. Allerdings sollte nicht verschwiegen werden, dass das Auffinden von Wasser auch ohne Polarisationsempfindlichkeit möglich ist (BERNATH et al. 2008). Signifikante Unterschiede existieren hinsichtlich des Facettendurchmessers, der Kristall- und Rhabdomlängen sowie der Breite der pigmentfreien Zone im Auge; sie deuten darauf hin, dass das Auge der männlichen Falter nicht nur lichtstark ist, sondern auch ein besseres Auflösungsvermögen besitzt als das der auf dem Wasser (oder im Wasser) befindlichen, flugunfähigen, aber dennoch mobilen Weibchen. Da ab und an auch noch geflügelte Weibchen auftreten können, ist es nicht

Tab. 1: Vergleich anatomischer Daten von Augen männlicher und weiblicher *Orgyia antiqua*, *Acentria ephemerella* und *Operophtera brumata*. Nach: ¹LAU & MEYER-ROCHOW (2007a), ²LAU et al. (2007), ³MEYER-ROCHOW & LAU (2008)

Table 1: Comparison of anatomical data of the eyes of male and female *Orgyia antiqua*, *Acentria ephemerella* and *Operophtera brumata*.

Parameter	Einheit	<i>O. antiqua</i> ¹		<i>A. ephemerella</i> ²		<i>Op. brumata</i> ³	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
Fazettenzahl pro Auge	-	2224	900	963	933	2174	1352
Größte Augenbreite	µm	770	560	411	421	729	557
Ommatidienlänge	µm	267.4	207.4	181.0	164.8	265.8	217.9
Interommatidialwinkel	Grad	1.9	3.0	3.8	4.1	2.8	3.2
Kristallkegellänge	µm	55.8	55.0	54.7	49.5	58.8	55.1
Corneadicke	µm	16.7	18.0	8.4	7.4	12.4	13.6
Pigmentfreie Zone	µm	102.0	47.4	56.9	45.2	111.6	77.4
Rhabdom length	µm	105	100	62.9	54.7	85.1	65.4
Zahl der Retinulazellen	-	7 + 1	7 + 1	8 + 1	8 + 1	14	14

verwunderlich, dass die Augen der beiden Geschlechter weniger voneinander abweichen als die von *O. antiqua*.

Bei *O. brumata* fällt ultrastrukturell sofort auf, dass die Zahl der auf ein Ommatidium beschränkten Retinulazellen, genau wie bei der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* (FISCHER & HORSTMANN 1971), größer ist als bei den anderen untersuchten Arten. Auch sind die Rhabdommikrovilli nicht gegenläufig angeordnet, so dass helligkeitsinvariantes Polarisationssehen angenommen werden könnte. Eine schraubige Verdrillung des Rhabdoms würde ein Polarisationsempfinden völlig unmöglich gestalten, weil dann die Sehpigmentdipole nicht mehr nur in zwei Richtungen weisen (WEHNER et al. 1975), doch ist nicht bekannt, ob eine solche Rhabdomverdrillung im Auge von *Op. brumata* auftritt. Die Augen dieser Art sind am stärksten an die nächtlichen Verhältnisse angepasst. Aber wie bei den anderen Faltern sind es wieder die Augen der Männchen, die höchste Lichtempfindlichkeit mit optimalem

Auflösungsvermögen verbinden, signifikant schmalere Interommatidialwinkel aufweisen und ein ausgeprägteres Tapetum besitzen. Alles deutet daraufhin, dass die Männchen während ihrer Flüge zwischen Zweigen und Ästen niedriger Bäume Lichtintensitätsschwankungen ausgesetzt sind, die ihre Augen besser bewältigen können als die der Weibchen. Doch da bei dieser Art die Weibchen ebenfalls mobil sind (sie kriechen ja an der Rinde des Baumes empor), ist die Augenregression bei ihnen weniger fortgeschritten als bei *O. antiqua* (Tab. 1).

Es ist geplant, die Untersuchungen fortzusetzen, weitere Arten, z. B. die der Sackträgerfamilie Psychidae, in das Programm mit aufzunehmen und zur funktionellen Analyse des Sehvermögens elektrophysiologische Daten heranzuziehen. Arten, bei denen männliche und weibliche Individuen einander unähnlich sind und zudem weitgehend verschiedene Lebensräume besiedeln sowie voneinander abweichende Gewohnheiten und Verhaltensmuster zeigen, sind dafür besonders gut geeignet.

Danksagung

Für die Überlassung des Materials geht ein herzlicher Dank an Dr. STANLEY TING FAN LAU (Taiwan National University, Taipei, Taiwan); für die computergemäße Bearbeitung der Illustrationen war Frau AYU SHIMOYAMA zuständig. Bei der Beschaffung des Insektenmaterials waren behilflich Dr. NOBUYOSHI OHBA (Yokosuka Museum, Japan), Dr. HANSBERT SCHIKORA (Hochschule Vechta, Deutschland) und Hr. PEKKA TOKOLA (Alaaste Norssi, Oulu, Finland). Eine kleine Zahl ultradünner Schnitte wurde in der elektronenmikroskopischen Abteilung von Herrn Prof. Dr. WOLFGANG HEYSER an der Universität Bremen untersucht. Abbildung 6 stammt aus dem Archiv des „Electron Microscopy Centre“ der University of the West Indies (Kings-ton, Jamaica), dessen Direktor der Autor 1991 bis 1995 war.

Literatur

- BEERSMA, D.G.M., STAVENGA D.G., & KUIPER, J.W. (1977): Retinal lattice, visual field and binocularities in flies. *Journal of Comparative Physiology* 119: 207-220.
- BERNATH, B., HORVATH, G., GAL, J., FEKETE, G., & MEYER-ROCHOW, V.B. (2008): Polarized light and oviposition site selection in the yellow fever mosquito: No evidence for positive polarotaxis in *Aedes aegypti*. *Vision Research*, in press.
- BERNHARD, C.G., GEMNE, G., & SALLSTRÖM, J. (1970): Comparative ultrastructure of corneal surface topography in insects with aspects on phylogenesis and function. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 67: 1-25.
- BURGHASE, F. (1981): The structure of the double-eyes of *Baetis* and uniform eyes of *Ecdyonurus* (Ephemeroptera). *Zoomorphologie* 98: 17-34.
- BURTON, B.G., & LAUGHLIN, S.B. (2003): Neural images of pursuit targets in the photoreceptor arrays of male and female houseflies, *Musca domestica*. *Journal of Experimental Biology* 206: 3963-3977.
- EGUCHI, E. (1999): Polarized light vision and rhabdom. S. 125-142 in: EGUCHI, E. (ed.): *Atlas of arthropod sensory receptors*. Springer Verlag; Tokyo.
- EXNER, S. (1891): *Die Physiologie der facetirten Augen von Krebsen und Insekten*. Franz Deuticke Verlag; Leipzig.
- GOKAN, N., & MEYER-ROCHOW, V.B. (2000): Morphological comparisons of compound eyes in Scarabaeoidea (Coleoptera), related to the beetles' daily activity maxima and phylogenetic positions. *Journal of Agricultural Science* 45: 15-61.
- FISCHER, A., & HORSTMANN, G. (1971): Der Feinbau der Augen der Mehlmotte, *Ephesia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralididae). *Zeitschrift für Zellforschung* 116: 275-304.
- GULLAN, P.J., & CRANSTON, P.S. (2000): *The insects – an outline of entomology*. Blackwell; Oxford, U.K.
- HORNSTEIN, E.P., CARROLL, D.C., ANDERSON, J.C., & LAUGHLIN, S.B. (2000): Sexual dimorphism matches photoreceptor performance to behavioural requirements. *Proceedings of the Royal Society, London B* 267: 2111-2117.
- HORRIDGE, G.A., & MCLEAN, M. (1978): The dorsal eye of the mayfly *Atalophlebia* (Ephemeroptera). *Proceedings of the Royal Society, London B* 200: 137-150.
- HORVATH, G., & VARJU, D. (2004): *Polarized light in animal vision – polarization patterns in nature*. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.
- KIRSCHFELD, K. (1972): Die notwendige Anzahl zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes. *Zeitschrift für Naturforschung* 27b: 578-579.
- KIRSCHFELD, K., & WENK, P. (1976): The dorsal compound eye of simuliid flies: an eye specialized for the detection of small, rapidly moving objects. *Zeitschrift für Naturforschung* 31c: 764-765.
- LABHART, T., & MEYER, E.P. (1999): Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye. *Microscopy, Research and Technique* 47: 368-379.
- LAND, M.F. (1981): Optics and vision in invertebrates. S. 472-592 in: AUTRUM, H. (ed.): *Handbook of sensory physiology*, Vol. VII/6B Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

- LAU, T.F.(S.), & MEYER-ROCHOW, V.B. (2006): Sexual dimorphism in the compound eye of *Rhagophthalmus obbai* (Coleoptera: Rhagophthalmidae): I. Morphology and ultrastructure. Journal of Asia-Pacific Entomology 9: 19-30.
- LAU, T.F.(S.), & MEYER-ROCHOW, V.B. (2007): The compound eye of *Orgyia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae): Sexual dimorphism and light/dark adaptational changes. European Journal of Entomology 104: 247-258.
- LAU, T.F.(S.), GROSS, E.M., & MEYER-ROCHOW, V.B. (2007a): Sexual dimorphism and light-dark adaptation in the compound eyes of male and female *Acentria ephemerella* (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae). European Journal of Entomology 104: 459-470.
- LAU, T.F. (S.), OHBA, N., ARIKAWA, K., & MEYER-ROCHOW, V.B. (2007b): Sexual dimorphism in the compound eye of *Rhagophthalmus obbai* (Coleoptera: Rhagophthalmidae): II. Physiology and function of the eye of the male. Journal of Asia-Pacific Entomology 10: 27-31.
- MEYER-ROCHOW, V.B. (1971): Fixierung von Insektenaugen mit Hilfe eines Netzmittels: Das Dorsalauge der Eintagsfliege *Atalophlebia costalis*. Mikrokosmos 60: 348-352.
- MEYER-ROCHOW, V.B. (1999): Compound eye: circadian rhythmicity, illumination, and obscurity. S. 97-124 in: EGUCHI, E., & TOMINAGA, Y. (eds): Atlas of arthropod sensory receptors – Dynamic morphology in relation to function. Springer Verlag; Tokyo.
- MEYER-ROCHOW, V.B., & GAL, J. (2004): Dimensional limits for arthropod eyes with superposition optics. Vision Research 44: 2213-2223.
- MEYER-ROCHOW, V.B., & GOKAN, N. (1988): The eye of the tenebrionid *Lepispilus sulcicollis* (Coleoptera) and some ecophysiological predictions based on eye anatomy. New Zealand Natural Sciences 15: 79-89.
- MEYER-ROCHOW, V.B., & HERRIDGE, G.A. (1975): The eye of *Anoplognathus* (Coleoptera, Scarabaeidae). Proceedings of the Royal Society, London, B 188: 1-30.
- MEYER-ROCHOW, V.B., & LAU, T.F.(S.) (2008): Sexual dimorphism in the compound eye of male and female *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae). Invertebrate Biology 127: 201-216.
- MISHRA, M., & MEYER-ROCHOW, V.B. (2008): Eyes of male and female *Orgyia antiqua* (Lepidoptera; Lymantriidae) react differently to an exposure with UV-A. Micron 38: 471-480.
- NILSSON, D.E. (1989): Optics and evolution of the compound eye. S. 30-73 in: STAVENGA, D.G., & HARDIE, R.C. (eds): Facets of vision. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.
- NIVEN, J.E., GRAHAM, C.G., & BURROWS, M. (2008): Diversity and evolution of the insect ventral nerve cord. Annual Review of Entomology 53: 253-271.
- O'GRADY, G.E., & MCIVER, S.B. (1986): Fine structure of the compound eye of the black fly *Simulium vittatum* (Diptera: Simuliidae). Canadian Journal of Zoology 65: 1454-1469.
- RIEK, E.F. (1970): Ephemeroptera – Mayflies. S. 224-240 in: Commonwealth Scientific and Industrial Organization (ed.): The insects of Australia. Melbourne University Press; Melbourne.
- SCHWIND, R. (1985): Sehen unter und über Wasser, Sehen von Wasser. Naturwissenschaften 72: 334-352.
- SCHWIND, R. (1991): Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. Journal of Comparative Physiology A 169: 531-540.
- SCHWIND, R., & HORVATH, G. (1993): Reflection-polarization pattern at water surfaces and correction of a common representation of the polarization pattern of the sky. Naturwissenschaften 80: 82-83.
- STREBLE, H. (1960): Die Augen der Eintagsfliege *Cloeon dipterum*. Mikrokosmos 49: 237-244.
- VILORIA, A.L., PYRCZ, T.W., WOJTUSIAK, J., FERRER-PARIS, J.R., BECCALONI, G.W., SATTLER, K., & LEES, D.C. (2003): A brachypterous butterfly. Proceedings of the Royal Society London B (Supplement) 270: S21-S24.
- WARRANT, E., & MCINTYRE, P.D. (1990a): Limitations to resolution in superposition eyes. Journal of Comparative Physiology (A) 167: 785-803.
- WARRANT, E., & MCINTYRE, P.D. (1990b): Screening pigments, aperture and sensitivity in the dung beetles superposition eye. Journal of Comparative Physiology 167: 805-815.
- WEHNER, R. (1981). Spatial vision in arthropods. S. 287-616 in: AUTRUM, H. (ed.): Handbook of sensory physiology, Vol. VII/6C Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

- WEHNER, R., & SRINIVASAN, M.V. (1984): The world as the insect sees it. S. 29-47 in: LEWIS, T. (ed.): Insect communication. Academic Press; London, New York.
- WEHNER R., BERNARD, G.D., & GEIGER, E. (1975): Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *Journal of Comparative Physiology* 104: 225-245.
- ZELL, J. (1983): Sexual dimorphism in the visual system of flies: the compound eyes and neural superposition in Bibionidae (Diptera). *Journal of Comparative Physiology* 150: 379-393.

Prof. Dr. Dr. Victor Benno Meyer-Rochow
Faculty of Engineering and Sciences
Jacobs University (chemals 'International
University Bremen')
P. O. Box 750561
D-28725 Bremen
E-Mail: b.meyer-rochow@jacobs-university.de
und
Department of Biology
University of Oulu
P. O. Box 3000
SF-90014 Oulu, Finland
E-Mail: vmr@cc.oulu.fi

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer-Rochow Victor Benno

Artikel/Article: [Zur funktionellen Bedeutung unterschiedlicher Augenstrukturen bei sexualdimorphen Nachtfaltern und Leuchtkäfern: eine kurze Zusammenfassung neuerer Ergebnisse. On the Functional Significance of Different Eye Structures in Sexually Dimorph Moths and Fireflies: a Brief Review of Recent Results 193-208](#)