

# Flügelgeschichten – Was Schmetterlingsflügel über die Evolution und den Zustand von Populationen erzählen

Wing stories – What butterfly wings tell about the evolution and the status of populations

JAN CHRISTIAN HABEL & THOMAS SCHMITT

**Zusammenfassung:** Die Ausprägung eines Schmetterlingsflügels ist einmalig und kann zwischen Individuen stark variieren. In diesem Beitrag werden Arbeiten vorgestellt, die sich auf Basis geometrischer Morphometrie von Flügelstrukturen von Schmetterlingen mit der Biogeographie und dem Zustand von Populationen beschäftigen. Die Schmetterlingsarten *Polyommatus coridon* und *Melanargia galathea* zeigen über ihr Areal starke Differenzierungen in der Organisation der Flügeladern. Diese Differenzierungen sind auf die Isolation dieser Arten in unterschiedlichen und nicht miteinander in Kontakt stehenden Refugien während der Glaziale zurückzuführen. Für kleine und geographisch isolierte Reliktpopulationen der stark bedrohten Schmetterlingsart *Lycaena helle* sowie an den beiden Blutströpfchenarten *Zygaena carniolica* und *Z. viciae* zeigen geometrisch-morphometrische Studien signifikante Abweichungen bilateraler Symmetrien der Flügelstrukturen; eine solche erhöhte fluktuierende Asymmetrie wird häufig als ein Index für Umweltstress interpretiert. Anhand der Arten *Erebia pandrose*, *Erebia ligea* und *Parage aegeria* wird deutlich, dass Flügelstrukturen häufig Anpassungen an lokale Umweltbedingungen aufweisen. Auf Grundlage dieser Beispiele wird aufgezeigt, dass auch im Zeitalter sich rasant weiterentwickelnder molekulargenetischer Analysetechniken klassische Methoden, wie die der geometrischen Morphometrie, wichtige Informationen zur Evolutionsgeschichte und zur naturschutzfachlichen Bewertung von Arten und Populationen liefern können und daher eine zentrale Rolle in der Biologie und Ökologie einnehmen.

**Schlüsselwörter:** Anpassung, Biogeographie, fluktuierende Asymmetrie, Flügelmorphometrie, Flügelädern, geometrische Morphometrie, Selektion, Tagfalter

**Summary:** The design of the wing of a butterfly is unique and shows strong variation among individuals. In this contribution we present various studies based on geometric morphometrics of wing-vein structures of butterflies. These structures may give information about the past biogeographic history and the recent status of local populations. The butterflies *Polyommatus coridon* and *Melanargia galathea* show strong differentiation of wing-vein structures over their distribution range. The strong differentiations in these species evolved in the wake of persisting in distinct refugia during the past glacial stages. Small and isolated relict populations of the highly endangered butterfly species *Lycaena helle* as well as of the two burnet moth species *Zygaena carniolica* and *Z. viciae* show severe deviations of bilateral symmetries in wing-vein structures based on geometric morphometric analyses; such increased levels in fluctuating asymmetry are frequently interpreted as an index of environmental stress. The species *Erebia pandrose*, *Erebia ligea* and *Parage aegeria* show that wing structures reflect adaptations on local environmental conditions. These examples underline that even in times of rapid development in molecular analytical approaches classical methods like geometric morphometrics provide relevant information on the evolution and the conservation of species and populations and hence play a central role in biology and ecology.

**Keywords:** Adaptation, biogeography, fluctuating asymmetry, wing morphometry, wing veins, geometric morphometry, selection, butterfly

## Prolog

„Vorhersagbarkeit: Kann der Flügelschlag eines Schmetterlings in Brasilien einen Tornado in Texas auslösen?“ (Originaltitel in Englisch: Predictability: Does the flap of a butterfly's wings in Brazil set off a tornado in Texas?). Mit diesem Vortragstitel auf der Jahrestagung der „American Association for the Advancement of Science“ im Jahr 1972 machte EDWARD N. LORENZ darauf aufmerksam, dass komplexe nichtlineare Systeme, die einer hohen Dynamik unterliegen, eine große Empfindlichkeit gegenüber selbst kleinen Abweichungen in den Anfangsbedingungen aufweisen und letztendlich zu völlig unterschiedlichen Endergebnissen führen können. Dieser Vergleich war namensgebend für den sogenannten ‚Schmetterlingseffekt‘ (englisch: butterfly effect) (LORENZ 1963), nach dem der Schlag eines kleinen Schmetterlingsflügels auf einer Blumenwiese, zumindest in der Theorie, große Effekte an einem anderen Ort der Welt haben kann. Betrachtet man die Flügel mehrerer Individuen einer Schmetterlingsart beispielsweise eine Serie einer Art in einem Schaukasten, fällt schnell die große Bandbreite, die Varianz an Flügelgröße, Färbung, Zeichnung und Flügelstruktur auf. Es lohnt sich, sich mit Schmetterlingsflügeln genauer zu befassen, was wir im Folgenden tun werden.

## 1. Einleitung

Die individuelle Morphologie eines Schmetterlingsflügels, der Phänotyp, wird maßgeblich durch den zugrunde liegenden Genotyp bestimmt sowie von den Bedingungen im Verlauf der Ontogenese beeinflusst. Umweltbedingungen wie Klima oder Prädationsdruck wirken als direkte Selektionsmechanismen über die morphologischen Charakteristika auf den Genotyp. Die auf den Phänotyp wirkende Selektion hat somit unmittelbare Konsequenzen für die genetische Konstitution von Populationen und

somit die Evolution von Arten (SCHLUTER 1995; RAINEY & TRAVISANO 1998; MULLEN & HOECKSTRA 2008; MAHLER et al. 2010). Flügelmorphen von Organismen wie Schmetterlingen haben deshalb seit langem zahlreiche Wissenschaftler fasziniert und inspiriert, stellen sie doch ein geeignetes Forschungsobjekt dar, um evolutionsbiologische, ökologische, verhaltensbiologische, biogeographische und naturschutzbiologische Prozesse zu studieren (BREUKER et al. 2006). Das vielleicht berühmteste Beispiel ökologischer Einwirkungen auf die Morphologie von Schmetterlingsflügeln ist der Industriemelanismus des Birkenspanners *Biston betularia* in England, der noch bis heute in zahlreichen Lehrbüchern als Paradebeispiel natürlicher Selektion aufgeführt wird. Die Flügelfärbungen der Individuen der betroffenen Populationen dieses Spanners verschoben sich als Reaktion auf die veränderte Umwelt im Zuge der Industrialisierung von Generation zu Generation immer mehr von ursprünglich hellen Mustern zu fast einheitlichem Schwarz. Grund hierfür war, dass die von Ruß bedeckten Birkenstämme, die außerdem durch weitere Schadstoffen (wie Schwefel) ihren ursprünglichen Flechtenbewuchs eingebüßt hatten, hierdurch eine dunklere Grundfärbung aufwiesen. Man nahm an, dass Individuen mit dunklen Flügelmorphen somit einen Selektionsvorteil hatten, denn sie wurden weniger von Prädatoren aufgespürt und konnten hierdurch mehr zur Folgegeneration beitragen, so dass sie sich sukzessive durchsetzten. Mit der starken Reduktion der Schadstoffemissionen und der Rückkehr der Flechten an die Bäume invertierte sich der Selektionsdruck erneut und Individuen der ursprünglichen, weißgefleckten Morphen nahmen wieder an Frequenz zu. So sehr dieses Beispiel Evolutionsbiologen begeistert und inspiriert, so umstritten ist es bis heute, da *B. betularia* tagsüber nur selten auf diesen Stämmen anzutreffen ist und somit die Stammfärbung einen eher untergeordneten Effekt auf den

Selektionsdruck hat (siehe COYNE 1998; SARGENT et al. 1998).

Umfangreiche Serien präparierter Schmetterlinge, die sich heute in privaten und öffentlichen Sammlungen befinden, stellen hervorragende Arbeitsgrundlagen für wissenschaftliche Studien zur Morphologie von Schmetterlingsflügeln dar. Sowohl räumlich wie auch zeitlich deckt dieses Material häufig große Skalen ab. Das simple Vermessen von Flügelstrukturen mag manchem antiquiert erscheinen – besonders in einer Zeit, in der durch neue Sequenzieretechniken ganze Genome mit überschaubarem finanziellem und zeitlichem Aufwand analysiert werden können. Allerdings kann bei genetischen Analysen oft nur schwer ein direkter Zusammenhang zwischen bestimmten Genen und deren Funktionalität hergestellt werden. Hingegen lassen sich für morphologische Charakteristika vergleichsweise leicht bestimmte Funktionen wie Partnererkennung, Attraktivität, Flugverhalten oder physiologische Eigenschaften und somit konkrete Selektionsmechanismen zuordnen (BREUKER et al. 2006).

Anhand unterschiedlicher Arbeiten wird im Folgenden die hohe biologische Aussagekraft geometrisch-morphometrischer Vermessungen von Flügelstrukturen, die an zahlreichen Individuen unterschiedlicher Schmetterlingsarten durchgeführt wurden, dargelegt. Es wird die Relevanz von morphologischen Studien und damit auch der große wissenschaftliche und naturschutzfachliche Wert von naturkundlichen Sammlungen herausgearbeitet. Dabei werden wir auf die folgenden drei Aspekte eingehen: (i) Räumliche Differenzierungen zur Analyse der biogeographischen Geschichte, am Beispiel der Arten *Polyommatus coridon* und *Melanargia galathea*; (ii) zeitliche Veränderung der Flügelvarianz innerhalb von Individuen (also Abweichungen zwischen linker und rechter Flügelseite eines Individuums) als naturschutzrelevanter Prädiktor für den Zustand von Populationen, am Beispiel von

*Lycaena helle* und zwei Zygaenenarten sowie (iii) verhaltensbiologische Anpassungen an unterschiedliche Umwelten durch morphologische Anpassungen, am Beispiel von *Pararge aegeria* und zweier Mohrenfalterarten (*Erebia pandrose* und *E. ligea*).

## 2. Datengrundlagen

Die Qualität einer auf morphologischen Daten basierenden wissenschaftlichen Arbeit hängt zunächst von der Qualität und dem Umfang der ihr zu Grunde liegenden Rohdaten ab, also dem gespannten Sammlungsmaterial der ausgewählten Schmetterlingsarten. Um eine ausreichende Stichprobengröße zu erzielen, muss ausreichend Material zu einem bestimmten Zeitpunkt an einem bestimmten Ort (idealerweise einer Generation eines lokalen Vorkommens) gesammelt worden sein. Serien aus Zuchten, bei denen oft alle Individuen von einem Raupengespinnt abstammen oder die Eiablage *ex situ* durch ein einziges Weibchen erfolgte, spiegeln nicht die natürliche Variabilität einer lokalen Population einer Art wider. Auch erfolgen Zuchten unter völlig anderen Bedingungen als im Freiland (Temperatur, Beleuchtung, Feuchtigkeit, Nahrungsverfügbarkeit), so dass die gemeinsame Analyse von Zucht- und Freilandmaterial generell problematisch ist. Außerdem können für wissenschaftliche Arbeiten ausschließlich Individuen berücksichtigt werden, für die alle notwendigen Informationen wie Sammeldatum und Lokalität vollständig vorliegen. Wie detailliert diese Angaben sein müssen, hängt letztendlich von der jeweiligen Fragestellung ab. Nähere Informationen zur Vorgehensweise der standardisierten Datenaufnahme wie Fotografieren und Vermessen sind in HÄUSER et al. (2005) detailliert zusammengefasst.

Die meisten in diesem Beitrag vorgestellten Beispiele basieren auf sogenannten Landmarken (englisch: landmarks). Bei dieser Technik werden Punkte manuell an

Kreuzungs- bzw. Endpunkte der Flügeladern von (Schmetterlings)Flügeln gesetzt. Anschließend werden mit Hilfe entsprechender Programme Relationen zwischen diesen Punkten ermittelt. Hieraus lassen sich die Flügelvarianzen (1) zwischen lokalen Populationen bzw. Gruppen, (2) zwischen Individuen innerhalb einer Population sowie (3) innerhalb eines Individuums, also zwischen linker und rechter Flügelhälfte, ermitteln. Es können aber auch Distanzen zwischen im Vorfeld gewählten Landmarken ermittelt werden. Im Internet kostenlos verfügbare Programme wie TpsDig, TpsDig2, MorphoJ und andere haben in den letzten Jahren zu einer qualitativen Verbesserung und Vereinfachung von morphologischen Studien und somit zu einer Renaissance der geometrischen Morphometrie geführt (ADAMS et al. 2004; KLINGENBERG 2008; LAWING & POLLY 2009). Es sei an dieser Stelle auch darauf verwiesen, dass die Durchführung von morphometrischen Analysen, anders als genetische Studien, nicht die Logistik und den finanziellen Hintergrund eines Forschungsinstituts benötigt, so dass auch Hobbyentomologen in diesem Wissenschaftsfeld an der Spitze der Forschung mitarbeiten können, wenn die Daten mit der oben beschriebenen Sorgfalt erhoben und ausgewertet werden.

### 3. Differenzierungen zwischen Individuen unterschiedlicher Populationen

Die Artenzusammensetzung und die innerartliche Differenzierung einzelner Arten über Europa ist stark überprägt von den pleistozänen Klimaschwankungen, mit lange anhaltenden Eiszeiten (> 100.000 Jahre) und

vergleichsweise kurzen Warmzeiten (10.000 bis 26.000 Jahre). Auf unserem Kontinent überdauerten wärmeliebende Organismen die für sie suboptimalen Kaltzeiten größtenteils in südlichen Refugien auf den südeuropäischen Halbinseln (Iberien, Italien, Balkanregion). Als Konsequenz befanden sich zahlreiche thermophile Arten über lange Zeiträume hinweg isoliert in diesen räumlich voneinander getrennten Refugien. Aufgrund dieser lange andauernden geographischen Isolation entwickelten sich aus den Populationen dieser Rückzugsräume in etlichen Fällen distinkte Linien. Während der Interglaziale erfolgte eine Expansion aus diesen Rückzugsgebieten heraus und somit eine Wiederbesiedlung nach Norden, also über Mitteleuropa, in vielen Fällen bis nach Nordeuropa. Diese innerartlichen Linien sind bis heute für zahlreiche Organismen über Mitteleuropa genetisch wie morphologisch nachweisbar und besitzen unterschiedliche paradigmatische Verbreitungsmuster (siehe u. a. HEWITT 1996).

Zwei Tagfalterarten, die während der Glazialphasen vermutlich vollständig aus Mitteleuropa verschwunden waren, in den oben beschriebenen südlichen Refugien überdauerten und sich hier in Isolation als distinkte Populationsgruppen unabhängig voneinander differenzierten, sind der Schachbrettfalter *Melanargia galathea* und der Silbergrüne Bläuling *Polyommatus coridon*. Beide Arten wurden molekulargenetisch bereits intensiv untersucht (HABEL et al. 2011; SCHMITT & ZIMMERMANN 2012).

Für *P. coridon* belegen die genetischen Daten zwei Hauptrefugien, auf der Balkanhalbinsel und in Italien (SCHMITT & SEITZ 2001). Die beiden Linien treffen entlang einer Kontakt-

**Abb. 1:** Grundlage geometrisch-morphometrischer Studien: die Schmetterlingsflügel der Arten (A) *Polyommatus coridon*, (B) *Melanargia galathea*, (C) *Melanargia galathea magdalanae*, (D) *Lycaena helle*, (E) *Zygaena carniolica* und (F) *Erebia pandrose*. Fotos: JAN C. HABEL.

**Fig. 1:** Basics for geometric morphometric studies: wings of the butterfly species (A) *Polyommatus coridon*, (B) *Melanargia galathea*, (C) *Melanargia galathea magdalanae*, (D) *Lycaena helle*, (E) *Zygaena carniolica*, and (F) *Erebia pandrose*. Pictures: JAN C. HABEL.

**A**



**B**



**C**



**D**

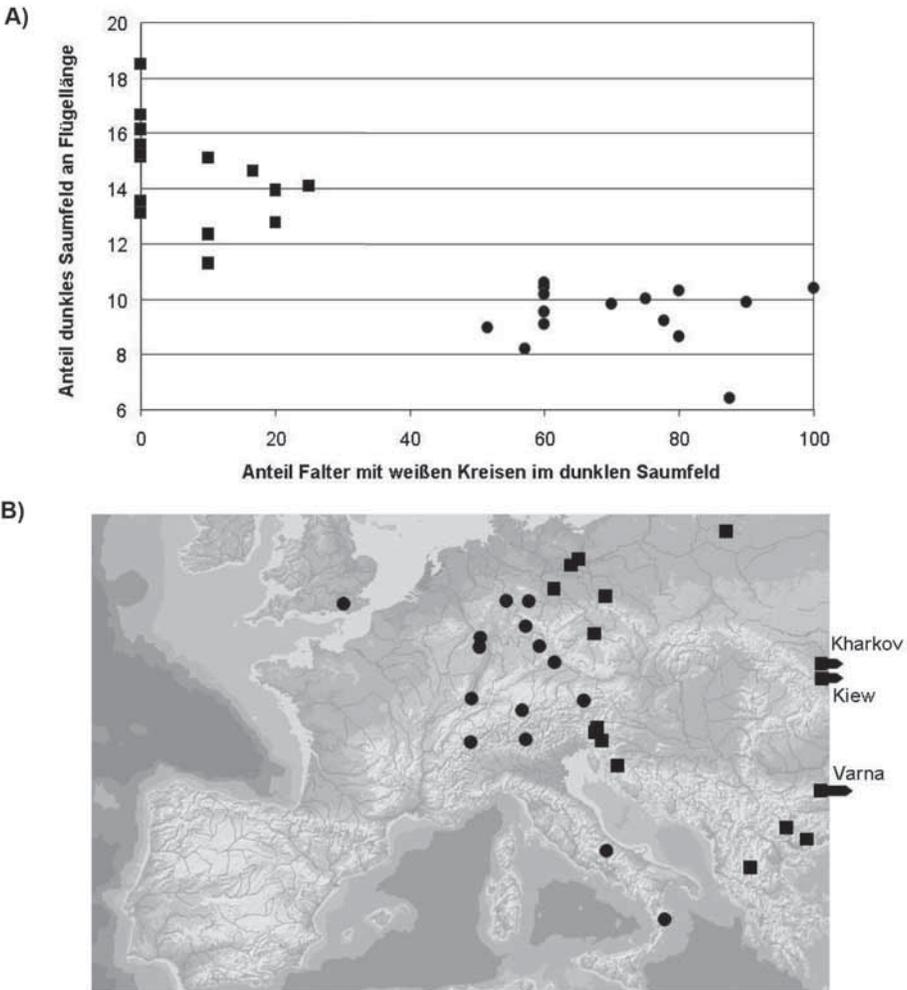


**E**



**F**





**Abb. 2:** Verteilung des Flügelzeichnungsmusters des Silbergrünen Bläulings *Polyommatus coridon* über die westliche Paläarktis. **(A)** Die morphologischen Unterschiede basieren auf der Breite des braunen Saums des Vorderflügelaußenrandes sowie der Präsenz oder Absenz weißer Kreise in diesem Saum (SCHMITT, unveröffentlichte Daten); die Unterschiede zeigen eine klare Trennung in zwei Gruppen. **(B)** Die räumliche Verteilung dieser Gruppen stimmt mit der geographischen Verbreitung von zwei Allozymlinien (SCHMITT & SEITZ 2001) überein.

**Fig. 2:** Distribution of the wing patterning of the Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* over the western Palearctic. **(A)** Morphologic divergences based on the width of the brown margin of the outer wing margin of the fore wing and the presence or absence of white circles within this margin (SCHMITT, unpublished data); the data clearly indicate two distinct groups. **(B)** Their spatial distribution is congruent with two allozyme lineages (SCHMITT & SEITZ 2001).

zone im östlichen Mitteleuropa aufeinander (SCHMITT & ZIMMERMANN 2012). Auf der iberischen Halbinsel evolvierte sich die Geschwisterart *Polyommatus hispana* (SCHMITT

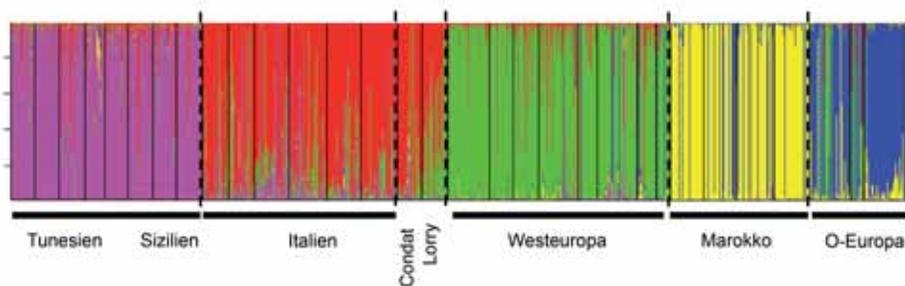
et al. 2005). Morphologische Analysen der Zeichnungsmuster der Flügeloberseiten der Männchen zeigen ein identisches Bild: zwei morphologische Linien, die entlang

dieser Kontaktzone aufeinandertreffen. Die beiden Linien unterscheiden sich auf der Populationsebene deutlich in zwei Merkmalen voneinander: Die Ostlinie weist (1) einen deutlich breiteren braunen Saum am Außenrand der Oberseite des Vorderflügels auf und (2) der Anteil an Tieren mit weißen Ringen, die die Felder zwischen den Adern in diesem Saum ausfüllen, ist deutlich niedriger als in der Westlinie (Abb. 1A, 2; SCHMITT, unveröffentlichte Daten).

Die Tagfalterart *Melanargia galathea* zeigt ein komplexeres biogeographisches Muster: Molekulargenetische Daten trennen die Populationen in mehrere distinkte Gruppen, woraus sich wiederum europäische Refugien in Italien und auf der Balkanhalbinsel ableiten lassen. Nordwestafrika stellt ein weiteres wichtiges Differenzierungszentrum für diese Art dar, für das aktuell zwei unterschiedliche genetische Linien nachgewiesen wurden: eine für den westlichen Maghreb (Marokko), die andere für den östlichen Maghreb (Tunesien), wobei die Linie des östlichen Maghreb eine sehr ähnliche genetische Konstitution wie die Populationen auf Sizilien aufweisen. Auf der iberischen Halbinsel ist durch die starke geographische Isolation über mehrere Glaziale hinweg die Geschwisterart

*Melanargia lachesis* entstanden (HABEL et al. 2011) (Abb. 3).

Daten auf Basis der Flügeladerstrukturen (Abb. 1B) zeigen teilweise deutliche Übereinstimmungen mit diesen genetischen Mustern, weichen aber auch deutlich von den genetischen Strukturen ab. Für die gewählten 16 Landmarken auf dem Vorder- und Hinterflügel ergibt sich ebenfalls eine deutliche Differenzierung zwischen *M. lachesis* und *M. galathea* sowie eine Auftrennung zwischen einer aus der Balkanregion stammenden Ostlinie und einer aus Italien (inkl. Sizilien) expandierenden Westlinie. Im Gegensatz zu den genetischen Daten zeigen Individuen aus dem Maghrebraum jedoch keine West-Ost-Differenzierung, und Individuen aus Sizilien stehen intermediär zwischen den Flügelstrukturen des Maghrebs und des italienischen Festlandes (HABEL et al., unveröffentlichte Daten). Diese Unterschiede zwischen morphologischen und genetischen Daten werfen die Frage auf, ob und wenn wie stark die untersuchten morphologischen und/oder genetischen Eigenschaften lokalen bzw. regionalen Selektionsdrücken unterliegen. Die analysierte Population aus dem Friaul (Norditalien), welche der nur kleinräumig



**Abb. 3:** Genetische Struktur von *Melanargia galathea* basierend auf polymorphen Allozymloci, analysiert mit Hilfe einer Bayesian Strukturanalyse, bei der eine individuenbasierte Zuweisung der analysierten Proben in Abhängigkeit des Vorkommens von Allelen und Allelfrequenzen in genetische Gruppen erfolgt (Details in HABEL et al. 2011).

**Fig. 3:** Genetic structure of *Melanargia galathea* based on polymorphic allozyme loci, analysed using a Bayesian structure approach; this technique performs an individual-based assignment to distinct genetic clusters of samples analysed, depending on the occurrence of alleles and allele frequencies (details in HABEL et al. 2011).

verbreiteten Unterart *M. galathea magdalenae* zugerechnet wird, weist auf eine nicht zu unterschätzende Relevanz lokaler Selektionsdrücke hin: Diese Individuen sind deutlich schwärzer (Abb. 1C) als alle anderen bekannten Morphen des Schachbretts, ein regionales Phänomen, das auch bei anderen Tagfalterarten in dieser Region festgestellt wurde (z. B. völlig schwarze Individuen des Taxons *Erebia euryale ocellata*, häufige Verschwärzungen bei *Erebia manto* in der forma *pyrrhula* usw.). Auch auf Basis der Organisation der Flügeladern unterscheidet sich diese *M. galathea*-Population deutlich von allen anderen.

#### 4. Differenzierungen innerhalb von Individuen

Anders als räumliche Differenzierungsmuster, die, unter Berücksichtigung lokaler Ausnahmen und Besonderheiten, in etlichen Fällen eine biogeographische Interpretation über oftmals erdgeschichtliche Zeiträume zulassen, können temporale Serien, die lediglich die letzten Dekaden abdecken, wichtige Hinweise über die Entwicklung, den aktuellen Zustand und mögliche Trends von lokalen Populationen geben. Hier spielt das Phänomen der fluktuierenden Asymmetrie eine zentrale Rolle, also die Abweichungen zwischen der linken und rechten Seite eines Organismus (z. B. linker und rechter Vorder- bzw. Hinterflügel eines Schmetterlings). In etlichen Studien konnte ein statistischer Zusammenhang zwischen erhöhten Werten dieser fluktuierenden Asymmetrie, reduzierter genetischer Variabilität und geringer individueller Fitness festgestellt werden (PALMER & STROBECK 1992; KLINGENBERG & MCINTYRE 1998; BADYAEV et al. 2000; BOURGUET 2000; HOGG 2001; HÖLZEL et al. 2002; HENDRICKX et al. 2003; LEAMY & KLINGENBERG 2005; TROTTA et al. 2005; WILLMORE et al. 2005; NAKONIECZKNY et al. 2007; ZACHOS et al. 2007; WHITE & SEARLE 2008; SCHMELLER et al.

2011) und wurde und wird daher häufig als ein Frühwarnsystem verwendet, um Aussagen über die Überlebenswahrscheinlichkeit lokaler Populationen zu treffen (PARSON 1992; LENS et al. 1999, 2001, 2002; LENS & VAN DONGEN 2001). Allerdings gibt es ähnlich viele Beispiele, die keinen signifikanten Zusammenhang zwischen genetischer Diversität, fluktuierender Asymmetrie und Fitness aufzeigen (kritisch reflektiert in RASMUSON 2002). Somit bleibt der rege und bis heute andauernde wissenschaftliche Disput über die Aussagekraft fluktuierender Asymmetrie sehr lebendig.

Studien zum Einfluss von Umweltstress auf den Grad der fluktuierenden Asymmetrie wurden auf Basis von Flügelstrukturen an zahlreichen Tagfalterarten durchgeführt. Hierbei konnten signifikante Zusammenhänge beispielsweise in Arbeiten an *Bicyclus anynana* (BRAKEFIELD 1997), an einer stark rückläufigen Population von *Parnassius apollo* (ADAMSKI & WITOWSKI 2002) oder für *Inachis io* (WINDIG 1998) nachgewiesen werden.

Wir untersuchten die geometrische Morphometrie der Flügelädern, basierend auf insgesamt 16 Landmarken (neun auf dem Vorderflügel, sieben auf dem Hinterflügel), an Individuen des Blauschillernden Feuerfalters *Lycaena helle* (Abb. 1D; weitere Details in HABEL et al. 2014). Die kleinen und geographisch isolierten Populationen dieser Art aus den Mittelgebirgen Europas stellen Reliktvorkommen einer historisch weiteren Verbreitung in diesem Bereich dar, während in den Alpen und im Schweizer Jura aktuell noch große Populationsnetzwerke existieren. Populationen aus dem Westerwald und dem Schweizer Jura wurden über die vergangenen Dekaden hinweg besammelt, so dass umfangreiche Datenreihen vorhanden sind, die einen ähnlichen Zeitraum abdecken. Während die Individuen aus dem Westerwald einen starken Anstieg der fluktuierenden Asymmetrie zeigen, bleibt der Grad der fluktuierenden Asymmetrie in den

analysierten Populationen aus dem Schweizer Jura relativ konstant. Diese Ergebnisse stimmen mit der Populationssituation in den jeweiligen Gebieten überein: Während für das Vorkommen im Westerwald starke Bestandseinbrüche im Laufe der letzten Dekaden beobachtet wurden (FISCHER et al. 2014), sind die Populationen im Schweizer Jura relativ stabil. Diese Ergebnisse legen den Schluss nahe, dass in diesem Fall die Änderungen der fluktuierenden Asymmetrie Aussagen über die Stabilität der Populationen erlauben.

Auch die genetische Konstitution von Arten könnte einen Einfluss auf die Stabilität der Flügeläderung besitzen, was in einem Vergleich der beiden Blutströpfchenarten *Zygaena viciae* und *Zygaena carniolica* (Abb. 1E) gezeigt wurde (HABEL et al. 2012). Erstgenannte Art ist auf mageren Wiesenflächen weit verbreitet (HOFMANN 1994), zeigt jedoch aufgrund des Verlustes dieser Habitate auch deutliche Rückgänge ihrer Populationen (SCHMIDT 2010). *Zygaena carniolica* besitzt eine hohe Spezialisierung für basenreiche Magerrasen, auf denen sie jedoch individuenreiche und stabile Populationen ohne große jährliche Schwankungen aufbaut (HOFMANN 1994; SCHMIDT 2010). Vergleicht man die Daten von morphometrischen und populationsgenetischen Analysen der beiden Arten, die für Gebiete in Rheinland-Pfalz, dem Saarland, Lothringen und Luxemburg analysiert wurden, zeigt die spezialisiertere Art *Z. carniolica* geringere genetische Diversitäten für die analysierten Populationen als die weniger spezialisierte *Z. viciae* (HABEL et al. 2012), ein erwartetes und auch häufig nachgewiesenes Phänomen im Generalist-Spezialist-Kontinuum (FRANKHAM et al. 2002). Für die geometrisch-morphometrischen Studien wurden für beide Arten an den gleichen Flügeladerpunkten Landmarken gesetzt (Details in HABEL et al. 2012) und die Variabilität der Flügeläderung zwischen Individuen sowie innerhalb einzelner Individuen (Abweichungen zwischen linkem und

rechtem Flügel) ermittelt. Die detektierte höhere genetische Diversität bei *Z. viciae* geht auch mit einer größeren morphologischen Variabilität zwischen Individuen einer Population als bei *Z. carniolica* einher. Der Grad der fluktuierenden Asymmetrie zeigt einen höheren Wert für die weniger spezialisierte und genetisch diversere *Z. viciae* als für die stärker spezialisierte *Z. carniolica*. Es ist möglich, dass Individuen und Populationen der weniger spezialisierten Art *Z. viciae*, bedingt durch die starke Fragmentierung ihrer Restlebensräume, sogar unter stärkerem Umweltstress leiden als der echte Spezialist *Z. carniolica*, der generell an ein Überleben in isolierten Populationen angepasst ist. Dieses Phänomen führen HABEL & SCHMITT (2012) darauf zurück, dass genetisch wenig diverse Populationen von Spezialisten nicht oder nur geringfügig mit nachteiligen Genen belastet und somit eher unempfindlich gegenüber Inzucht sind. Im Gegensatz hierzu scheinen häufigere Arten mit einer großen genetischen Diversität der einzelnen Populationen schnell unter Umwelt- oder Inzuchtstress zu geraten, wenn sie ihre hohe genetische (und morphologische) Vielfalt nicht mehr durch permanenten Austausch von Individuen zwischen Populationen aufrechterhalten können. Somit könnte der detektierte höhere Grad fluktuierender Asymmetrie bei *Z. viciae* ein Alarmsignal für einen anstehenden dramatischen Einbruch der Populationen dieser Art im Untersuchungsgebiet darstellen.

## 5. Verhaltensbiologische Anpassungen

Die beiden Arten *Melanargia galathea* und *Polyommatus coridon* zeigen, dass geographische Isolation zur Ausprägung morphologischer Grundmuster der Flügeladerstruktur und Flügelfärbung geführt hat und hier offensichtlich lokale Effekte eine untergeordnete Rolle spielen (sieht man von Ausnahmepopulationen wie der von *M. galathea magdalenae* ab). Die Studien an der Reliktart *Lycena helle* sowie an den beiden *Zygaena*-arten

legen nahe, dass Umweltstress auch auf die Morphologie einwirken kann und dann detektierbar wird. Solche morphologischen Untersuchungen in Kombination mit molekulargenetischen Datensätzen tragen zu einem besseren Verständnis lokaler Populationen bei. In diesem letzten Abschnitt werden wir auf unmittelbare Selektionsprozesse auf bestimmte phänotypische Merkmale in unterschiedlichen Umwelten eingehen. Hierbei spielen Flügelform und Flügelhärbung eine entscheidende Rolle.

Für das Waldbrettspiel *Pararge aegeria* wurden zwei unterschiedliche Verhaltensweisen der Männchen bei der Partnersuche festgestellt. Beim Revierverhalten (in der englischsprachigen Literatur wird hierfür der Begriff „perching“ verwendet) besetzt ein Männchen ein von ihm verteidigtes Territorium, oft einen Sonnenfleck im Wald, und wartet hier auf ein vorbei fliegendes paarungswilliges Weibchen. Beim Patrouillieren (im englischen „patrolling“ genannt) fliegen die Männchen auf der Suche nach paarungswilligen Weibchen umher, meist entlang von linearen Strukturen (BERGMAN et al. 2007). Analysen zur Flügelstruktur haben gezeigt, dass sich die Flügelformen zwischen Individuen dieser beiden Verhaltensweisen unterscheiden: Flügel von Tieren aus Populationen mit häufig patrouillierenden Männchen sind signifikant länglicher (das Verhältnis Flügellänge zu Flügelbreite ist also groß) und somit besser für Flüge über weitere Strecken geeignet; die Flügel aus Populationen mit eher standorttreuen Männchen sind gedrungener (Verhältnis Flügellänge/Flügelbreite klein) und somit

besser angepasst an die für diese Lebensweise notwendigen kleinräumigen Flugmanöver (BERWAERTS et al. 2002). Morphologische Studien an den Flügelstrukturen von *P. aegeria* mit acht Landmarken auf dem Vorderflügel wurden auch an Individuen aus Oasen der marokkanischen Nordsahara durchgeführt (weitere Details in HABEL et al. 2013) (Abb. 4). Die Flügelhärbung zeigt, dass die Vorderflügel durchgehend länglich sind (Verhältnis Flügellänge/Flügelbreite groß). Da Oasen räumlich klar abgegrenzte Lebensräume darstellen und meist geographisch isoliert sind, konnten und können solche Exklaven nur von sehr mobilen Individuen erreicht werden, woraus sich ein hoher Selektionsdruck auf die Flügelform ableitet; diese Eigenschaft spiegelt sich scheinbar bis heute in den langgestreckten Flügeln wider (HABEL et al. 2013).

Ein weiteres Beispiel zur Variation der Flügelform, bedingt durch unterschiedliche Umweltbedingungen, liegt für Vertreter der Gattung *Erebia* vor. Die Mohrenfalterarten *Erebia pandrose* und *Erebia ligea* (Abb. 1F) weisen im schweizerischen Engadin eine Veränderung der Flügelform entlang eines Höhengradienten auf, von eher länglichen Flügeln in tieferen Lagen zu gedrungeneren Flügeln in höheren Lagen (HABEL et al., unpubliziert). Dies könnte mit einem eher standorttreuen Verhalten in höheren Lagen zusammenhängen, um mögliches Verdriften und damit Verlassen des Habitates zu vermeiden. Diese Verhaltensunterschiede lassen sich auch gut durch den Gradienten der durchschnittlichen Windgeschwindigkeit erklären, die mit steigender Höhe zunimmt,

**Abb. 4:** Dattelpalmen mit Olivenbäumen bilden den Lebensraum des Waldbrettspiels *Pararge aegeria* in der Sahara (oben); *P. aegeria* im Vordergrund, T. SCHMITT beim Sammeln von *P. aegeria* für molekulare und morphologische Studien im Hintergrund (mitte); und *P. aegeria* in einer Oase in Südmarokko (unten). Fotos: JAN C. HABEL.

**Fig. 4:** Date palms and olive trees represent the habitat for the Speckled Woodland butterfly *Pararge aegeria* in the Sahara desert (on the top); *P. aegeria* in the front, T. SCHMITT in the background collecting individuals of *P. aegeria* for molecular and morphologic analyses (middle), and *P. aegeria* in an oasis of South Morocco (below). Pictures: JAN C. HABEL.



wodurch sich auch die Gefahr für fliegende Falter, verdriftet zu werden, erhöht. Ein weiterer Erklärungsansatz wäre, dass eine größere Flügelfläche dem Falter in höheren und somit kälteren Lagen ein schnelleres Aufwärmen ermöglicht, was sich letztendlich positiv auf die Aktivitätsdauer, die den Individuen zur Verfügung steht, auswirken sollte.

Die meisten bislang aufgezeigten Beispiele (außer der Studie an *Polyommatus coridon*) beschränken sich weitgehend auf die Flügelfärbung. Ein letztes Beispiel möchten wir deshalb der Variabilität der Flügelfärbung widmen. Zahlreiche Arbeiten haben gezeigt, dass die Flügelfärbung eine große Rolle bei der Partnerfindung spielt. Es ist also anzunehmen, dass diese unter sexueller Selektion steht oder eine Antwort auf Prädationsdrücke (Tarnung, aposematische Färbungen) darstellt. Färbung ist aber auch ein wichtiges Charakteristikum, das mit der Physiologie eines Organismus zusammenhängt (GUPPY 1986; DENNIS 1989; ELLERS & BOGGS 2002; STAVENGA et al. 2004; NÈVE 2010). Die melanistische Form des Birkenspanners *Biston betularia* und die Unterart *Melanargia galathea magdalenae* des Schachbrettfalters, beide bereits in diesem Aufsatz erwähnt, zeichnen sich durch intensive Schwarzfärbungen aus, also eine erhöhte Produktion von Melanin. Die Produktion von Melanin ist allerdings sehr energieintensiv (MERCK et al. 2008). Studien haben gezeigt, dass die Produktion von Melanin einer Kosten-Nutzen-Funktion folgt: Falter mit dunklen Flügeln wärmen sich schneller auf; schnelles Aufwärmen bedeutet mehr Zeit zur Partnersuche, Fortpflanzung und Eiablage. Somit haben Individuen mit dunkleren Flügeln einen Selektionsvorteil gegenüber Individuen mit hellerer Flügelfärbung (MERCK et al. 2008). Studien an der Tagfalterart *Pararge aegeria* haben gezeigt, dass Individuen, denen mehr Ressourcen zur Verfügung stehen, mehr Energie in die Produktion von

Melanin investieren als Individuen, die auf weniger Ressourcen zurückgreifen können (TALLOEN et al. 2004).

## Epilog

Die dargelegten Beispiele basieren auf Studien an heimischen Tagfalter- und Widderchenarten, auf Tausenden gespannter Individuen und Zehntausenden gesetzter Landmarken. Die Ergebnisse geben wichtige Hinweise zur räumlichen und zeitlichen Dynamik von Arten und Populationen, zum aktuellen Zustand einzelner, lokaler Vorkommen und zu ihrem Schutz. Wir möchten mit diesem Beitrag die hohe Relevanz geometrisch-morphometrischer Studien unterstreichen, die noch immer eine wichtige Rolle in der biologischen Forschung spielt, auch in Zeiten sich rasant entwickelnder molekulargenetischer Methoden und oft ausschließlich auf diesen fußenden Forschungsansätzen. Außerdem möchten wir mit diesem Beitrag auf den hohen wissenschaftlichen Stellenwert von naturkundlichen Sammlungen für die Biodiversitätsforschung hinweisen. Und vielleicht hat ja wirklich schon der ein oder andere „Schlag eines Schmetterlingsflügels“ zu wissenschaftlichem Erkenntnisgewinn geführt.

## Danksagung

Die morphologischen Studien wurde durch das freundliche Bereitstellen von Sammlungsmaterial von den folgenden Einrichtungen und Personen ermöglicht: Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn; Löbbecke-Museum, Düsseldorf; Naturkundemuseum Luxemburg; Naturkundemuseum Bern; PETER SONDEREGGER (Biel, Schweiz). Wir danken MARTIN HUSEMANN für die kritische Durchsicht einer ersten Version dieses Beitrages, sowie zwei weiteren anonymen Gutachtern.

**Literatur**

- ADAMS, D.C., ROHLF, F.J., & SLICE, D.E. (2004): Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
- ADAMSKI, P., & WITOWSKI, Z.J. (2002): Increase in fluctuating asymmetry during a population extinction: the case of the apollo butterfly *Parnassius apollo frankenbergeri* in the Pieniny Mts. *Biologia* 57: 597-601.
- BADYAEV, A.V., FORESMAN, K.R., & FERNANDES, M.V. (2000): Stress and developmental stability: vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews. *Ecology* 81: 336-345.
- BERGMAN, M., GOTTHARD, K., BERGER, D., OLOFSSON, M., KEMP, D.J., & WIKLUND, C. (2007): Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1659-1665.
- BERWAERTS, K., VAN DYCK, H., & AERTS, P. (2002): Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16: 484-491.
- BOURGUET, D. (2000): Fluctuating asymmetry and fitness in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 515-521.
- BRAKEFIELD, P.M. (1997): Phenotypic plasticity and fluctuating asymmetry as responses to environmental stress in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Environmental Stress, Adaptation and Evolution* 83: 65-78.
- BREUKER, C.J., DEBAT, V., & KLINGENBERG, C.P. (2006): Functional Evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 488-492.
- COYNE, J.A. (1998): Not black and white. *Nature* 396: 35-36.
- DENNIS, R.L.H. (1989): Butterfly wing morphology variation in the British Isles: the influence of climate, behavioural posture and the hostplant-habitat. *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 323-348.
- ELLERS, J., & BOGGS, C.L. (2002): The evolution of wing color in *Colias* butterflies: Heritability, sex linkage, and population divergence. *Evolution* 56: 836-840.
- FISCHER, K., SCHUBERT, E., & LIMBERG, J. (2014): Caught in a trap: How to preserve a post-glacial relict species in secondary habitat? Pp. 217-235 in: *Jewels in the mist – A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle** (HABEL, J.C., MEYER, M., & SCHMITT, T., eds). Pensoft Publisher, Moscow, Sofia.
- FRANKHAM, R., BALLOU, J.D., & BRISCOE, D.A. (2002): *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press; Cambridge.
- GUPPY, C.S. (1986): The adaptive significance of alpine melanism in the butterfly *Parnassius phoebus* F. (Lepidoptera: Papilionidae). *Oecologia* 70: 205-213.
- HABEL, J.C., & SCHMITT, T. (2012): The burden of genetic diversity. *Biological Conservation* 147: 270-274.
- HABEL, J.C., ENGLER, J.O., RÖDDER, D., & SCHMITT, T. (2012): Contrasting genetic and morphologic responses on recent habitat-collapse in two burnet moths (Lepidoptera, Zygaenidae). *Conservation Genetics* 13: 1293-1304.
- HABEL, J.C., HUSEMANN, M., SCHMITT, T., DAPPORTO, L., RÖDDER, D., & VANDEWOESTIJNE, S. (2013): A forest butterfly in Sahara desert oases: isolation does not matter. *Journal of Heredity* 104: 234-247.
- HABEL, J.C., LENS, L., RÖDDER, D., & SCHMITT, T. (2011): From Africa to Europe and back: refugia and range shifts cause high genetic differentiation in the Marbled White butterfly *Melanargia galathea*. *BMC Evolutionary Biology* 11: 215.
- HABEL, J.C., MATTERN, S., MEYER, M., & SCHMITT, T. (2014): Morphologic variability and signals of environmental stress: Wing-shape analyses in the Violet Copper *Lycaena helle*. Pp. 141-155 in: *Jewels in the mist, a synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle** (HABEL, J.C., MEYER, M., & SCHMITT, T., eds). Pensoft Publisher, Moscow, Sofia.
- HÄUSER, C.L., HOLSTEIN, J., & STEINER, A. (2005) Digital imaging of butterflies and other lepidoptera: more or less "flat" objects?, pp. 112-125. In: *Digital imaging of biological type specimens: a manual of best practice*. Results from a study of the European Network for Biodiversity Information (HÄUSER, C.L., STEINER, A., HOLSTEIN, J., & SCOBLE, M.J., eds). European Network for Biodiversity Information; Stuttgart.
- HENDRICKX, F., MAELFAIT, J.P., & LENS, L. (2003): Relationship between fluctuating asymmetry

- and fitness within and between stressed and unstressed populations of the wolf spider *Pirata piraticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1270–1279.
- HEWITT, G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- HOFMANN, A. (1994): Zygaeninae. Pp. 196–355 in: *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 3* (EBERT, G., ed.). Verlag Eugen Ulmer; Stuttgart.
- HOGG, D., EADIE, J.M., WILLIAMS, D.D., & TURNER, D. (2001): Evaluating fluctuating asymmetry in a stream-dwelling insect as an indicator of low-level thermal stress: a large-scale field experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 1326–1339.
- HÖLZEL, A.R., FLEISCHER, R.C., CAMPAGNA, C., LE BOEUF, B.J., & ALVORD, G. (2002): Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 567–575.
- KLINGENBERG, C.P. (2008): Novelty and “homology-free” morphometrics: what’s in a name? *Journal of Evolutionary Biology* 35: 186–190.
- KLINGENBERG, C.P., & MCINTYRE, G.S. (1998): Geometric morphometrics of developmental instability: analysing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52: 1262–1275.
- LAWING, A.M., & POLLY, P.D. (2009): Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology* 280: 1–7.
- LEAMY, L.J., & KLINGENBERG, C.P. (2005): The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 1–21.
- LENS, L., & VAN DONGEN, S. (2001): Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: paradigm or conservation tool? *Ostrich Supplement* 15: 44–47.
- LENS, L., VAN DONGEN, S., & MATTHYSEN, E. (2001): Fluctuating asymmetry acts as an ‘early warning system’ in the critically endangered Taita Thrush. *Conservation Biology* 77: 27–38.
- LENS, L., VAN DONGEN, S., & MATTHYSEN, E. (2002): Fluctuating asymmetry as an early warning system in the critically endangered Taita Thrush. *Conservation Biology* 16: 479–487.
- LENS, L., VAN DONGEN, S., WILDER, C.M., BROOKS, T.M., & MATTHYSEN, E. (1999): Fluctuating asymmetry increases with habitat disturbance in seven bird species of a fragmented afro-tropical forest. *Proceedings of the Royal Society London* 266: 1241–1246.
- LORENZ, E.N. (1963): Deterministic nonperiodic flow. *Journal of the Atmospheric Sciences* 20: 130–141.
- MAHLER, D.L., REVELL, L.J., GLOR, R.E., & LOSOS, J.B. (2010): Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution* 64: 2731–2745.
- MERCK, T., VAN DONGEN, S., MATTHYSEN, E., & VAN DYCK, H. (2008): Thermal flight budget of a woodland butterfly in woodland versus agricultural landscapes: An experimental assessment. *Basic and Applied Ecology* 9: 433–442.
- MULLEN, L.M., & HOECKSTRA, H.E. (2008): Natural selection along an environmental gradient: a classic cline in mouse pigmentation. *Evolution* 62: 1555–1570.
- NAKONIECZNY, M., KEDZIORSKI, A., & MICHALCZYK, K. (2007): Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L.) in Europe: its history, decline and perspectives of conservation. *Functional Ecosystem Community* 1: 56–76.
- NÈVE, G. (2010): Variation of flight thorax temperature among Mediterranean butterflies. *Entomologica romanica* 15, 21–24.
- PALMER, A.R., & STROBECK, C. (1992): Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica* 191: 57–72.
- PARSONS, P.A. (1992): Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68: 361–364.
- RAINEY, P.B., & TRAVISANO, M. (1998): Adaptive radiation in a heterogeneous environment. *Nature* 394: 69–72.
- RASMUSON, M. (2002): Fluctuating asymmetry; indicator of what? *Hereditas* 136: 177–183.
- SARGENT, T.D., MILLAR, C.D.M., & LAMBERT, D.M. (1998): The “classical” explanation of industrial melanism. *Evolutionary Biology* 30: 299–322.
- SCHLUTER, D. (1995): Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology* 76: 82–90.

- SCHMELLER, D.S., DOLEK, M., GEVER, A., SETTELE, J., & BRANDL, R. (2011): The effect of conservation efforts on morphological asymmetry in a butterfly population. *Journal of Nature Conservation* 19: 161-165.
- SCHMIDT, A. (2010): Die Großschmetterlinge (Macrolepidoptera s.l.) des Landes Rheinland-Pfalz. *Melanargia* 22: 121-277.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001): Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice-age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. *Journal of Biogeography* 28: 1129-1136.
- SCHMITT, T., & ZIMMERMANN, M. (2012): To hybridize or not to hybridize: what separates two genetic lineages of the Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* (Lycaenidae, Lepidoptera) along their secondary contact zone throughout eastern Central Europe? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 106-115.
- SCHMITT, T., VARGA, Z., & SEITZ, A. (2005): Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? The discriminatory value of genetics in taxonomy. *Organisms, Diversity & Evolution* 5: 297-307.
- STAVENGA, D.G., STOWE, S., SIEBKE, K., ZEIL, J., & ARIKAWA, K. (2004): Butterfly wing colors: scale beads make white pierid wings brighter. *Proceedings of the Royal Society London B* 271: 1577-1584.
- TALLOEN, W., VAN DYCK, H., & LENS, L. (2004): The cost of melanization: butterfly wing coloration under environmental stress. *Evolution* 58: 360-366.
- TROTTA, V., CALBOLI, F.C., GAROIA, F., GRIFONI, D., & CAVICCHI, S. (2005): Fluctuating asymmetry as a measure of ecological stress in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *European Journal of Entomology* 102: 195-200.
- WHITE, T.A., & SEARLE, J.B. (2008): Mandible asymmetry and genetic diversity in island populations of the common shrew, *Sorex araneus*. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 636-641.
- WILLMORE, K.E., KLINGENBERG, C.P., & HALLGRIMSSON, B. (2005): The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution* 59: 898-909.
- WINDIG, J.J. (1998): Evolutionary genetics of fluctuating asymmetry in the peacock butterfly (*Inachis io*). *Heredity* 80: 382-392.
- ZACHOS, F.E., HARTL, G.B., & SUCHENTRUNK, F. (2007): Fluctuating asymmetry and genetic variability in the Roe Deer (*Capreolus capreolus*): a test of the developmental stability hypothesis in mammals using neutral molecular markers. *Heredity* 98: 392-400.

PD Dr. Jan Christian Habel  
(korrespondierender Autor)  
Department für Ökologie und Ökosystem  
Management  
Technische Universität München  
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2  
D-85354 Freising-Weihenstephan  
E-Mail: Janchristianhabel@gmx.de

Prof. Dr. Thomas Schmitt  
Senckenberg Deutsches Entomologisches  
Institut  
Eberswalder Straße 90  
D-15374 Müncheberg  
E-Mail: thomas.schmitt@senckenberg.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Habel Jan Christian, Schmitt Thomas

Artikel/Article: [Flügelgeschichten – Was Schmetterlingsflügel über die Evolution und den Zustand von Populationen erzählen. Wing stories – What butterfly wings tell about the evolution and the status of populations 123-137](#)