

- TOKÁR, Z., SLAMKA, F. & G. PASTORÁLIS 1999: New and interesting records of Lepidoptera from Slovakia in 1995–1997. – Entomofauna carpathica **11**, 43–57.
- VAN NIEUKERKEN, E. J. 1985: A taxonomic revision of the western Palaearctic species of the subgenera *Zimmermannia* HERING und *Ectoedemia* BUSCK s. str. (Lepidoptera, Nepticulidae), with notes on their phylogeny. – Tijdschrift voor Entomologie **128** (1), 1–164.
- VAN NIEUKERKEN, E. J. 2013: Fauna Europaea: Nepticulidae. – Fauna Europaea version 2.6.2, <http://www.faunaeur.org> [letztes Update vom 29.8.2013].
- VAN NIEUKERKEN, E. J., DOORENWEERD, C., STOKVIS, F. R. & D. S. J. GROENENBERG 2012: DNA barcoding of the leaf-mining moth subgenus *Ectoedemia* s. str. (Lepidoptera: Nepticulidae) with COI and EF1- α : two are better than one in recognising cryptic species. – Contributions to Zoology **81** (1), 1–24.
- WALSINGHAM, T. DE GREY 1903: Spanish and Moorish Micro-Lepidoptera. – The Entomologist's Monthly Magazine **39**, 179–187, 209–214, 262–268, 292–293.
- WERNO, A. 2015: Lepidoptera-Atlas 2014. Verbreitungskarten Schmetterlinge (Lepidoptera) im Saarland und Randgebieten. – Internet: <http://www.Delattinia.de/saar-lepi-online/index.htm> [Abfrage vom 23.7.2015].

Anschriften der Verfasser:

- Dr. Andreas H. SEGERER, Zoologische Staatssammlung München,
Münchhausenstr. 21, D-81247 München; Andreas.Segerer@zsm.mwn.de
- Alfred HASLBERGER,
Waschau 14, D-83317 Teisendorf; Haslberger@kabelmail.de
- Richard HEINDEL,
An der Lindengewanne 16, D-89312 Günzburg; richard@heidnells.de
- Dr. Theo GRÜNEWALD,
Klötzlmüllerstr. 202, D-84034 Landshut; dr_gruenewald@web.de
- Peter LICHTMANNECKER,
Nirschlkofer Str. 8, D-84166 Adlkofen; PeterLichtmannecker@web.de

Strukturfarben der europäischen Schillerfalter (*Apatura*, Nymphalidae, Lepidoptera)

Walter RUCKDESCHEL

Die blau schillernden Farbeffekte mancher Tagfalter haben schon immer die Entomologen fasziniert. Auch als die physikalische Natur des Lichts noch unbekannt war, wussten die Entomologen zwischen „echten“ Pigmentfarben und den von der Art der Beleuchtung und dem Einfallswinkel des Lichts abhängigen „Schillerfarben“ zu unterscheiden. Erst Anfang des 20. Jahrhunderts war man auf dem richtigen Weg und führte die Schillereffekte auf Interferenzerscheinungen des Lichts an bestimmten Schuppenstrukturen zurück, ein mit der Wellennatur des Lichts zusammenhängender Effekt (SÜFFERT 1924, MASON 1926, 1927-1, 1927-2). Die Bezeichnung „Strukturfarben“ trifft daher den Sachverhalt besser als die ältere Bezeichnung „Schillerfarben“.

Hochauflösende Mikroskop-Untersuchungen zeigten, dass bei Tagfaltern am häufigsten zwei Schuppentypen, der „Morphotyp“ und der „Uraniatyp“ (vgl. RUCKDESCHEL 2003) die Interferenzerscheinungen hervorrufen. Der Morphotyp ist nach der Gattung *Morpho* (Morphinae, Nymphalidae) der Neotropis benannt, in der sich verschiedene Arten mit einem brillanten Schillereffekt finden. Der Uraniatyp hingegen wurde bei tropischen Uraniinae (besonders bekannt *Chrysiridia rhipheus* DRURY von Madagaskar) gefunden und erzeugt eine breitere, metallisierende Farbpalette.

In Europa ist der Strukturfarbeneffekt vor allem bei Männchen der Nymphaliden-Gattung *Apatura* (mit drei Arten: Großer Schillerfalter *A. iris* LINNAEUS, Kleiner Schillerfalter *A. ilia* DENIS & SCHIFFERMÜLLER und Donau-Schillerfalter *A. metis* FREYER) bekannt. Er ist jedoch nicht so brillant, wie bei manchen neotropischen *Morpho*-Faltern. Letztere weisen „einen im Falterreich geradezu einzig dastehenden Blauglanz“ auf (SEITZ 1909, S. 155). Er hängt bei *Apatura* auch stärker vom Einfallswinkel des Lichtes ab als bei *Morpho*-Faltern. **Abb. 1a** zeigt ein Männchen von *Apatura ilia*, an dem auch die REM-Untersuchungen durchgeführt wurden. Der auffallende Blauschiller-Effekt bei den Männchen neotropischer Morphinen war schon früh Anlass für mikroskopische Untersuchungen der Schuppen, die zur Entdeckung des Morphotyps führten. **Abb. 1b** und **1c** zeigen den hier untersuchten Falter der brasilianischen Art *Morpho aega* HÜBNER einmal bei diffus einfallendem Licht (**Abb. 1b**) und einmal in direktem Sonnenlicht, mit einem spiegelnden Glanzeffekt (**Abb. 1c**).

Da auch bei *Apatura* Schuppen des Morphotyps den blau-violetten Farbeffekt verursachen, soll hier der Frage nachgegangen werden, worauf die Unterschiede des Farbeffekts zwischen dem untersuchten *Morpho*- und *Apatura*-Falter zurückzuführen sind.

Beim Erscheinungsbild zeigen sich bei den beiden untersuchten Arten folgende Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten:

Apatura ilia:

- vom Licht-Einfallswinkel abhängiger blau-violetter Schillereffekt mit geringerer Intensität als bei *Morpho*,
- Flecken- und Augenmuster auf braunem Grund auch im schillernden Flügelbereich gut erkennbar,
- Rückseite ohne Schillereffekt (Tarnfärbung),
- Schillereffekt nur bei Männchen.

Morpho aega:

- starker, leuchtend hellblauer Schillereffekt, vom Licht-Einfallswinkel weitgehend unabhängig,
- Spiegeleffekt,
- Flügelzeichnung (helle Flecken) nur im Apikalbereich der Vorderflügel erkennbar,
- Rückseite ohne Schillereffekt (Tarnfärbung),
- Schillereffekt nur bei Männchen.

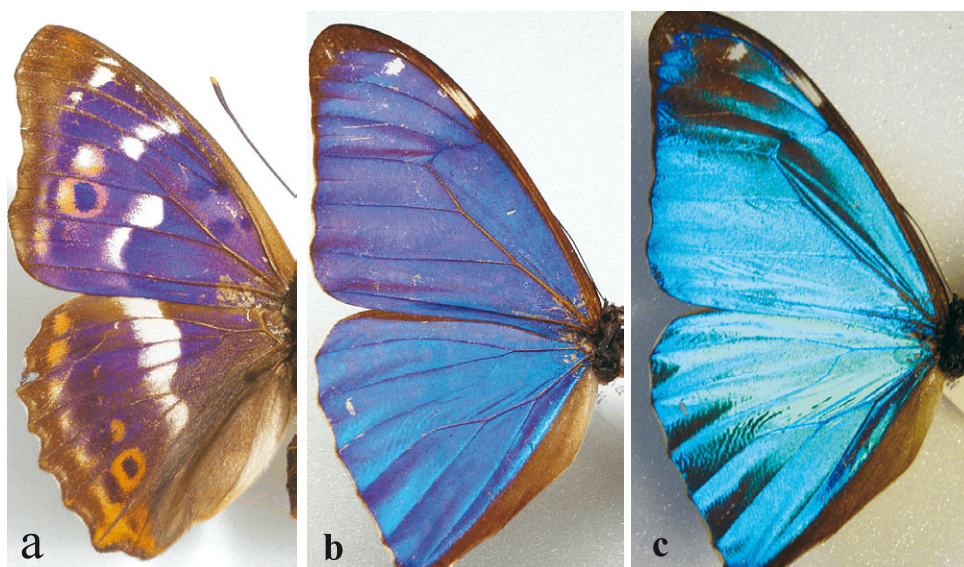


Abb. 1: *Apatura ilia* (1a) und *Morpho aega* (1b, c) mit Strukturfarben, linkes Flügelpaar, Oberseite.

Hierzu ist anzumerken, dass es in der Gattung *Morpho* auch Arten gibt, deren Farbeffekt dem von *Apatura* ähnelt oder deren Weibchen ebenfalls Strukturfarben aufweisen (z.B. *Morpho cypris* WESTWOOD, DEFRIES 1987). „Ebenso heterogen wie die Färbung erscheint auch der Grad des sexuellen Dimorphismus“ (SEITZ 1924, S. 333).

Struktur der Schuppen von *Morpho aega* und *Apatura ilia*

Um zu klären, welche strukturellen Ursachen die Unterschiede des Schillereffektes von *Morpho* und *Apatura* begründen, wurden im INSTITUT DR.-ING. HERMANN KLINGELE Untersuchungen an Schuppen mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) durchgeführt. Für die freundschaftliche Hilfe bin ich H. KLINGELE zu großem Dank verpflichtet.

Eine Übersichtsaufnahme mit 200-facher Vergrößerung (Abb. 2) zeigt die dachziegelartige Anordnung der Schuppen, wie sie bei Lepidoptera üblich ist. Zunächst soll das bei den verschiedenen Schuppentypen zugrunde liegende, gemeinsame **Bauschema** dargestellt werden: Die Schuppen sind kleine Meisterwerke der Leichtbau-Konstruktion. Abb. 3 gewährt bei 10000-facher Vergrößerung einen Einblick in den Aufbau einer Schuppe: Die Schuppen bestehen aus einer glatten unteren Membran und der oft in eine Gitterstruktur aufgelösten oberen Membran. Statt „untere, obere Membran“ ist in der Fachliteratur die Bezeichnung „untere, obere Lamelle“ „lower and upper lamina“, (z.B. GHIRADELLA 1985), gebräuchlich. Dieser Begriff wird aber hier für die Feinstruktur der Rippen benötigt. Die beiden Membrane sind durch Reihen kleiner Säulchen („Trabekeln“) miteinander verbunden, was an einer geknickten Schuppe (Abb. 4) von *Chrysiridia ripheus* besonders gut zu erkennen ist. Damit wird mit geringem Materialaufwand eine stabile, biege- und verwindungssteife Struktur geschaffen („Sandwichbauweise“). In unserer Abbildung 3 (Blick von „unten“) ist die untere Membran weitgehend entfernt (kleiner Rest unterhalb der Bildmitte). Man blickt auf den Wald der Trabekeln die in den parallel verlaufenden Rippen der oberen Membran enden. Bei der entgegengesetzten Blickrichtung auf die gerippte obere Membran (Abb. 5) erkennt man zwischen den Rippen die Säulchen, die jeweils in den schmalen Verbindungsbrücken zwischen den Rippen enden. Wie später dargestellt, trägt dieser an Abdeckgitter erinnernde Schuppentyp nicht zum Schillereffekt bei, sondern findet sich dominant in nicht schillernden Flügelbereichen, z.B. auf den Flügelunterseiten.

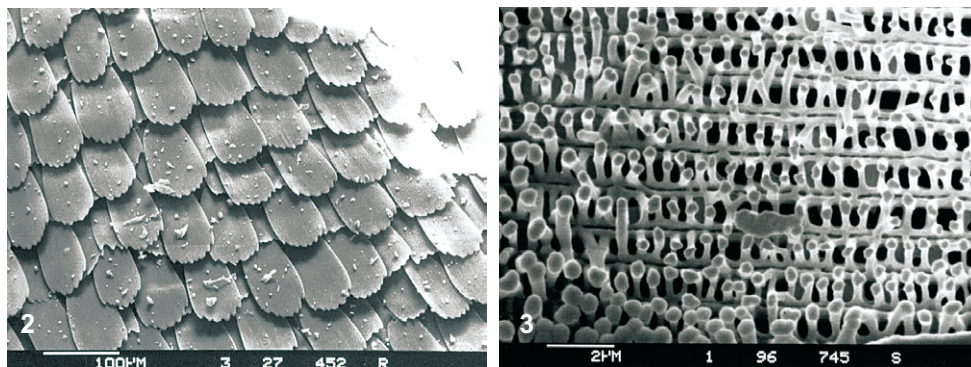


Abb. 2: *Apatura ilia*, Schuppen auf Vorderflügel, V = 200; Abb. 3: *Apatura ilia*, innere Feinstruktur einer Schuppe, V = 10 000.

Ausgangspunkt eines Vergleichs der Schuppenstrukturen von *Morpho* und *Apatura* sind die ***Morpho*-Schuppen**:

Abb. 6 zeigt die Schuppenanordnung auf der Hinterflügel-Oberseite eines *Morpho* mit dicht nebeneinander liegenden, dachziegelförmig sich überdeckenden biberschwanzförmigen Schuppen.

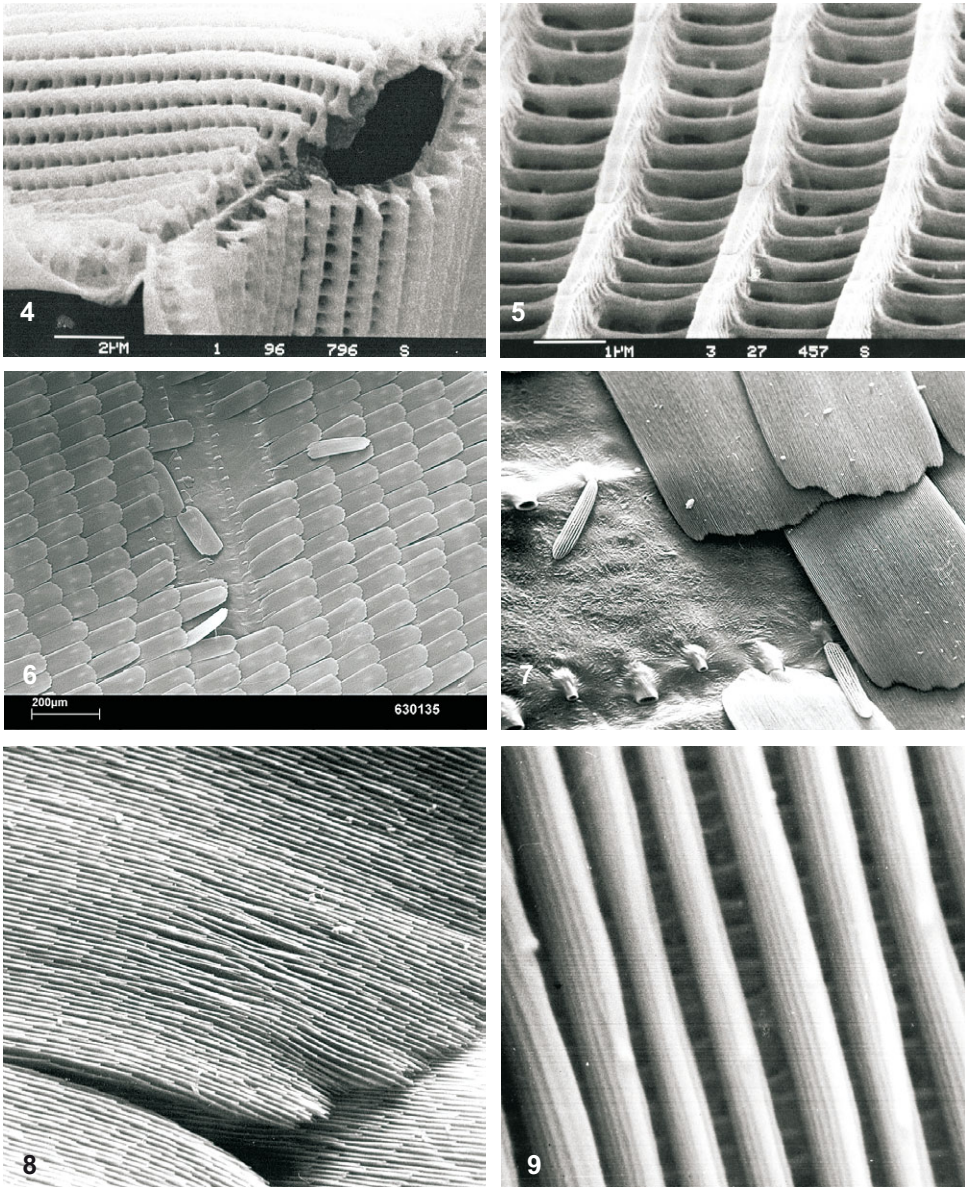


Abb. 4: *Chrysidia ripheus*, geknickte Schuppe, V = 10 000; **Abb. 5:** *Apatura ilia*, Oberseite einer Schuppe, V = 20 000; **Abb. 6:** *Morpho aega*, Hinterflügel, V = 100; **Abb. 7:** *Morpho aega*, untere Flügelmembran mit Bälgen und Schuppen, V = 480; **Abb. 8:** *Morpho aega*, Feinstruktur einer Schuppenoberfläche, V = 2 140; **Abb. 9:** *Morpho aega*, Feinstruktur einer Schuppenoberfläche, V = 19 000.

An der beschädigten Stelle sind die Bälge zu erkennen, in denen die Schuppenstiele stecken. In jedem zweiten Bälgen stecken verkümmerte Miniaturschuppen einer zweiten Schuppenlage (**Abb. 7**). Die größeren Schuppen weisen die typische Morphostruktur (**Abb. 8**) auf. Diese Schuppen mit dichtstehenden Rippen finden sich in allen schillernden Bereichen der Flügeloberseiten. Sie weisen auf der

oberen Schuppenmembran dicht stehende Rippen auf, die aus einem Paket etwa horizontal verlaufender Lamellen bestehen (**Abb. 9**). Die Querschnitte der Lamellenpakete erinnern an Tannenbäumchen. Diese in der Schemazeichnung (**Abb. 10**) dargestellte Struktur („Morphotyp“) ist bekanntlich die Ursache des Interferenzeffekts. Die Schuppen im nicht schillernden, bräunlich-schwarzen Apikalbereich der Vorderflügel weisen hingegen eine andere Struktur auf (**Abb. 11**): Die Rippen haben größeren Abstand. Ihre lamellare Feinstruktur ist senkrecht zur Rippenachse orientiert; die Lamellen liegen damit parallel zur Lichteinfallsrichtung und bewirken keine Interferenz.

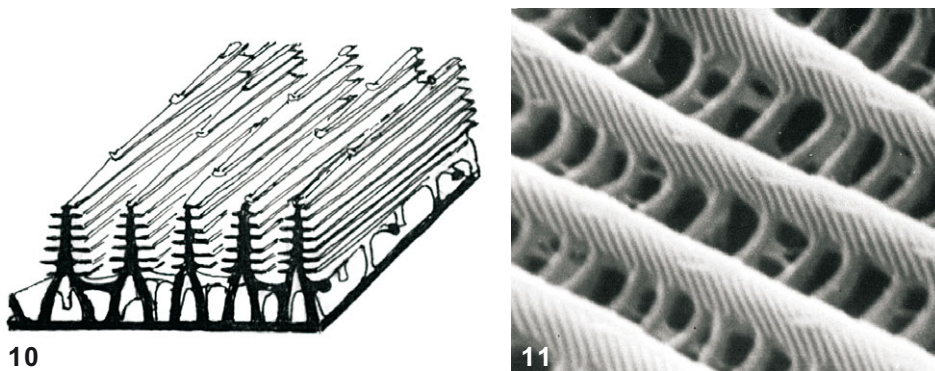


Abb. 10: Schematische Darstellung der Rippenstruktur des Morphotyps; **Abb. 11:** *Morpho aega*, Oberfläche einer nicht schillernden Schuppe, $V = 20\,000$.

Auch bei *Apatura ilia* sind die beiden bei *Morpho* beschriebenen Schuppentypen vorhanden:

Auf den schillernden Bereichen der Flügeloberseiten finden sich jedoch zwei Schuppenlagen (**Abb. 12**). Die obere Lage besteht aus Schuppen mit dicht stehenden Rippen, die aus Paketen etwa horizontal verlaufender Lamellen bestehen (Im Bild links unten); es handelt sich um den bereits erwähnten Morphotyp. Die Schuppen der unteren Lage (im Bild rechts oben) erinnern an Abdeckgitter: Die Rippen haben größeren Abstand und unterscheiden sich auch in ihrem Aufbau von den „Schillerschuppen“. Die Rippen sind flach und bestehen aus einer einzigen Lamellenlage, die von einer senkrecht orientierten Mikrostruktur (Rippen oder Blättchen) getragen wird (s. **Abb. 5**). Es fehlen die senkrecht zum Lichteinfall angeordneten Schichtpakete, deshalb entsteht bei diesen Schuppen kein Interferenzeffekt. Schuppen einer ähnlichen Bauart fanden sich, wie beschrieben, auch im nicht schillernden Apikalbereich des Morphoflügels.

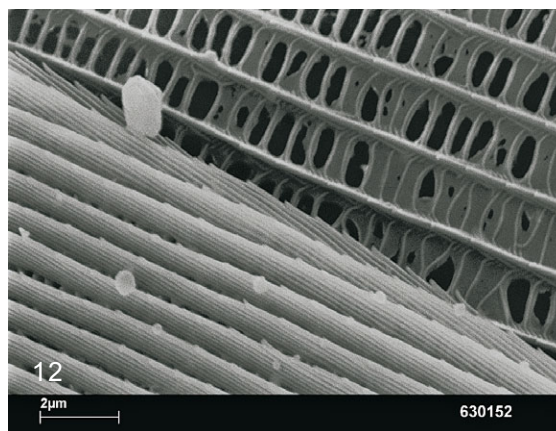


Abb. 12: *Apatura ilia*, Schuppen-Doppellage auf dem Vorderflügel, $V = 10\,000$.

Vergleich der Schuppenstrukturen

Der – verglichen mit *Morpho aega* – schwächere Schillereffekt bei *Apatura* muss auf Strukturunterschiede zurückgehen:

Einen Beitrag liefert der Bedeckungsgrad mit Schillerschuppen: Während bei *Morpho aega* die Schillerschuppen die schillernden Flügelbereiche zu 100% bedecken, ist die Bedeckung bei *Apatura* lückig (**Abb. 13**): Zwischen den Schillerschuppen der oberen Schuppenlage bestehen Lücken, in denen die nicht schillernden Schuppen der zweiten Lage zu sehen sind. Die effektive Bedeckung beträgt daher nur ca. 80%. Dieser Effekt allein kann aber die Unterschiede nicht erklären.

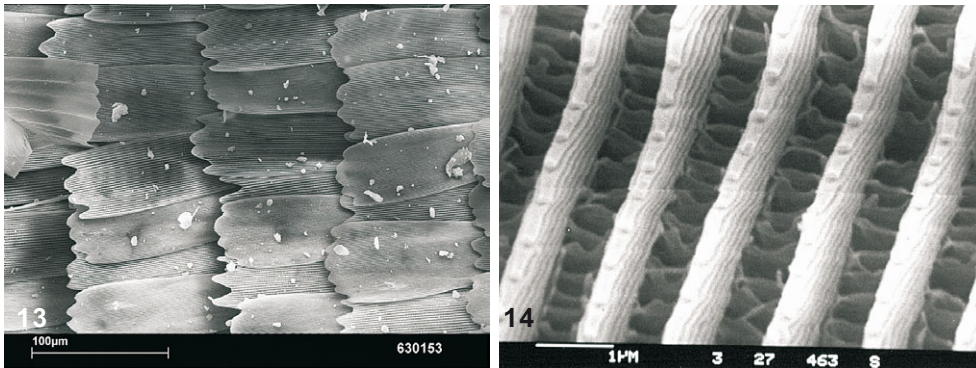


Abb. 13: *Apatura ilia*, Schuppen- Doppellage auf dem Vorderflügel, V = 400; **Abb. 14:** *Apatura ilia*, Schuppe mit Schillereffekt, V = 20 000.

Die Stärke des Interferenzeffektes (beobachtbarer Reflexionsgrad = „Reflexintensität“) hängt bei den Schillerschuppen auch vom Flächenanteil der interferierenden Schuppenteile, also von der Anzahl und Breite der Lamellenpakete (Rippen) ab. Da diese aber bei *Morpho aega* und *Apatura* etwa gleich sind, kann hier nicht die Ursache liegen. Auch eine unterschiedliche Brechzahl des jeweiligen Chitins ist sehr unwahrscheinlich. Damit bleibt als Erklärung lediglich der Aufbau der Lamellenpakete. Hier ergeben sich tatsächlich erhebliche Unterschiede. Bei *Morpho* verlaufen die Lamellen (Anzahl übereinander: 6) fast parallel zur Schuppenachse (mit einem nur sehr kleinen Neigungswinkel unter 5 Grad, s. **Abb. 9**). Bei *Apatura* sind die Lamellen (Anzahl übereinander – im Strahlengang – meist 5) stärker geneigt (Neigungswinkel 10 Grad - 15 Grad) und zudem etwas gewellt (**Abb. 14**). Das einfallende Licht trifft also nicht senkrecht, sondern schräg auf die Lamellenpakete und wird an den leicht gewellten Schichtpaketen teilweise gestreut. Auch die etwas geringere Lamellenzahl mindert den Reflexionsgrad, allerdings nur geringfügig (vgl. RUCKDESCHEL 2003).

Zuletzt stellt sich die Frage nach den Farbunterschieden: *Morpho aega* schillert in einem hellen ins Grünliche gehenden Blau, das Blau von *Apatura ilia* tendiert zum Violett. Bekanntlich sind die Wellenlängenbereiche von violett 400 - 450 nm, von blau 450 - 490 nm und von grün 490 - 560 nm. Der Farbeffekt bei *Apatura ilia* liegt also in kurzwelligerem Bereich, als bei *Morpho aega*. Aus den optischen Gesetzen lässt sich berechnen, dass bei Doppelschichten aus Chitin und Luft ein optimaler Reflex für violett (420nm) bei einer Doppelschichtdicke von 170nm und für blau (460nm) bei 190nm entsteht (RUCKDESCHEL 2003, Berechnung nach PEDROTTI et al. 1996).

Zusammenfassend ergibt sich also, dass der Schillereffekt von *Apatura ilia* durch die gleiche Schuppenstruktur („Morphotyp“) entsteht, wie bei den neotropischen Schillerfaltern der Subfamilie Morphinae. Als Beispiel für diese Gruppe wurden Strukturuntersuchungen bei *Morpho aega* HBN. beschrieben. Der Schillereffekt ist allerdings bei den europäischen Schillerfaltern deutlich schwächer und stärker vom Lichteinfallwinkel abhängig. Ursache dieser Unterschiede ist zum einen die lückige Bedeckung der Oberfläche mit Schillerschuppen. Zum anderen ergaben sich bei *Morpho aega* und *Apatura ilia* Unterschiede im Aufbau der interferierenden Schuppenelemente (Rippen-

strukturen aus Lamellenpaketen). Um diese Feinstruktur genauer vermessen zu können, wären Schnittuntersuchungen bei Vergrößerung über 20 000-fach erforderlich.

Der Sexualdimorphismus beim Schillereffekt lässt bei *Apatura* keinen Zweifel daran, dass auch hier, wie bei *Morpho*, ein Zusammenhang mit dem Revier- und Paarungsverhalten bestehen muss. Bei *Morpho* ist bekannt, dass sich die Männchen mit schillernden Schmetterlingsattrappen anlocken lassen. Ähnliche Versuche des Autors bei *Apatura iris* L. hatten aber keinen Erfolg. Bei vielen Morphoarten promenieren die Männchen auf Waldblößen oder an Waldrändern in hellem Sonnenlicht, wodurch der Schillereffekt besonders gut zur Geltung kommt. Das blaue Aufblitzen soll wohl anderen Männchen imponieren und sie vertreiben. *Apatura*-Männchen sind hingegen ortstreu, kommen nur zeitweise auf den Waldboden und sitzen zumeist im Laubdach der Bäume. Der Farbwechsel beim Öffnen und Schliessen der Flügel könnte einen Irritationseffekt bei Artgenossen und Freßfeinden bewirken. Solange nicht die Ergebnisse gründlicherer Feldbeobachtungen vorliegen, bleibt der Selektionsvorteil des Schillereffekts spekulativ.

Literatur

- DEVRIES, P. J. 1987: The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. – Princeton University Press, 402 S.
- GHIRADELLA, H. 1984: Structure of iridescent lepidopteran scales; variations on several themes. – Annals of the Entomological Society of America 77, 637-645.
- GHIRADELLA, H. 1985: Structure and development of iridescent lepidopteran scales: The *Papilionidae* as a showcase family. – Annals of the Entomological Society of America 78, 252-264.
- MASON, C. W. 1926: Structural colors in insects I. – The Journal of Physical Chemistry 30, 383-395.
- MASON, C. W. 1927-1: Structural colors in insects II. – The Journal of Physical Chemistry 31, 321-354.
- MASON, C. W. 1927-2: Structural colors in insects III. – The Journal of Physical Chemistry 31, 1865-1872.
- PEDROTTI, F., PEDROTTI, L., BAUSCH, W. & H. SCHMIDT 1996: Optik – Eine Einführung. – Prentice Hall Verlag, Haar b. München.
- RUCKDESCHEL, W. 2003: Schönheit und Struktur: In: KUMMER, Chr. (Hrsg.): Die andere Seite der Biologie. – Books on Demand, Norderstedt.
- RUCKDESCHEL, W. 2004: Schönheit und Struktur – Schillerfarben von Schmetterlingen: In: Strukturen und Wirklichkeit – Zeitschrift für Kultur, Wissenschaft und Spiritualität. Sonderheft März 2004. – Verlag Kreativkreis Akad. St. Paul e.V., Erlangen.
- SEITZ, A. 1909: Die Groß-Schmetterlinge der Erde. 1. Abt., 1. Bd.: Die palaearktischen Tagfalter. – Verlag Alfred Kernen, Stuttgart.
- SEITZ, A., 1924: Die Gross-Schmetterlinge der Erde. 5. Bd.: Die amerikanischen Tagfalter. – Verlag Alfred Kernen, Stuttgart
- SÜFFERT, F. 1924: Morphologie und Optik von Schmetterlingsschuppen, insbesondere die Schillerfarben von Schmetterlingen. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 1, 171-308.

Anschrift desVerfassers:

Dr. Ing. Dr. Walter RUCKDESCHEL
 Westerbuchberg 67
 D-81477 Übersee
 E-Mail: Dr. WalterRuckdeschel@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [064](#)

Autor(en)/Author(s): Ruckdeschel Walter E.W.

Artikel/Article: [Strukturfarben der europäischen Schillerfalter \(Apatura, Nymphalidae, Lepidoptera\) 76-82](#)