

Pollen als Nahrung: Schlüssel für ökologische Besonderheiten der *Heliconius*-Falter (Nymphalidae, Heliconiinae)

Stefan H. Eberhard & Harald W. Krenn

Neotropische Tagfalter der Gattung *Heliconius* KLUK, 1802 und *Laparus* BILLBERG, 1820 haben die einmalige Fähigkeit, beim Blütenbesuch Pollen am Rüssel zu sammeln und zu einem auffälligen Klumpen zu formen. Diese Schmetterlinge sind in der Lage, Aminosäuren und Proteine aus dieser Pollenmasse zu gewinnen und aufzunehmen (GILBERT 1972). Diese Stickstoffverbindungen stellen einen wesentlichen Bestandteil der Nahrung dar. Sie erlauben eine verlängerte Lebensdauer mit anhaltender Eiproduktion und gesteigerter Produktion von giftigen Cyanverbindungen. Letzteres ist wesentlich für das Verständnis der komplizierten Mimikry-Beziehungen dieser Schmetterlinge. Die Evolution dieser Verhaltensweise innerhalb der neotropischen Heliconiinae erhöhte die Verfügbarkeit von Stickstoff für adulte Schmetterlinge. Dies stellt die Grundlage für evolutionäre Trends wie erhöhte Giftigkeit, hochentwickelte Verhaltensweisen der Imagines und verkürzte Larvalentwicklung dar (GILBERT 1991).

Viele *Heliconius*-Arten legen zum Beispiel ihre Eier einzeln an jungen Trieben und Blattspitzen ab, weil die Raupen kannibalisch sind. Auf der Suche nach einem geeigneten Eiablageplatz muss ein Weibchen also darauf achten, dass die entsprechenden Pflanzenteile noch nicht von anderen Eiern besetzt sind. Als Gegenstrategie haben einige Passionsblumen (Gattung *Passiflora*) im Laufe ihrer gemeinsamen Evolution mit den *Heliconius*-Faltern sogenannte Scheineier auf den Blättern entwickelt. Diese gleichen in Größe, Form und Farbe den Eiern von *Heliconius* und wirken daher gewissermaßen als Besetztzeichen. Bei manchen *Passiflora*-Arten werden diese Scheineier aus extrafloralen Nektarien gebildet. Diese kommen bei vielen Passionsblumen vor und locken räuberische Ameisen und Wespen an, die dann auch Jagd auf *Heliconius*-Eier und Raupen machen und so einen zusätzlichen Schutz für die Pflanze darstellen (GILBERT 1991).

Die Nutzung von Pollen stellt somit den Schlüssel für die ökologischen Besonderheiten der *Heliconius*-Falter dar (GILBERT 1972, 1991).

1. Morphologie des Rüssels der *Heliconius*-Falter

Heliconius-Falter sammeln aktiv mit Hilfe ihres Rüssels an bestimmten Blüten (z. B. an *Psiguria tabascensis*, Cucurbitaceae) Pollen. Dabei nimmt der Schmetterling mit Auf- und Abbewegungen des Rüssels die Pollenkörner von den Antheren auf. Diese

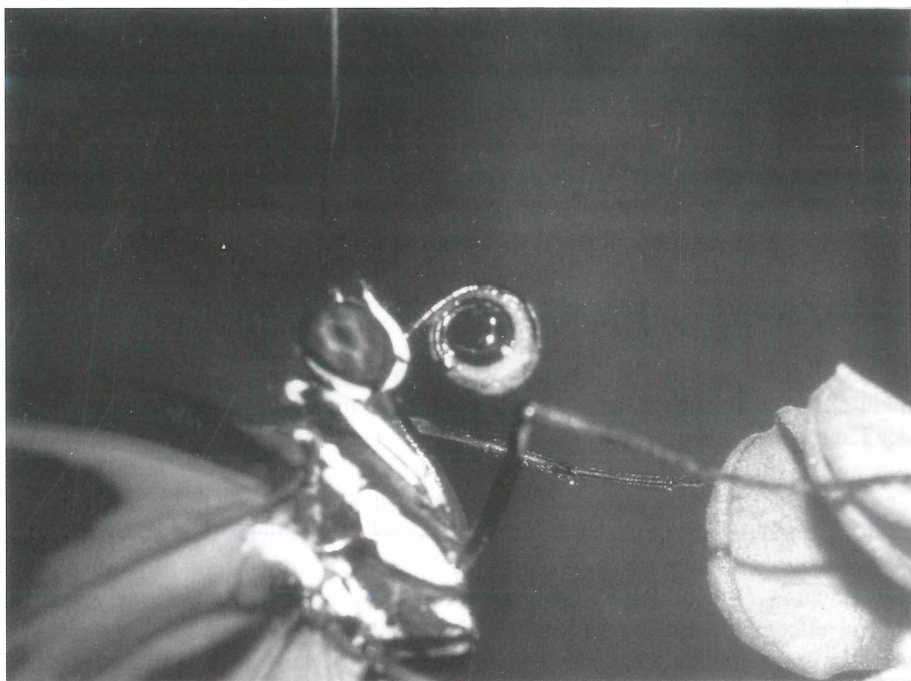


Abb. 1: *Heliconius hecale* (Fabricius, 1776) bei der Bearbeitung von Pollen. Am Rüssel ist ein mit Flüssigkeit vermischter Pollenklumpen zu erkennen, aus dem der Schmetterling freie Aminosäuren und Proteine (Stickstofflieferanten) extrahiert.

bleiben am Rüssel haften und bilden einen Klumpen. Von der Rüsselspitze wird eine klare Flüssigkeit abgegeben, die feuchte Pollenmasse wird oft mehrere Stunden lang durch Ein- und Ausrollen des Rüssels geknetet (Abbildung 1). Auf diese Weise werden aus den Pollenkörnern Aminosäuren und Proteine extrahiert und vom Schmetterling aufgesaugt. Die Pollenkörner bleiben außerhalb des Körpers und fallen nach der Prozedur vom Rüssel ab (GILBERT 1972).

So wie bei allen Tagfaltern besteht der Rüssel auch bei *Heliconius*-Faltern aus den beiden extrem verlängerten Galeae, die ein zentrales Nahrungsrohr umschließen, in das durch die apikale Spitzenregion Nektar und andere Flüssigkeiten aufgesaugt werden.

Am Rüssel der Schmetterlinge befinden sich verschiedene Typen von Sensillen, wie borstenförmige Sensilla trichodea und kleine Sensilla basiconica. Im Bereich der Rüsselspitze kommen Sensilla styloconica hinzu, die als kombinierte Mechano-Chemosensillen gedeutet werden. Sie bestehen aus einem Schaft, der unterschiedlich geformt und strukturiert sein kann, und einem darauf befindlichen Sinneskegel, der an der Spitze einen Porus besitzt (PAULUS & KRENN 1996). Um zu klären, ob morphologische Besonderheiten am Rüssel der Pollen nutzenden Arten auftreten,

wurden die Mundwerkzeuge von 25 Arten der Heliconiinae vergleichend untersucht. Die Anzahl und Länge der Sensillen zeigten signifikante Unterschiede zwischen den Pollen nutzenden Arten der Gattungen *Heliconius* und *Laparus* einerseits, und den nicht Pollen nutzenden neotropischen Heliconiinae und den als Außengruppe untersuchten europäischen Vertretern dieser Unterfamilie andererseits. Bis zur Rüsselmitte sind Anzahl und Länge der borstenförmigen Sensilla trichodea bei den Pollen nutzenden Arten signifikant größer als bei den nicht Pollen nutzenden Heliconiinae und der Außengruppe ($p < 0,01$; Mann-Whitney U-Test) (Tabelle 1). Dagegen sind die Sensillen der Rüsselspitze, vor allem die Sensilla styloconica, bei den Pollen nutzenden Arten kleiner und weniger zahlreich als bei den Vergleichsgruppen ($p < 0,01$; Mann-Whitney U-Test) (Tabelle 1).

Tab. 1: Medianwerte der Längen der Sensillen in verschiedenen Bereichen des Rüssels bei Heliconiinae (Daten aus KRENN & PENZ 1998, verändert). Sensilla styloconica treten nur im Bereich der Rüsselspitze auf.

	Pollen nutzende Arten N=30	Nicht Pollen nutzende Arten N=30	Europäische Arten N=10
S. trichodea (µm)			
Proximale Rüsselhälfte	75,9	34,6	21,0
Rüsselmitte	34,3	22,0	11,0
Rüsselspitze	5,0	7,0	10,5
S. styloconica (gm)			
Rüsselspitze	81,0	118,5	63,0

Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei Pollen nutzenden Arten keine zusätzlichen Strukturen am Rüssel auftreten, sondern bereits vorhandene Strukturen, wie die Sensilla trichodea, modifiziert worden sind. Die Sensilla trichodea sind nämlich genau in jenem Teil des Rüssels besonders zahlreich und lang, wo beim Pollensammeln und -bearbeiten der Pollenklumpen gebildet wird. Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden, daß die Borstensensillen eine wesentliche Funktion beim Sammeln und Bearbeiten von Pollen haben (KRENN & PENZ 1998).

2. Verhaltensweisen bei der Nahrungsaufnahme an Blüten

Vergleichende Untersuchungen der Verhaltensweisen beim Blütenbesuch zeigten, daß beim Pollen- und Nektarsammeln die gleichen Rüsselbewegungen auftreten. Im Vergleich zu nicht Pollen sammelnden neotropischen Heliconiinae werden die Blütenstände des Wandelröschens (*Lantana camara*) jedoch von „Pollennutzern“ sorgfältiger bearbeitet. Es konnte bei *Heliconius*-Arten eine höhere Anzahl von Stocherbewegungen (Auf- und Abbewegungen des Rüssels) in der Kronröhre pro Blüte festgestellt werden. Außerdem wurden durchschnittlich weniger Blüten pro Zeit

genutzt, d.h. die Verweildauer auf den einzelnen Blüten war länger. Besonders bemerkenswert sind aber die Ergebnisse bezüglich der Pollenmenge und der abgegebenen Flüssigkeitsmenge. Alle untersuchten Schmetterlinge hatten nach dem Blütenbesuch Pollen am Rüssel. Die „Nicht-Pollennutzer“ entnahmen den *Lantana*-Blüten genauso viel oder sogar größere Mengen an Pollen als *Heliconius*. Der große Unterschied lag jedoch darin, daß bei den nicht Pollen nutzenden Arten Pollen rasch wieder vom Rüssel abfiel, während sich bei *Heliconius* größere Pollenklumpen bildeten und lange am Rüssel haften blieben. Gleichzeitig konnte festgestellt werden, daß *Heliconius* von der Rüsselspitze mehr Flüssigkeit abgibt und mit dem Pollen vermischt als die anderen Arten. Das deutet darauf hin, daß neben Besonderheiten der Rüsselmorphologie, auch die größere Flüssigkeitsmenge für die Bildung des Pollenklumpens verantwortlich ist (PENZ & KRENN 2000).

3. Anatomie der Speicheldrüsen

Um festzustellen, ob es anatomische Besonderheiten der Speicheldrüsen zwischen „Pollennutzern“ und „Nicht-Pollennutzern“ gibt, wurden die Speicheldrüsen von *Heliconius melpomene* (Linnaeus, 1758), *Dryas julia* (Fabricius, 1775) und *Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758) untersucht. Die neotropische Art *D. julia* (Heliconiinae) ist mit *H. melpomene* relativ nahe verwandt, sammelt aber keinen Pollen, der Distelfalter *V. cardui* (Nymphalinae) diente als Außengruppe.

Die Speicheldrüsen aller drei untersuchten Arten lassen sich anatomisch und histologisch in fünf Regionen unterteilen. Der drüsige Teil der Speicheldrüsen liegt zum Großteil im Thorax und zieht in mehreren Schlaufen vor und zurück. Das verdickte blinde Ende liegt im vordersten Teil des Abdomens. Der Speichelgang ist vollständig im Thorax und zieht ebenfalls in mehreren Schlaufen vor und zurück. Das Speichelreservoir liegt zum Großteil im Prothorax und ist seiner Funktion entsprechend stark erweitert. Schließlich vereinigen sich im Kopf die linke und die rechte Speicheldrüse zum unpaaren Speichelausführgang. Dieser führt über die Speichelpumpe in den Nahrungskanal des Rüssels. Die histologische Untersuchung der einzelnen Regionen zeigte, daß die Speicheldrüse generell aus einem einschichtigen Epithel besteht. Beim drüsigen Teil der Speicheldrüse handelt es sich um typische hochprismatische Zellen. Im verdickten Ende befinden sich auffallend große Vakuolen. Diese nehmen bis zu 80% des Zellkörpers in Anspruch. Im Vergleich dazu besitzt der Speichelgang flache Epithelzellen. Das Speichelreservoir besitzt seiner Funktion entsprechend ein großes Lumen. Weiters fallen die halbkugelig ins Lumen vorgewölbten Zellen auf, wodurch eine Oberflächenvergrößerung erreicht wird. Der Speichelausführgang besteht wiederum aus flachen Epithelzellen.

Der Vergleich der Speicheldrüsen von *H. melpomene*, *D. julia* und *V. cardui* zeigte, daß es keine wesentlichen anatomischen und histologischen Unterschiede gibt. Für einen biometrischen Vergleich wurden verschiedene Strecken der Speicheldrüse gemessen und das Drüsenvolumen berechnet, da dies das beste Maß für die Größe der Speicheldrüse darstellt (Tabelle 2). Die Ergebnisse zeigen, daß alle

Maße bei *H. melpomene* am größten sind. Das mittlere Gesamtvolumen des drüsigen Teils der Speicheldrüsen bei *H. melpomene* ist signifikant größer als bei *D. julia* und *V. cardui* ($p < 0,05$; Bonferroni-Test). Hingegen gibt es trotz der signifikanten Unterschiede in der Körpergröße zwischen den beiden letztgenannten Arten keinen signifikanten Unterschied bezüglich des Volumens ihrer Speicheldrüsen ($p < 0,05$; Bonferroni-Test).

Tab. 2: Mittelwerte der Körperlängen und verschiedenen Maße der Speicheldrüsen von *H. melpomene* (Pollen nutzende Art) und *D. julia* und *V. cardui* (nicht Pollen nutzende Arten) (Daten aus EBERHARD 2001, verändert).

	<i>H. melpomene</i>	<i>D. julia</i>	<i>V. cardui</i>
	N=14	N=11	N=11
Körperlänge (mm)	23,53	21,83	18,76
Gesamtlänge (mm)	45,80	39,28	37,85
Ganglänge (mm)	10,66	9,94	10,03
Drüsenlänge (mm)	35,14	29,34	27,82
Drüsenvolumen (mm ³)	0,347	0,260	0,240

Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Pollen nutzende Art *H. melpomene* mit ihren Speicheldrüsen mehr Speichel produzieren kann als die beiden Vergleichsarten. Das ist ein Indiz dafür, daß die bei der Pollennutzung verwendete Flüssigkeit Speichel ist (EBERHARD 2001).

Pollen stellt für Blütenbesucher eine leicht zugängliche wertvolle Nahrung dar, die aber erstaunlicherweise nur von Tagfaltern der Gattungen *Heliconius* und *Laparus* genutzt werden kann. Unsere vergleichenden Untersuchungen zeigen, daß relativ kleine Merkmalsveränderungen an mehreren Organsystemen und eine Verschiebung des zeitlichen Bewegungsmusters des Rüssels beim Blütenbesuch den großen evolutionären Schritt, die Nutzung von Pollen als Nahrung für Tagfalter, ausgelöst haben könnten. Es ist zu erwarten, daß weitere anatomische und physiologische Untersuchungen andere Besonderheiten der Pollen nutzenden *Heliconius*-Falter zu Tage bringen, die im Zusammenhang mit dieser spezialisierten Ernährung funktionell und evolutionsbiologisch interpretiert werden können.

4. Literatur

- EBERHARD, S. H. (2001): Speicheldrüsen bei Tagfaltern und Besonderheiten bei der Pollen nutzenden Art *Heliconius melpomene* (Nymphalidae, Heliconiinae): Eine vergleichend anatomische, histologische und biometrische Studie. - Diplomarbeit an der Fakultät für Naturwissenschaften und Mathematik, Universität Wien.
- GILBERT, L. E. (1972): Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. - Proc. U.S. Nat. Acad. Sci. 69: 1403-1407.

- GILBERT, L. E. (1991): Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: Pattern, process and problems. In: Price P. W., Lewinsohn T. M., Fernandes G. W. & Benson W. W. (eds.). - Plant - Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions, John Wiley & Sons: New York, pp. 403-427.
- PAULUS, H. F. & KRENN, H. W. (1996): Vergleichende Morphologie des Schmetterlingsrüssels und seiner Sensillen - Ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Papilionoidea (Insekta, Lepidoptera). - J. Zool. Syst. Evol. Res. 34: 203-216.
- KRENN, H. W. & PENZ C. M. (1998): Mouthparts of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): A search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. - Int. J. Insect Morphol. & Embyol. 27(4): 301-309.
- PENZ, C. M. & KRENN H. W. 2000. Behavioral Adaptations to Pollen-Feeding in *Heliconius* Butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae): An Experiment Using *Lantana* Flowers. - J. Insect Behav. 13(6): 865-880.

Stefan H. Eberhard
 Harald W. Krenn
 Institut für Zoologie, Universität Wien
 Althanstraße 14
 A 1090 Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [2001](#)

Autor(en)/Author(s): Eberhard Stefan, Krenn Harald W.

Artikel/Article: [Pollen als Nahrung: Schlüssel für ökologische Besonderheiten der Heliconius-Falter \(Nymphalidae, Heliconiinae\) 97-102](#)