

Morphologische Ungleichheiten bei Wald- und Offenlandfaltern – Variation der Flügelgestalt und fluktuierende Asymmetrie in Abhängigkeit von der Habitatpräferenz

Morphological Dissimilarities in Woodland and Grassland Butterflies – Variation of the Wing Shape and Fluctuating Asymmetry in Dependency of Habitat Preferences

MANUEL KÖNIG

Zusammenfassung: Umweltstress kann bei Invertebraten anhand von Geweben und morphologischen Strukturen in unterschiedlicher Ausprägung gemessen werden. Neben diversen DNA-basierten Analysen eignen sich besonders geometrisch-morphometrische Methoden, um Differenzen in der Stressbelastung von Individuen festzustellen, denen diese während ihrer Entwicklung ausgesetzt waren. Als Maß einer durch Stress induzierten Entwicklungsstörung dient die fluktuierende Asymmetrie (FA), definiert als kleine, zufällige Abweichungen der bilateralen Symmetrie durch subtile Veränderungen in der Entwicklungsumgebung. Ein Strukturmerkmal, das in der Analyse von FA seit jeher Verwendung findet, ist der Insektenflügel, der sich durch die Ausprägung der Flügeladern ideal zum Vergleich der Rechts-Links-Asymmetrie eignet. Diverse Stressoren, wie der Einsatz von Pestiziden oder Überdüngung, zeigten in der Vergangenheit besonders bei im Offenland lebenden Organismengruppen negative Einflüsse auf die Individualentwicklung, wohingegen in Waldhabitaten lebende Arten weniger stark gefährdet waren. Als Studienobjekte dienten in dieser Arbeit die Schmetterlinge *Pieris napi*, *Maniola jurtina* und *Polyommatus icarus* als Offenland- und *Agria tau*, *Watsonalla binaria* und *Limenitis camilla* als Waldfalter. An insgesamt 240 Individuen, 40 je Art, wurden flügelmorphometrische Unterschiede zwischen den beiden Gruppen untersucht. Mithilfe von jeweils zwölf Landmarks an Aderpositionen beider Vorderflügel wurde die Hypothese bearbeitet, dass im Offenland lebende Arten stärkerem Umweltstress ausgesetzt sind als waldlebende Falterarten, was sich in signifikanten Abweichungen bilateraler Symmetrien der Flügelstrukturen und in einer signifikanten Ausprägung von FA ausdrückt. Darüber hinaus wurde die Hypothese getestet, ob sich beide Gruppen aufgrund ihrer jeweiligen Habitatpräferenz in ihrer Flügelgestalt unterscheiden. Die Ergebnisse zeigen Trends bezüglich (i) einer größeren FA in Offenlandfaltern als in waldlebenden Arten und (ii) unterschiedliche Flügelgestalten in Abhängigkeit der Habitatpräferenz. Die Ursachen der tendenziell höheren FA-Werte in Offenlandfaltern können sowohl anthropogen als auch natürlich sein, was im Speziellen untersucht werden muss. Die unterschiedliche Flügelgestalt rührt vermutlich von habitatspezifischen Ansprüchen an die Manövrierfähigkeit her.

Schlüsselwörter: Lepidoptera, Waldhabitat, Offenlandhabitat, Fluktuierende Asymmetrie, Rechts-Links-Asymmetrie, Geometrische Morphometrie

Summary: Environmental stress can highly affect invertebrate organisms and can be measured in tissues or morphological structures to certain degrees. Besides the use of DNA-based methods to do so, geometric morphometric methods have proven as a valuable tool to study the effects of environmental stress in exposed organisms. One of the indicators of stress induced developmental disturbance from a morphological perspective is fluctuating asymmetry (FA). FA is defined as small, random deviations from the ideal bilateral symmetry. A structural characteristic that has been used

for the analysis of FA since the beginning are insect wings. Especially the wing venation is ideally suited for this kind of geometric morphometrical procedure. It has been seen in the past that the spraying of pesticides or overfertilization affects organisms that live in grassland habitats to a greater extent than those living in woodland habitats, simply due to higher exposure. In this study, the grassland butterflies *Pieris napi*, *Maniola jurtina* and *Polyommatus icarus* as well as *Aglia tau*, *Watsonalla binaria* and *Limenitis camilla* as woodland species were tested for their right-left-asymmetry. A total of 240 specimens, 40 individuals per species, were examined for wing morphometrical differences among the two groups. On the basis of twelve landmarks, which were defined by vein junctions or vein terminations on the forewings, the hypothesis that grassland species are exposed to higher levels of environmental stress than those living in woodland habitats was tested, which, due to larger developmental instability, would lead to a significantly deviant symmetry and larger FA values. Furthermore, the hypothesis was tested that the wing shapes of both examined groups differ according to their habitat preferences. The results show trends regarding (i) higher values of FA in grassland species in comparison to woodland species and (ii) different wing shapes depending on the respective habitat preference. The larger FA values in grassland species could either be caused by anthropogenic effects, natural effects, or a mix between the two, which requires further detailed research. The different wing shapes likely derive from habitat-specific needs for maneuverability.

Keywords: Lepidoptera, woodland, grassland, fluctuating asymmetry, geometric morphometrics

1. Einleitung

Die organismische Biodiversität verzeichnet in den letzten Jahren einen massiven Rückgang, der sich besonders bei den Insekten zeigt. So ist allein die Biomasse der Insekten in deutschen Schutzgebieten im Verlauf von 27 Jahren um bis zu 76 % zurückgegangen (HALLMANN et al. 2017). Mögliche Gründe hierfür sind unter anderem Überdüngung (HARPOLE et al. 2016) und die erhöhte Pestizidbelastung (CARSON 1962), die sich selbst in Naturschutzgebieten nachweisen lässt: So fanden sich in 21 untersuchten Naturschutzgebieten deutschlandweit insgesamt 47 verschiedene Pestizide und bis zu 27 unterschiedliche Pestizide je Standort (BUJES & MANTINGH 2020; BRÜHL et al. 2021). Bei Schmetterlingen ist dieser Rückgang besonders zu verzeichnen, was unter anderem die Rote Liste verdeutlicht: 25 % der bewerteten Spinner (Lepidoptera: Geometridae & Drepanidae) gelten als ausgestorben oder bestandsgefährdet (TRUSCH et al. 2011), bei den Tagfaltern (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea) sind es 42 % der bewerteten Arten (REINHARDT & BOLZ 2011) und bei den spinnerartigen

Faltern (Lepidoptera: Bombyces, Spingines s.l.) sind es sogar 47 % (RENNWALD et al. 2011). Auch lokal lassen sich entsprechende Trends verzeichnen. So zeigte sich bei Tagfaltern (Lepidoptera: Hesperioidea und Papilionoidea) zwischen 1900 und 2004 im Raum Düsseldorf ein Verlust von 37 Arten, von 64 auf 27 – ein Rückgang von 57 % (SCHULTEN & LENZ 2005). Auch die Rote Liste der Schmetterlinge (Lepidoptera) in NRW gibt an, dass sich 65,7 % der Falterarten in entsprechenden Gefährdungskategorien befinden. Darüber hinaus zeigt sich eine prozentual stärkere Gefährdung von Offenlandarten gegenüber Waldarten (SCHUMACHER & VORBRÜGGEN 2021). Der durch anthropogene Einflüsse verursachte Habitatverlust führt zu einem Rückgang der Habitate von sowieso schon gefährdeten Arten um mindestens 47-50 % (KAJZER-BONK & NOWICKI 2022).

Wie 99 % der rezenten Metazoa verfügen auch Schmetterlinge über einen bilateral-symmetrischen Aufbau (FREEMAN et al. 2014). Bei der Ontogenese eines Organismus greifen homöostatische Mechanismen, die Störungen in der Entwicklung ausgleichen und für die Aufrechterhaltung der Bilateralsymmetrie bzw. des genetisch vor-

bestimmten Phänotyps sorgen; ein Phänomen, das als Entwicklungsstabilität bekannt ist (WADDINGTON 1942; GIBBS & BREUKER 2006; HABEL et al. 2011; LUDOŠKI et al. 2014). Kommt es zu kleinen, zufälligen Abweichungen der perfekt ausgebildeten, bilateralen Symmetrie durch subtile Veränderungen in der Entwicklungsumgebung, spricht man von fluktuierender Asymmetrie (FA) (LUDWIG 1932; PALMER & STROBECK 1986). Die Gründe für das Auftreten von FA durch einen natürlichen Ursprung sind vielzählig: eine hohe Parasitendichte (MØLLER 2006), Nahrungsknappheit (STOKS 2001), mangelhafte Nahrungsqualität (WINDIG & NYLIN 2002) sowie thermale Einflüsse (NISHIZAKI et al. 2015). Besonders Stressoren, die auf anthropogene Ursprünge zurückzuführen sind, wie Habitatverlust (LEUNG et al. 2003; DELGADO-ACEVEDO & RESTREPO 2008; ETEROVICK et al. 2016), Gewässerverschmutzung (CLARKE 1993; BONADA et al. 2005) oder der Gebrauch von Pestiziden (LABRIE et al. 2003; CHANG et al. 2007), nehmen immer mehr zu. Eine Auswirkung ist, dass asymmetrische Individuen unter einem zusätzlichen selektiven Druck stehen, als solchem, dem Individuen einer Population ohnehin ausgesetzt sind, sowohl durch sexuelle Selektion (JOHNSTONE 1994; SWADDLE & CUTHILL 1994) als auch durch Prädatoren (SWADDLE 1997; GALEOTTI et al. 2005).

Die Analyse von FA findet auch vermehrt bei Individuen aus Museumssammlungen Verwendung, was den Vorteil mit sich bringt, Individuen aus verschiedenen Jahren oder sogar aus heute nicht mehr existierenden Populationen untersuchen zu können (HABEL et al. 2011; ASKAY et al. 2014). Darüber hinaus ist bereits in der Vergangenheit festgestellt worden, dass ein statistischer Zusammenhang zwischen erhöhten Werten von FA, verminderter individueller Fitness und reduzierter genetischer Variabilität besteht (PALMER & STROBECK 1992; HOELZEL et al. 2002;

LEAMY & KLINGENBERG 2005; SCHMELLER et al. 2011). Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass es sich bei FA um einen sensitiven Biomarker sowie ein geeignetes Werkzeug handelt, um den Einfluss von Stressoren während der Entwicklung eines Organismus zu erkennen, wobei Umweltstress einen besonders großen Effekt auf eine FA-Reaktion aufweist (BEASLEY et al. 2013; GRAHAM 2021).

Zur Untersuchung der FA wurden in dieser Studie Typ I Landmarks genutzt; das sind definierte, übereinstimmende Punkte, die wiederholt in biologischen Strukturen auftreten und die sowohl in als auch über Populationen hinweg zu finden sind (DRYDEN & MARDIA 1998). Anhand dieser Landmarks können die Strukturen anschließend z.B. hinsichtlich ihrer Gestalt analysiert werden. Die Gestalt beschreibt in diesem Fall die geometrische Information, die übrig bleibt, wenn Größe, Lage, Maßstab und Rotationseffekt eines Objekts herausgefiltert werden (KENDALL 1977).

In der vorliegenden Studie wurde an sechs Schmetterlingsarten aus zwei Habitaten (Offenland und Wald) aus unterschiedlichen Familien die Hypothese getestet, dass der Stress, dem Organismen während ihrer Entwicklung ausgesetzt sind, in im Offenland lebenden Faltern größer ist als bei im Wald lebenden Faltern. Dies würde sich in einer signifikant größeren FA äußern. Bei den im Offenland lebenden Faltern handelte es sich um *Pieris napi* (Linnaeus, 1758) (Pieridae), *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae) und *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) (Lycaenidae). Die im Wald lebenden Schmetterlinge waren *Watsonalla binaria* (Hufnagel, 1766) (Drepanidae), *Agria tau* (Linnaeus, 1758) (Saturniidae) und *Limenitis camilla* (Linnaeus, 1764) (Nymphalidae). Des Weiteren wurde untersucht, ob sich in Abhängigkeit der Habitatpräferenz Gestaltunterschiede in den Flügeln zwischen den beiden Gruppen feststellen lassen.

2. Material und Methoden

2.1. Stichprobe und Datenerfassung

Die Stichprobe setzte sich aus jeweils 40 Individuen von drei waldlebenden (*Watsonella binaria*, *Aglia tau*, *Limenitis camilla*) und drei im Offenland lebenden Falterarten (*Pieris napi*, *Maniola jurtina*, *Polyommatus*

icarus) zusammen, die von 1960-1999 im Arbeitsgebiet der Arbeitsgemeinschaft Rheinisch-Westfälischer Lepidopterologen (Abb. 1) gefangen wurden. Insgesamt wurden 240 Individuen bzw. 480 einzelne Flügel fotografiert und in die Analyse einbezogen. Alle Individuen entstammten der Sammlung des Aquazoo Löbbecke Museum, Düsseldorf (LMD).

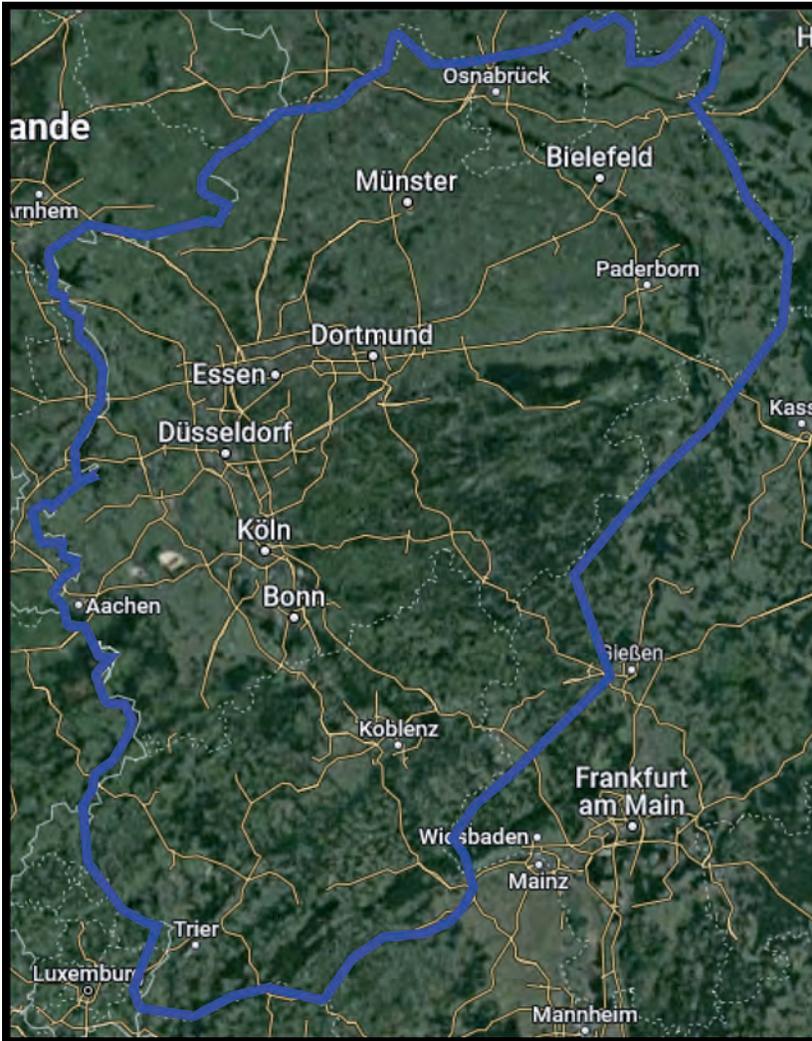


Abb. 1: Arbeitsgebiet der Arbeitsgemeinschaft Rheinisch-Westfälischer Lepidopterologen (blaue Umrandung). Observation.org.

Fig. 1: Central area of activity of the Arbeitsgemeinschaft Rheinisch-Westfälischer Lepidopterologen (blue outline). Observation.org

Die Flügel wurden auf einem Leuchttisch mit einer Canon EOS 5D Mark II mit 100-mm-Makrolinse fotografiert. Die Befestigung der Kamera erfolgte an einem Horizontalarm-Stativ. Zwölf Landmarks auf den Flügeladern der Schmetterlinge wurden für die geometrisch-morphometrische Analyse genutzt (Abb. 2; Tab. 1) und mit tpsDIG2 Version 2.31 (ROHLF 2018) gesetzt (<http://www.sbmorphometrics.org/index.html>). Zur Ermittlung des Messfehlers wurde bei jedem Individuum zweimal ein kompletter

Satz Landmarks digitalisiert. Der Messfehler errechnete sich anschließend aus den Replikationsmessungen der gesetzten Landmarks.

2.2. Statistische Auswertung

Zur statistischen Analyse wurde das Programm MorphoJ Version 1.07a (KLINGENBERG 2019) genutzt. Eine Procrustes-Superimposition wurde durchgeführt. Anschließend erfolgte die Durchführung einer Procrustes-ANOVA. FA ist dann

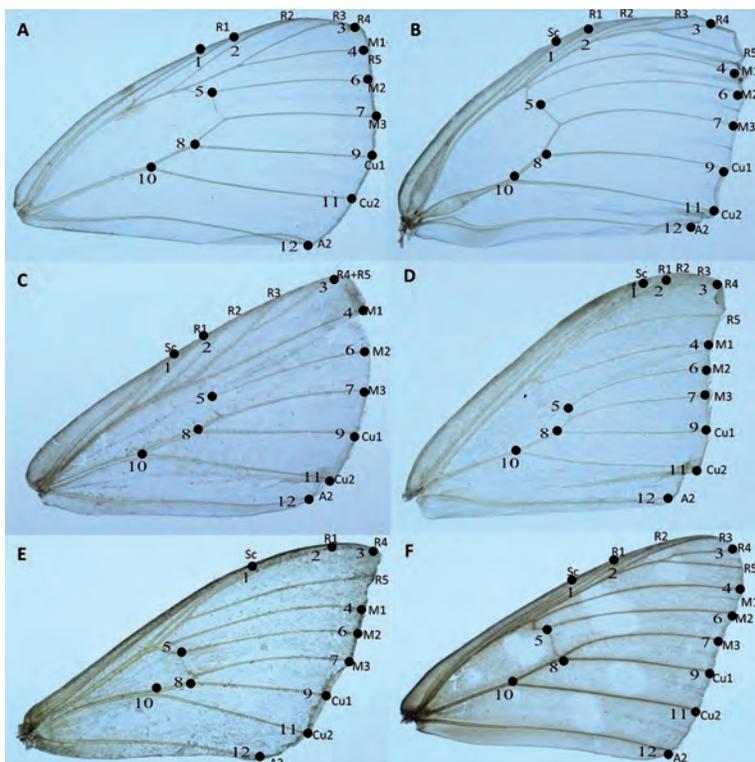


Abb. 2: Mittels $<5\%$ Hypochloritlösung entfärbte rechte Vorderflügel der untersuchten Offenland- (A-C) und Waldfalterarten (D-F) mit eingezeichneten und nummerierten Landmarks zur geometrisch-morphometrischen Analyse an Venen-End- und Verzweigungspunkten. **A** *Pieris napi*, **B** *Maniola jurtina*, **C** *Polyommatus icarus*, **D** *Watsonalla binaria*, **E** *Agria tau*, **F** *Limenitis camilla*. (Sc = Subcubitus, R = Radius, M = Media, Cu = Cubitus, A = Analvene). Entfärbung nach PURI (1956).

Fig. 2: Right forewing of the examined grassland butterflies (A - C) and woodland butterflies (D - F), discoloured via $<5\%$ sodium hypochlorite solution. Indicators show the numerized landmarks required for the geometric morphometrics analysis at the vein junctions and wing terminations. **A** *Pieris napi*, **B** *Maniola jurtina*, **C** *Polyommatus icarus*, **D** *Watsonalla binaria*, **E** *Agria tau*, **F** *Limenitis camilla*. (Sc = Subcosta, R = Radius, M = Media, Cu = Cubitus, A = Anal veins). Discolouration according to PURI (1956).

Tab. 1: Nummer der Landmark mit entsprechender Venenposition auf dem Schmetterlingsflügel.
Tab. 1: Number of Landmark with corresponding vein position on the butterfly wing. (Sc = Subcosta, R = Radius, M = Media, Cu = Cubitus, A = Anal veins).

Nummer	Position
1	Ende Sc
2	Ende R1
3	Ende R4
4	Ende M1
5	Start M2
6	Ende M2
7	Ende M3
8	Start Cu1
9	Ende Cu1
10	Start Cu2
11	Ende Cu2
12	Ende A2

nachweisbar, wenn das quadratische Mittel (MS) der Interaktion zwischen Individuen und Flügelseiten (Ind*Side) signifikant ist ($p < 0,05$). Zum Vergleich der FA zwischen den einzelnen Arten werden die Effektstärken (F-Werte) herangezogen (PALMER & STROBECK 1986). Mittels einer Hauptkomponentenanalyse wurde zusätzlich die Gestaltvariation in der vorhandenen Stichprobe untersucht und ein eventuelles Clustering nach Habitaten geprüft. Weiterhin wurden eine kanonische Korrelationsanalyse und eine Diskriminanzanalyse durchgeführt, um signifikante Unterschiede in der Flügelform zwischen Offenland- und Waldarten zu identifizieren.

3. Ergebnisse

Der Messfehler wurde in allen sechs untersuchten Arten der zwei Gruppen bewertet, indem eine Zweifachdigitalisierung der Landmarks erfolgte. Die Ergebnisse der

Tab. 2: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Waldart *Watsonalla binaria*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 2: Procrustes ANOVA for the shape of the woodland butterfly *Watsonalla binaria*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,41613	0,00053	780	1,84	<.0001	11,59
Ind*Side	0,22672	0,00019	780	1,42	<.0001	8,9
Error	0,32656	0,00020	1600			

Tab. 3: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Waldart *Aglia tau*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 3: Procrustes ANOVA for the shape of the woodland butterfly *Aglia tau*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,48688	0,00062	780	3,14	<0.0001	13,74
Ind*Side	0,15516	0,00014	780	4,16	<0.0001	11,7
Error	0,07659	0,00005	1600			

Tab. 4: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Waldart *Limenitis camilla*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 4: Procrustes ANOVA for the shape of the woodland butterfly *Limenitis camilla*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,35031	0,00045	780	1,72	<0.0001	12,51
Ind*Side	0,20389	0,00016	780	1,47	<0.0001	9,07
Error	0,28388	0,00018	1600			

Tab. 5: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Offenlandart *Pieris napi*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 5: Procrustes ANOVA for the shape of the grassland butterfly *Pieris napi*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,41817	0,00054	780	3,81	<0.001	13,57
Ind*Side	0,10978	0,00020	780	2,66	<0.001	12
Error	0,08461	0,00005	1600			

Tab. 6: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Offenlandart *Polyommatus icarus*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 6: Procrustes ANOVA for the shape of the grassland butterfly *Polyommatus icarus*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,29705	0,00038	780	2,45	<.0001	13,44
Ind*Side	0,12118	0,00026	780	9,01	<.0001	11,19
Error	0,02759	0,00002	1600			

Tab. 7: Procrustes-ANOVA für die Gestalt der Offenlandart *Maniola jurtina*, dimensionslos charakterisiert durch übereinstimmende Symmetrie. Totale Quadratsumme (SS) und Quadratisches Mittel (MS) geben die Procrustes-Distanzen wieder. Die Effektstärke (F) dient dem Vergleich der FA verschiedener Arten.

Tab. 7: Procrustes ANOVA for the shape of the grassland butterfly *Maniola jurtina*. Sums of squares (SS) and mean squares (MS) are in dimensionless units of Procrustes distance. Goodall's F-statistic (F) can be used to compare the FA among species.

Effekt	SS	MS	df	F	p	Pillai tr
Individual	0,63744	0,00082	780	4,21	<.0001	12,97
Ind*Side	0,15148	0,00029	780	6,25	<.0001	10,82
Error	0,04974	0,00003	1600			

Procrustes-ANOVA geben an, dass die Werte der quadratischen Mittel (MS) der FA (Ind*Side) die Werte der quadratischen Mittel der Messfehler (Error) übersteigen, was impliziert, dass der ermittelte Messfehler vernachlässigt werden kann (Tab. 2-7).

Ein signifikantes Level von FA (Ind*Side: $p < 0,0001$) wurde sowohl bei den Arten der Waldgruppe (Tab. 2-4) als auch in den Faltern der Offenlandgruppe (Tab. 5-7) gefunden. Hierbei ergab sich bei den Schmetterlingen im Offenland (MS Ind*Side: 0,0002, 0,00026 & 0,00029) ein leicht größerer Wert als bei den Schmetterlingen aus Waldhabitaten (MS Ind*Side: 0,00014, 0,00016 & 0,00019). Für eine bessere Vergleichbarkeit wurden im Weiteren die FA-Effektstärken (F-Werte) für die Interaktion Individuum x Seite (Tab. 2-7: Individual x Side) herangezogen. Diese geben dimensionslos eine Aussage darüber,

wie groß eine Flügelseiten-bezogene Variation ist bzw. wie groß eine Abweichung der Rechts-Links-Symmetrie ist. Für die Waldarten ergeben sich Effektstärken von 1,42 (*Watsonalla binaria*), 4,16 (*Aglia tau*) und 1,47 (*Limenitis camilla*). Bei den Offenlandarten zeigen sich entsprechende Effektstärken von 2,66 (*Pieris napi*), 9,01 (*Polyommatus icarus*) und 6,25 (*Maniola jurtina*). Gemittelt zeigt sich auch hier für die Offenlandarten mit 5,97 eine größere Effektstärke als für die Waldarten mit einem F-Wert von 2,35.

Die Hauptkomponentenanalyse (Abb. 3-5) zeigt einen Morphospace, bei dem die ersten drei Hauptkomponenten (PC) 88,6 % der Gestaltvariation ausmachten (Abb. 3-5; PC1: 73,6 %, PC2: 10,3 %, PC3: 4,7 %). PC1 zeigt hier eine Gestaltvariation von einem horizontal länglichen, abgerundeten Flügel (Minimum) hin zu einem vertikal gezogenen, eckigeren Flügel (Maximum). Die

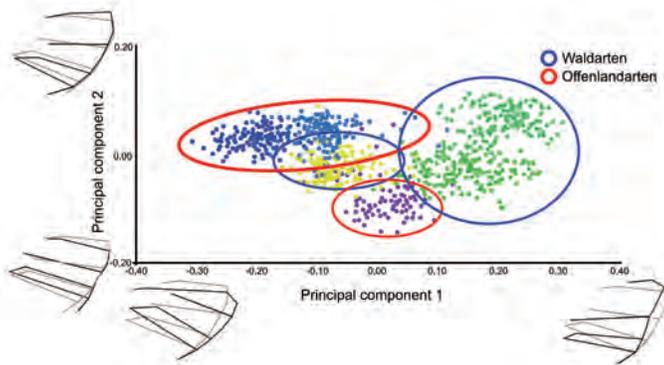


Abb 3: Hauptkomponentenanalyse der Flügelgestalt zwischen den beiden Gruppen der Offenlandfalter (*Pieris napi* (hellblau), *Maniola jurtina* (lila) und *Polyommatus icarus* (blau)) in Rot sowie der Waldfalter (*Watsonalla binaria* (grün), *Aglia tau* (hellgrün) und *Limenitis camilla* (gelb)) in Blau mit Darstellung der Hauptkomponenten 1 (x-Achse) und 2 (y-Achse) mit der entsprechenden Flügelgestalt am Minimal- und Maximalwert der jeweiligen Achse. Das schwarze Drahtgerüst zeigt die Gestaltänderung entlang der Hauptachse der Variation (PC1: -0,4, 0,4; PC2: -0,2, 0,2) relativ zum grauen Drahtgerüst (null für beide Achsen).

Fig. 3: Principal component analysis to compare the wing shapes of the grassland butterflies (*Pieris napi* (light blue), *Maniola jurtina* (purple) as well as *Polyommatus icarus* (blue)) in red and woodland butterflies (*Watsonalla binaria* (green), *Aglia tau* (light green) as well as *Limenitis camilla* (yellow)) in blue. Plotted are the first two principal components, 1 (X-axis) and 2 (Y-axis) with corresponding wing shapes at the respective minima and maxima. The black wireframe represent the extreme wing shapes (PC1: -0.4, 0.4; PC2: -0.2, 0.2) compared to the grey wireframe that shows the mean wing shape (which is zero for both axes).

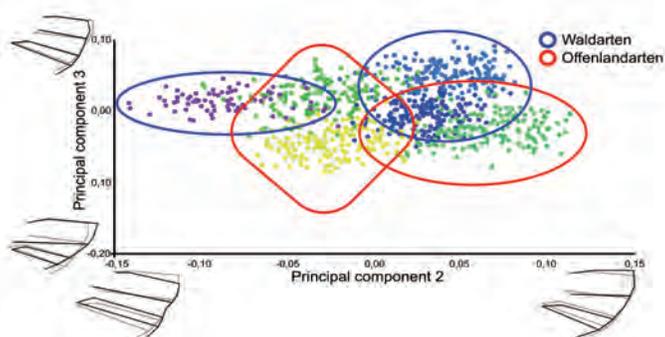


Abb. 4: Hauptkomponentenanalyse der Flügelgestalt zwischen den beiden Gruppen der Offenlandfalter (*Pieris napi* (hellblau), *Maniola jurtina* (lila) sowie *Polyommatus icarus* (blau)) in Rot und der Waldfalter (*Watsonalla binaria* (grün), *Aglia tau* (hellgrün) sowie *Limenitis camilla* (gelb)) in Blau mit Darstellung der Hauptkomponenten 2 (x-Achse) und 3 (y-Achse) mit der entsprechenden Flügelgestalt am Minimal- und Maximalwert der jeweiligen Achse. Das schwarze Drahtgerüst zeigt die Gestaltänderung entlang der Hauptachse der Variation (PC1: -0,15, 0,15; PC2: -0,2, 0,1) relativ zum grauen Drahtgerüst (null für beide Achsen).

Fig. 4: Principal component analysis to compare the wing shapes of the two groups of grassland butterflies (*Pieris napi* (light blue), *Maniola jurtina* (purple) as well as *Polyommatus icarus* (blue)) in red and woodland butterflies (*Watsonalla binaria* (green), *Aglia tau* (light green) as well as *Limenitis camilla* (yellow)) in blue. Plotted are the principal components 2 (X-axis) and 3 (Y-axis) with corresponding wing shapes at the respective minima and maxima. The black wireframe represent the extreme wing shapes (PC1: -0.15, 0.15; PC2: -0.2, 0.1) compared to the grey wireframe that shows the mean wing shape (which is zero for both axes).

Gestaltvariation von PC2 variiert von einem länglichen, horizontal schmalen Flügel mit nahezu keiner Krümmung am Flügelende (Minimum) hin zu einem vertikal breiteren Flügel mit ausgeprägter Krümmung am Flügelende (Maximum). PC3 zeigt in der Gestaltvariation generell einen horizontal und vertikal breiteren Flügel, der am Minimum jedoch am oberen rechten Flügelrand horizontal verbreitert ist, während der Flügel am Maximum eher einen abgerundeten Flügelrand aufweist.

Die kanonische Korrelationsanalyse (Abb. 6) teilte die Offenland- und Waldfalter anhand der Formvarianz der Flügel in zwei verschiedene Gruppen ein, die sich signifikant voneinander unterscheiden (Abb. 6) ($p < 0,0001$).

In der Diskriminanzanalyse (Abb. 7) zeigt sich wie zuvor in der kanonischen Korrelationsanalyse (Abb. 6) eine Aufteilung

der Flügelgestalt in eine längere, schmalere für die Offenlandfalter und eine vertikal gestauchte für die waldlebenden Falter. Der Unterschied der Flügelgestalt zwischen den beiden Gruppen ist signifikant ($p < 0,0001$).

4. Diskussion

Die Möglichkeiten der Nutzung von FA als Maß der Entwicklungsstabilität, genauer gesagt der Entwicklungsinstabilität, sind lange bekannt und gut untersucht (KLINGENBERG & NIJHOUT 1999; KLINGENBERG 2003; POLAK 2003; BENÍTEZ et al. 2020). Was anthropogene Einflüsse angeht, so spielen hier besonders die Landnutzung und die damit einhergehende Habitatfragmentierung bzw. der Habitatverlust (BROWN & ALBRECHT 2001; HUNTER 2002; TSCHARNTKE et al. 2005) oder der Einsatz von Pestiziden

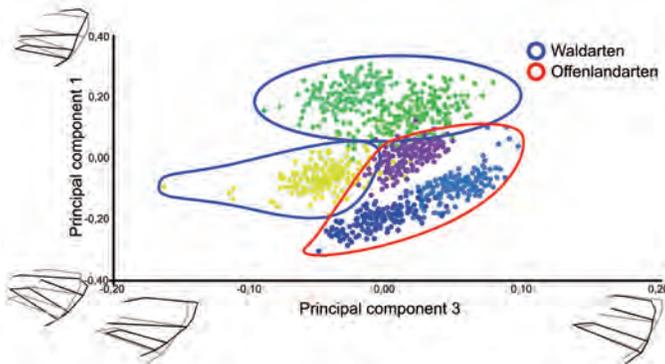


Abb. 5: Hauptkomponentenanalyse der Flügelgestalt zwischen den beiden Gruppen der Offenlandfalter (*Pieris napi* (hellblau), *Maniola jurtina* (lila) sowie *Polyommatus icarus* (blau)) in Rot und der Waldfalter (*Watsonalla binaria* (grün), *Aglia tau* (hellgrün) sowie *Limenitis camilla* (gelb)) in Blau mit Darstellung der Hauptkomponenten 3 (x-Achse) und 1 (y-Achse) mit der entsprechenden Flügelgestalt am Minimal- und Maximalwert der jeweiligen Achse. Das schwarze Drahtgerüst zeigt die Gestaltänderung entlang der Hauptachse der Variation (PC3: -0,2, 0,2; PC1: -0,4, 0,4) relativ zum grauen Drahtgerüst (null für beide Achsen).

Fig. 5: Principal component analysis to compare the wing shapes of the two groups of grassland butterflies (*Pieris napi* (light blue), *Maniola jurtina* (purple) and *Polyommatus icarus* (blue)) in red and woodland butterflies (*Watsonalla binaria* (green), *Aglia tau* (light green) and *Limenitis camilla* (yellow)) in blue. Plotted are the principal components 3 (X-axis) and 1 (Y-axis) with corresponding wing shapes at the respective minima and maxima. The black wireframe represent the extreme wing shapes (PC3: -0,2, 0,2; PC1: -0,4, 0,4) compared to the grey wireframe that shows the mean wing shape (which is zero for both axes).

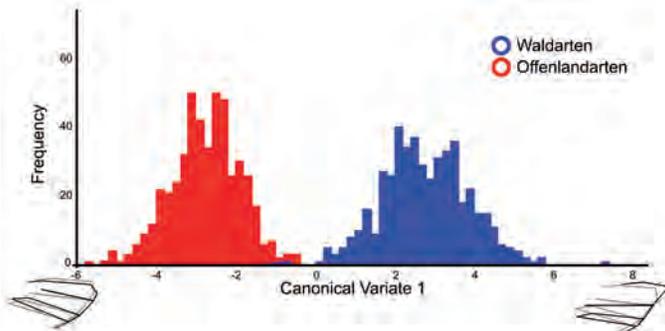


Abb. 6: Kanonische Korrelationsanalyse. Die Frequenzen (Y-Achse) der Offenlandfalter (*Pieris napi*, *Maniola jurtina*, *Polyommatus icarus*) in Rot und Waldfalterarten (*Watsonalla binaria*, *Aglia tau*, *Limenitis camilla*) in Blau entlang der X-Achse der ersten kanonischen Variable basierend auf 12 Landmarks. Anhand der Formvariation der Flügelgestalt ergab sich ein signifikanter Unterschied ($p < 0,0001$) der Wald- und Offenlandfalter. Entsprechende Flügelgestalten sind am Minimal- und Maximalwert der jeweiligen Achse dargestellt. Das schwarze Drahtgerüst zeigt die Gestaltänderung entlang der Hauptachse der Variation (-6, 8) relativ zum grauen Drahtgerüst.

Fig. 6: Canonical variate analysis. The frequencies (Y-axis) of the grassland butterflies (*Pieris napi*, *Maniola jurtina*, *Polyommatus icarus*) in red and the woodland butterflies (*Watsonalla binaria*, *Aglia tau*, *Limenitis camilla*) in blue along the X-axis of the first canonical variance based on 12 landmarks. The analysis shows a significant distinction ($p < 0,0001$) between the wing shape of both groups. Corresponding wing shapes are displayed at the minimum and maximum values of the X-axis. The black wireframe represents the change of shape along the main axis of variation (-6, 8) relative to the mean shape, represented by the grey wireframe.

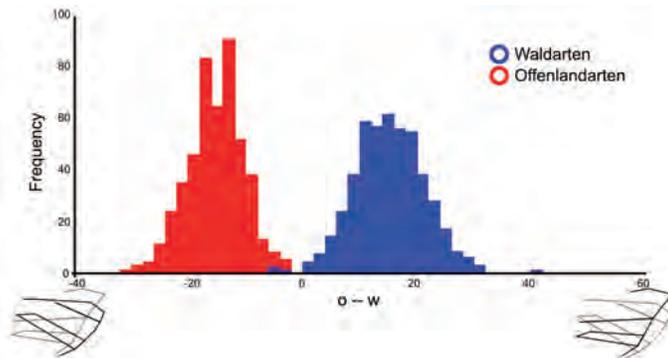


Abb 7: Diskriminanzanalyse der beiden Gruppen der Offenlandfalter (*Pieris napi*, *Maniola jurtina*, *Polyommatus icarus*) in Rot und Waldfalterarten (*Watsonalla binaria*, *Aglia tau*, *Limenitis camilla*) in Blau. Anhand der Variation der Flügelgestalt ergab sich ein signifikanter Unterschied ($p < 0,0001$) der Wald- und Offenlandfalter Entsprechende Flügelgestalten sind am Minimal- und Maximalwert der jeweiligen Achse dargestellt. Das schwarze Drahtgerüst zeigt die Gestaltänderung entlang der Hauptachse der Variation (-40, 60) relativ zum grauen Drahtgerüst.

Fig. 7: Discriminant function analysis of the grassland butterflies (*Pieris napi*, *Maniola jurtina*, *Polyommatus icarus*) in red and woodland butterflies (*Watsonalla binaria*, *Aglia tau*, *Limenitis camilla*) in blue. The analysis shows a significant distinction ($p < 0,0001$) between the wing shape of both groups. Corresponding wing shapes are displayed at the minimum and maximum values of the X-axis. The black wireframe represents the change of shape along the main axis of variation (-40, 60) relative to the mean shape, represented by the grey wireframe.

(GEIGER et al. 2010) eine entscheidende Rolle. Dies hat eine bei im Offenland bzw. in unmittelbarer Nähe zu landwirtschaftlich genutzten Flächen lebenden Arten eine große fluktuierende Asymmetrie zur Folge (CHANG et al. 2007; NATTERO et al. 2021). Dies deuten auch Studien an, die sich mit der Abundanz von Arthropoden in Wald- und Offenlandhabitaten beschäftigten: Beim Vergleich von 150 Offenland- und 130 Waldhabitaten ergab sich innerhalb von neun Jahren in Offenlandhabitaten ein Rückgang der Biomasse von bis zu 67 %, in Wäldern immerhin um bis zu 42 % (SEIBOLD et al. 2019). Entsprechend fällt auch die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte Analyse aus: Der direkte Vergleich zwischen Wald- und Offenlandarten zeigte, dass die im Offenland lebenden untersuchten Arten, *Pieris napi*, *Maniola jurtina* und *Polyommatus icarus*, eine tendenziell größere FA ($F: 5,97$, $p < 0,0001$) aufwiesen als die untersuchten Waldarten ($F: 2,35$, $p < 0,0001$) *Aglia tau*, *Watsonalla binaria* und *Limenitis camilla* (Tab.

2-7). Die verhältnismäßig hohe Effektstärke für *P. icarus* ($F: 9,01$) resultierte vermutlich daraus, dass diese Art die mit der kleinsten Flügelfläche ist, was dafür sorgt, dass selbst kleine Abweichungen einen größeren Effekt auf die Rechts-Links-Asymmetrie haben als bei vergleichsweise großen Flügelflächen. Aufgrund der geringen Stichprobengröße von drei Arten pro Habitatgruppe ist es schwer, eine Aussage darüber zu treffen, ob sich generell bei Offenlandarten eine größere FA feststellen lässt als bei Arten, die Waldhabitats bewohnen. Die Ergebnisse der ANOVA (Tab. 2-7) zeigen jedoch, dass sich ein entsprechender Trend feststellen lässt. Auch wenn anthropogene Einflüsse nicht ausschließlich Ursache von FA sind, so liegt doch nahe, dass anthropogene Einflüsse wie Habitatverlust und das Einbringen von Pestiziden und Chemikalien den größten Einfluss auf Biodiversitätsverluste und somit, in Form von erhöhtem Stress, auf das Auftreten von FA besitzen (HOGG et al. 2001; BROOKS et al. 2002; FAHRIG 2003;

GOULSON et al. 2015; SHADRINA et al. 2020; FRENZEL et al. 2021).

In Populationen findet sich immer ein gewisses Maß an phänotypischer Plastizität, wodurch hier unter natürlichen Bedingungen in bilateralsymmetrischen Organismen generell mit einer leichten Asymmetrie zu rechnen ist, was es manchen Organismen ermöglicht, besser auf (un)natürliche Umweltveränderungen zu reagieren (SCHEINER et al. 1991; SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1993; DEWITT & SCHEINER 2004). Doch auch der hohe Wert der waldlebenden Arten weist darauf hin, dass sich in diesen Arten ebenfalls eine erhöhte FA findet. Vorangegangene Studien aus den letzten Jahren zeigten, dass Organismen in Waldhabitaten in erhöhtem Ausmaß anthropogenen Einflüssen ausgesetzt sind und auch hier deutliche Rückgänge zu verzeichnen sind, auch wenn die Gründe hierfür oft unklarer sind als in Offenlandhabitaten (ZINGG et al. 2018; SEIBOLD et al. 2019; SCHUMACHER & VORBRÜGGEN 2021). Dies könnte bei Schmetterlingen zum einen dadurch erklärt werden, dass sich die Raupen waldlebender Falter während ihrer Entwicklung möglicherweise eher an Waldrändern aufhalten, da das von Bäumen am Waldrand produzierte Laub einen höheren Stickstoffanteil sowie eine größere Konzentration gelöster Zucker aufweist als das von Bäumen, die sich weiter im Wald selbst befinden (FORTIN & MAUFFETTE 2001). Dies würde auf der anderen Seite jedoch auch in einer erhöhten Pestizidbelastung durch umliegende, wirtschaftlich genutzte Agrarflächen resultieren. Darüber hinaus zeigten sich selbst in Gebieten in einem Radius von 2000 m von mit Pestiziden behandelten (Naturschutz)Gebieten starke Rückstände von Pestiziden von bis zu 27 verschiedenen Herbi-, Fungi- und Insektiziden (BRÜHL et al. 2021).

Die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (Abb. 3-5) zeigen keine eindeutige Trennung von Offenland- und Waldarten hinsichtlich ihrer Flügelgestalt. Jedoch

zeigen sowohl die kanonische Korrelationsanalyse (Abb. 6) sowie auch die Diskriminanzanalyse (Abb. 7) einen signifikanten Gestaltunterschied ($p < 0,0001$), was bedeutet, dass sich die Flügelgestalt in Abhängigkeit des Habitats unterscheidet. Dieser Unterschied in der Gestalt drückte sich für die Offenlandfalter in einer horizontal längeren und schlankeren Flügelform aus, während sich für die Waldfalter eher eine vertikal gestauchte Flügelgestalt ergab. Dies deckt sich mit Beobachtungen von BETTS & WOOTTON (1988): In dichter Vegetation wie Wäldern begünstigen kürzere und vertikal ausgeprägtere Flügel einen langsamen und agilen Flug, während längere, schlankere Flügel vorteilhafter bei längeren Flugperioden sind, wie sie in Offenlandhabitaten gängiger sind. Es gibt in verschiedenen Ordnungen der Insekten Hinweise darauf, dass die innerartliche phänotypische Plastizität der Flügel entlang eines ökologischen Gradienten (BAI et al. 2016) oder durch unterschiedliche Klimata (LOH et al. 2008) variieren kann. So ist in der Hauptkomponentenanalyse zu sehen, dass die Hauptkomponente 1 (Abb. 3: PCA1), die 73,6 % der Varianz erklärt, für die Offenlandfalter eine vertikal länglich-schlank und für die Waldfalter eine eher horizontal gestauchte Flügelgestalt zeigt, was sich mit den oben genannten Beobachtungen deckt.

Zusammenfassend bestätigen die Ergebnisse die Hypothese, dass Schmetterlinge aus Offenlandhabitaten eine größere fluktuierende Asymmetrie aufweisen als Waldfalter. Darüber hinaus unterscheiden sich beide Gruppen signifikant in ihrer Flügelgestalt.

In beiden Gruppen ist jedoch ein signifikantes Maß an FA zu verzeichnen. Ob die Gründe für diese FA anthropogenen oder natürlichen Ursprungs sind, lässt sich durch die vorliegende Arbeit jedoch nicht sagen. Aufgrund der kleinen Stichprobengröße von untersuchten Arten bleiben die Ergebnisse nur bedingt aussagekräftig, können aber einen deutlichen Trend aufzeigen.

Folgestudien mit größeren Individuen- und Artenzahlen wären wünschenswert, um die Ergebnisse weiter zu bestätigen.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. THOMAS ELTZ (Ruhr-Universität-Bochum) für die Betreuung und Begutachtung des Projektpraktikums sowie Herrn Dr. STEFAN CURTH (Aquazoo Löbbecke Museum Düsseldorf) für anregende Gespräche und kritische Bemerkungen. Für die Bereitstellung von Literatur, Vermittlung von Kontakten und vielem Weiterem möchte ich mich außerdem bei Herrn DIETER SCHULTEN (Aquazoo Löbbecke Museum Düsseldorf) und der Arbeitsgemeinschaft Rheinisch-Westfälischer Lepidopterologen e.V., insbesondere bei Frau BRIGITTE SCHMAELTER und Herrn Dr. ROLF MÖRTTER (Naturkundemuseum Karlsruhe), bedanken.

Literatur

- ASKAY, M.A., KOSTELNICK, J.C., KERBIS PETERHANS, J.C., & LOEW, S.S. (2014): Environmental stress as an indicator of anthropogenic impact across the African Albertine Rift: a case study using museum specimens. *Biodiversity and Conservation* 23: 2221-2237.
- BAI, Y., DONG, J.J., GUAN, D.L., XIE, J.Y., & XU, S.Q. (2016): Geographic variation in wing size and shape of the grasshopper *Trilophidia annulata* (Orthoptera: Oedipodidae): morphological trait variations follow an ecogeographical rule. *Scientific Reports* 6 (1):32680.
- BEASLEY, D.A.E., BONISOLI-ALQUATI, A., & MOUSSEAU, T.A. (2013): The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: a meta-analysis. *Ecological Indicators* 30: 218-226.
- BENÍTEZ, H.A., LEMIC, D., VILLALOBOS-LEIVA, A., BAŽOK, R., ÓRDENES-CLAVERIA, R., ŽIVKOVIĆ, I.P., & MIKAC, K.M. (2020): Breaking symmetry: fluctuating asymmetry and geometric morphometrics as tools for evaluating developmental instability under diverse agroecosystems. *Symmetry* 12:1789.
- BETTS, C.R., & WOOTTON, R.J. (1988): Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. *Journal of Experimental Biology* 138: 271-288.
- BONADA, N., VIVES, S., RIERADEVALL, M., & PRAT, N. (2005): Relationship between pollution and fluctuating asymmetry in the pollution-tolerant caddisfly *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Insecta). *Archiv für Hydrobiologie* 162: 167-185.
- BROOKS, T.M., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B., RYLANDS, A.B., KONSTANT, W.R., FLICK, P., PILGRIM, J., OLDFIELD, S., MAGIN, G., & HILTON-TAYLOR, C. (2002): Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- BRÜHL, C.A., BAKANOV, N., KÖTHE, S., EICHLER, L., SORG, M., HÖRREN, T., MÜHLETHALER, R., MEINEL, G., & LEHMANN, G.U.C. (2021): Direct pesticide exposure of insects in nature conservation areas in Germany. *Scientific Reports* 2021, 11(1): 1-10.
- BUIJS, J., & MANTINGH, M. (2020): Insektenschwund und Pestizidbelastung in Naturschutzgebieten in Nordrhein-Westfalen und Rheinland-Pfalz. WECF-Forschungsbericht, München.
- BROWN, J.C., & ALBRECHT, C. (2001): The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta: Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in central Rondonia, Brazil. *Journal of Biogeography* 28: 623-634.
- CARSON, R. (1962): *Silent spring*. Houghton Mifflin, Boston, MA.
- CHANG, X., ZHAI, B., LIU, X., & WANG, M. (2007): Effects of temperature stress and pesticide exposure on fluctuating asymmetry and mortality of *Copera annulata* (Selys) (Odonata: Zygoptera) larvae. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 67: 120-127.
- CLARKE, G.M. (1993): Patterns of developmental stability of *Chrysopa perla* L. (Neuroptera: Chrysopidae) in response to environmental pollution. *Environmental Entomology* 22: 1362-1366.
- DELGADO-ACEVEDO, J., & RESTREPO, C. (2008): The contribution of habitat loss to changes in body size, allometry, and bilateral asymmetry in two *Eleutherodactylus* frogs from Puerto Rico. *The Journal of the Society for Conservation Biology* 22: 773-782.

- Dewitt, T. J., & Scheiner, S. M. (2004): Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches. Oxford University Press, Oxford, UK
- DRYDEN, I.L., & MARDIA, K.V. (1998): Statistical shape analysis. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY.
- ETEROVICK, P.C., SLOSS, B.L., SCALZO, J.A.M., & ALFORD, R.A. (2016): Isolated frogs in a crowded world: effects of human-caused habitat loss on frog heterozygosity and fluctuating asymmetry. *Biological Conservation* 195: 52-59.
- FAHRIG, L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- FORTIN, M., & MAUFFETTE, Y. (2001): Forest edge effects on the biological performance of the forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in sugar maple stands. *Écoscience* 8: 164-172.
- FREEMAN, S., QUILLIN, K., ALLISON, L., BLACK, M., TAYLOR, E., PODGORSKI, G., & CARMICHAEL, J. (2014): *Biological Science* (6th Edition). Pearson, London, UK.
- FRENZEL, T., WÖRSDÖRFER, A., KHEDHIRI, S., DI GIULIO, M., LEUS, F., LIPPERS, M.J., MARTIN, D., & FISCHER, K. (2021): Grassland fallows as key for successful insect conservation. *Insect Conservation and Diversity* 14: 837-850.
- GALEOTTI, P., SACCHI, R., & VICARIO, V. (2005): Fluctuating asymmetry in body traits increases predation risks: tawny owl selection against asymmetric woodmice. *Evolutionary Ecology* 19: 405-418.
- GEIGER, F., BENGTSSON, J., BERENDSE, F., WEISSER, W.W., EMMERSON, M., MORALES, M.B., CERYNGIER, P., LIIRA, J., TSCHARNTKE, T., WINQVIST, C., EGGERS, S., BOMMARCO, R., PÄRT, T., BRETAGNOLLE, V., PLANTAGENEST, M., CLEMENT, L.W., DENNIS, C., PALMER, C., OÑATE, J.J., & INCHAUSTI, P. (2010): Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11: 97-105.
- GIBBS, M., & BREUKER, C.J. (2006): Effect of larval-rearing density on adult life-history traits and developmental stability of the dorsal eyespot pattern in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 118: 41-47.
- GOULSON, D., NICHOLLS, E., BOTÍAS, C., & ROTHERAY, E.L. (2015): Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347: No. 6229.
- GRAHAM, J.H. (2021): Fluctuating asymmetry and developmental instability, a guide to best practice. *Symmetry* 13(1): 9.
- HABEL, J.C., REUTER, M., DREES, C., & PFAENDER, J. (2011): Does isolation affect phenotypic variability and fluctuating asymmetry in the endangered red apollo? *Journal of Insect Conservation*. 16: 571-579.
- HALLMANN, C.A., SORG, M., JONGEJANS, E., SIEPEL, H., HOFLAND, N., SCHWAN, H., STENMANS, W., MÜLLER, A., SUMSER, H., HÖRREN, T., GOULSON, D., & DE KROON, H. (2017): More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12 e0185809.
- HARPOLE, W.S., SULLIVAN, L.L., LIND, E.M., FIRN, J., ADLER, P.B., BORER, E.T., CHASE, J., FAY, P.A., HAUTIER, Y., HILLEBRAND, H., MACDOUGALL, A.S., SEABLOOM, E.W., WILLIAMS, R., BAKKER, J.D., CADOTTE, M.W., CHANETON, E.J., CHU, C., CLELAND, E.E., D'ANTONIO, C., & WRAGG, P.D. (2016): Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature* 537: 93-96.
- HOELZEL, 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.
- HOGG, I.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.
- HUNTER, M.D. (2002): Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159-166.
- JOHNSTONE, R.A. (1994): Female preference for symmetrical males as a by-product of selection for mate recognition. *Nature* 372(6502): 172-175.
- KAJZER-BONK, J., & NOWICKI, P. (2022): Butterflies in trouble: the effectiveness of Natura 2000 network in preventing habitat loss and population declines of endangered species in urban area. *Ecological Indicators* 135: 108518.
- KENDALL, D.G. (1977): The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430.
- KLINGENBERG, C.P. (2003): Developmental instability as a research tool: Using patterns of

- fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration: 427-442. In: POLAK, M. (ed.): Developmental instability: causes and consequences. Oxford University Press; Oxford, UK.
- KLINGENBERG, C. P. (2019): MorphoJ, Version 1.07a. University of Manchester.
- KLINGENBERG, C.P., & NIJHOUT, H.F. (1999): Genetics of fluctuating asymmetry: a developmental model of developmental instability. *Evolution* 53: 375.
- LABRIE, G., PRINCE, C., & BERGERON, J.M. (2003): Abundance and developmental stability of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) in organic and integrated pest management orchards of Québec, Canada. *Environmental Entomology* 32: 123-132.
- LEAMY, L.J., & KLINGENBERG, C.P. (2005): The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 14: 1-21.
- LEUNG, B., KNOPPER, L., & MINEAU, P. (2003): A critical assessment of the utility of fluctuating asymmetry as a biomarker of anthropogenic stress: 459. In: POLAK, M. (ed.): Developmental instability : causes and consequences. Oxford University Press, Oxford, UK.
- LOH, R., DAVID, J.R., DEBAT, V., & BITNER-MATHÉ, B.C. (2008): Adaptation to different climates results in divergent phenotypic plasticity of wing size and shape in an invasive drosophilid. *Journal of Genetics* 87: 209-217.
- LUDOŠKI, J., DJURAJIC, M., PASTOR, B., MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, A.I., ROJO, S., & MILANKOV, V. (2014): Phenotypic variation of the housefly, *Musca domestica*: amounts and patterns of wing shape asymmetry in wild populations and laboratory colonies. *Bulletin of Entomological Research* 104: 35-47.
- LUDWIG, W. (1932): Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. Springer Spektrum, Heidelberg.
- MÖLLER, A.P. (2006): A review of developmental instability, parasitism and disease infection, genetics and evolution. *Infection, Genetics and Evolution* 6: 133-140.
- NATTERO, J., MOUGABURE-CUETO, G., DEBAT, V., & GÜRTLER, R.E. (2021): Phenotypic plasticity, canalisation and developmental stability of *Triatoma infestans* wings: effects of a sublethal application of a pyrethroid insecticide. *Parasites and Vectors* 14: 1-12.
- NISHIZAKI, M.T., BARRON, S., & CAREW, E. (2015): Thermal stress increases fluctuating asymmetry in marine mussels: environmental variation and developmental instability. *Ecosphere* 6(5): 1-15.
- PALMER, A.R. & STROBECK, C. (1986): Fluctuating asymmetry: measurement, analysis and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 391-421.
- 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: 55-70.
- POLAK, M. (2003): Developmental instability: causes and consequences. Oxford University Press, Oxford, UK.
- REINHARDT, R., & BOLZ, R. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Tagfalter (Rhopalocera) (Lepidoptera: Papilionoidea et Hesperioidea) Deutschlands: 167-194. In: BINOT-HAFKE, M., BALZER, S., BECKER, N., GRUTTKE, H., HAUPT, H., HOFBAUER, N., LUDWIG, G., MATZKE-HAJEK, G., & STRAUCH, M. (eds.): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 3: Wirbellose Tiere (Teil 1). Münster (Landwirtschaftsverlag). Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (3)
- PURI, V.D. (1956): On preparation of wing neurations in Lepidoptera. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*. 44: 329-331.
- RENNWALD, E., SOBCZYK, T., & HOFMANN, A. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Spinnerartigen Falter (Lepidoptera: Bombyces, Sphinges s.l.) Deutschlands: 243-283. In: BINOT-HAFKE, M., BALZER, S., BECKER, N., GRUTTKE, H., HAUPT, H., HOFBAUER, N., LUDWIG, G., MATZKE-HAJEK, G., & STRAUCH, M. (eds): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 3: Wirbellose Tiere (Teil 1). Münster (Landwirtschaftsverlag). Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (3).
- ROHLF, J. (2018): tpsDIG2, Version 2.31. State University of New York, Stony Brook.
- SCHEINER, S.M., CAPLAN, R.L., & LYMAN, R.F. (1991): The genetics of phenotypic plasticity. III. Genetic correlations and fluctuating asymmetries. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 51-68.
- SCHLICHTING, C.D., & PIGLUCCI, M. (1993): Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist* 142: 366-370.

- SCHMELLER, D.S., DOLEK, M., GEYER, A., SETTELE, J., & BRANDL, R. (2011): The effect of conservation efforts on morphological asymmetry in a butterfly population. *Journal for Nature Conservation* 19: 161-165.
- SCHULTEN, D., & LENZ, N. (2005): Tagfalter (Lepidoptera, Hesperioidea et Papilionoidea) im Gebiet der Landeshauptstadt Düsseldorf um 1900 und um 2000 – ein Beispiel für alarmierende Artenverarmung im 20. Jahrhundert. *Melanargia* 17: 19-29.
- SCHUMACHER, H. & VORBRÜGGEN, W. (2021): Rote Liste und Artenverzeichnis der Schmetterlinge – Lepidoptera – in Nordrhein-Westfalen. 5. Fassung, Stand: Makrolepidoptera Dezember 2020, Stand: Mikrolepidoptera März 2021. *Melanargia* 33 (Beiheft 1): 3-174.
- SEIBOLD, S., GOSSNER, M.M., SIMONS, N.K., BLÜTHGEN, N., MÜLLER, J., AMBARI, D., AMMER, C., BAUHUS, J., FISCHER, M., HABEL, J.C., LINSENMAYER, K.E., NAUSS, T., PENONE, C., PRATI, D., SCHALL, P., SCHULZE, E.D., VOGT, J., WÖLLAUER, S., & WEISSER, W.W. (2019): Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574: 671-674.
- SHADRINA, E., TURMUKHAMETOVA, N., SOLDATOVA, V., VOL'PERT, Y., KOROTCHENKO, I., & PERVYSHINA, G. (2020): Fluctuating asymmetry in morphological characteristics of *Betula pendula* Roth leaf under conditions of urban ecosystems: evaluation of the multi-factor negative impact. *Symmetry*, 12: 1317.
- STOKS, R. (2001): Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia* 127: 222-229.
- SWADDLE, J.P. (1997): Developmental stability and predation success in an insect predator-prey system. *Behavioral Ecology* 8: 433-436.
- SWADDLE, J.P., & CUTHILL, I.C. (1994): Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature*, 367: 165 -166.
- TRUSCH, R., GELBRECHT, J., SCHMIDT, A., SCHÖNBORN, C., SCHUMACHER, H., WEGNER, H., & WOLF, W. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Spinner, Eulenspinner und Sichelflügler (Lepidoptera: Geometridae et Drepanidae) Deutschlands: 287-423. In: BINOT-HAFKE, M., BALZER, S., BECKER, N., GRUTTKE, H., HAUPT, H., HOFBAUER, N., LUDWIG, G., MATZKE-HAJEK, G., & STRAUCH, M. (eds): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 3: Wirbellose Tiere (Teil 1). Münster (Landwirtschaftsverlag). *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 70 (3).
- TSCHARTKE, T., KLEIN, A.M., KRUESS, A., STEFFAN-DEWENTER, I., & THIES, C. (2005): Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity. *Ecosystem service management*. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- WADDINGTON, C.H. (1942): Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.
- WINDIG, J.J., & NYLIN, S. (2002): Genetics of fluctuating asymmetry in pupal traits of the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Heredity* 89: 225-234.
- ZINGG, S., GRENZ, J., & HUMBERT, J.Y. (2018): Landscape-scale effects of land use intensity on birds and butterflies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 267: 119-128.

Anschrift des Autors:

B. Sc. Manuel König

LS Evolutionsökologie und Biodiversität der Tiere

Ruhr-Universität Bochum

E-Mail: Manuel.Koenig@rub.de

und

Aquazoo Löbbecke Museum Düsseldorf

E-Mail: manuel.koenig@duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): König Manuel

Artikel/Article: [Morphologische Ungleichheiten bei Wald- und Offenlandfaltern – Variation der Flügelgestalt und fluktuierende Asymmetrie in Abhängigkeit von der Habitatpräferenz 77-92](#)