universität wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Morphologie der Labialpalpen bei *Heliconius melpomene* im Vergleich zu anderen Nymphalidae (Lepidoptera).“

verfasst von / submitted by

Katrin Diensthuber BSc

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat)

Wien, 2016 / Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt / degree programme code as it appears on the student record sheet:	A 190 445 456
Studienrichtung lt. Studienblatt / degree programme as it appears on the student record sheet:	Lehramtsstudium UF Biologie und Umweltkunde UF Geographie und Wirtschaftskunde
Betreut von / Supervisor:	ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Harald Krenn

Danksagung

Viele Menschen haben dazu beigetragen, dass meine Diplomarbeit entstehen konnte, denn solch eine Abschlussarbeit schreibt sich nicht von alleine. Daher möchte ich hier, mit dieser Seite, den Unterstützern und Helfern meinen herzlichen Dank aussprechen. Diese Arbeit soll deshalb jenen Menschen gewidmet sein, die mich in der Zeit der Anfertigung und Ausarbeitung konsequent und mental unterstützt haben

Aufrichtigen Dank möchte ich meinem Betreuer Mag. Dr. Harald Krenn aussprechen, der mich während meiner Tätigkeit und Erstellung der Abschlussarbeit mit wertvollen Anregungen, Kommentaren und konstruktiver Kritik sowie seiner Geduld und sehr guten Begleitung unterstützt hat.

Herzlichen Dank auch an einzelne Kollegen und Kolleginnen vom Department für Integrative Zoologie, die mir bei der praktischen Umsetzung meiner Forschungstätigkeiten behilflich waren.

Besonderen Dank auch an meine Eltern, die mich in allen Entscheidungen mit Selbstverständlichkeit unterstützt und mir mein Studium, nicht zuletzt auch finanziell, ermöglicht haben. Ebenso auch ein großes Dankeschön an meine gesamte Familie, die mir ebenfalls in meinem Leben immer den Rücken gestärkt und geholfen hat.

Tausend Dank auch an meinen Freund und Wegbegleiter Sebastian, für die liebevolle Unterstützung, den Rückhalt und den guten Zuspruch während unseres gemeinsamen Lebensabschnitts und meiner gesamten Studienzeit.

Inhaltsverzeichnis

1. EINLEITUNG **1**

2. MATERIAL UND METHODEN **4**

2.1 verwendete Individuen **4**

2.2 Präparation **7**

2.3 Lichtmikroskopische Untersuchung **8**

2.4 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung **9**

3. ERGEBNISSE **11**

3.1 *Heliconius melpomene* **14**
3.1.1 Basalglied (1. Glied) 14
3.1.2 Mittelglied (2. Glied) 15
3.1.3 Spitze – (3. Glied) 15
3.1.4 Sensillen, Setae und Schuppen 16

3.2 Ergebnisse: Vergleich mit anderen Arten der Heliconiinae **22**

3.3 Ergebnisse: Vergleich mit anderen Vertretern der Nymphalidae **24**
3.3.1 Limenitidinae 24
3.3.2 Nymphalinae 25
3.3.3 Charaxinae 25
3.3.4 Satyrinae 26
3.3.5 Calinaginae und Danainae 27

4. DISKUSSION **28**

4.1 Vergleich der Morphologie der Labialpalpen bei Nymphalidae **28**

4.3 Funktion der Labialpalpen **30**

4.4 Systematischer Vergleich der Ergebnisse **32**

5. CONCLUSIO **36**

6. LITERATUR **37**

7. ZUSAMMENFASSUNG **39**

8. ABSTRACT **40**

1. Einleitung

Lepidoptera weisen eine große Vielfalt im Körperbau auf. Derzeit sind über 150 000 Arten von Schmetterlingen beschrieben (Dettner et al. 2003). Adulte Tagfalter ernähren sich primär von Blütennektar sowie auch von verdorbenen Früchten oder Aas (Bauder 2009). In Abbildung 1 sind die Mundwerkzeuge von Schmetterlingen abgebildet.

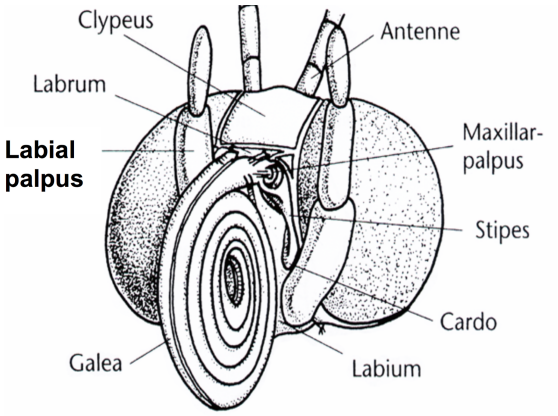

Abbildung 1. Schematische Darstellung der Mundwerkzeuge von Schmetterlingen (Dettner et al. 2003, S. 854)

Blütennektar besteht aus Wasser und enthält Spuren von Kohlenhydraten, Aminosäuren, Fetten, „Proteinen“ und Antioxidantien (Penz et al. 2000).

Im Raupenstadium fressen Schmetterlinge meist Pflanzen und nehmen damit die größte Menge an essentiellen Aminosäuren und Stickstoffen für das Adultstadium auf (Harpel et al. 2015).

Neotropische Schmetterlinge der Gattung *Heliconius* entwickelten eine einzigartige Technik um, neben Nektar, aktiv Pollen zu sammeln und sich in adultem Stadium mit den wichtigen Stickstoffverbindungen zu versorgen. Alle Schmetterlinge kommen bei der Nahrungsaufnahme mit Pollen in Berührung, jedoch können nur *Heliconius*-Arten den Pollen aktiv verwerten. Diese spezifische Nutzung des Pollens stellt eine ökologische Besonderheit dar (Eberhard et al. 2003).

Die Rüssel von Pollen- sowie Nicht-Pollenfresser sind sich morphologisch grundsätzlich sehr ähnlich. Der Rüssel der Pollenfresser ist jedoch länger und besitzt an der proximalen Region eine höhere Anzahl

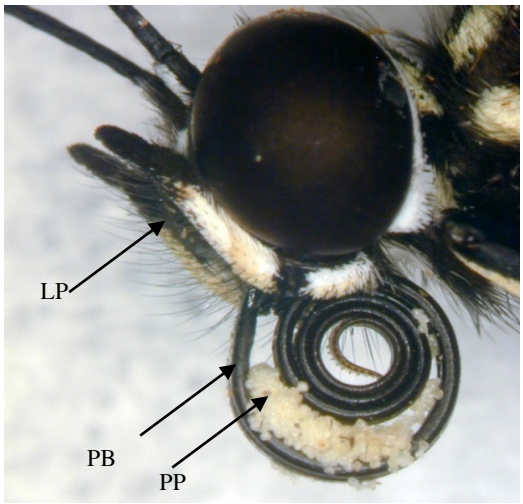

Abbildung 2. Kopf mit Mundwerkzeugen von *H. melpomene* – Rüssel (PB) mit Pollenpaketen (PP); Labialpalpen (LP) (© Krenn). (Lichtmikroskop)

an sensorischen Borsten (Krenn & Penz 1998). Bei Pollenfresser dauert der Besuch einer Blüte im Vergleich zu Nicht-Pollenfresser länger, da die Schmetterlinge den Pollen mit Speichelflüssigkeit in Paketen auf den Rüssel packen (Abb. 2). Die Pollenpakete bleiben, bevor sie abfallen, für einige Stunden auf dem Rüssel der *Heliconius*-Falter (Krenn 2004). Auf Grund mechanischer Disruption, chemischer Zersetzung und im Speichel anwesenden Enzymen, werden aus den Pollenkörnern essentielle Stoffe, wie beispielsweise Aminosäuren und Stickstoff, extrahiert (Harpel et al. 2015). Die Nährstoffe werden für die Eientwicklung eingesetzt und verlängern die Lebensfähigkeit der neotropischen Schmetterlinge mit einer Lebenserwartung von bis zu über 6 Monaten (Krenn 2004, Harpel et al. 2015). Ebenso werden aus den Pollenkörnern Substanzen als Vorstufen von cyanogenen Glykosiden für Wehrsekrete generiert (Krenn et al. 2009).

Neben dem Rüssel aus dem zusammengesetzten Galeae der Maxillen, könnten bei der Nahrungsaufnahme weitere Teile der Mundwerkzeuge, wie die paarigen Labialpalpen, von Bedeutung sein. Labialpalpen der Schmetterlinge können unterschiedliche Sensillen, wie zum Beispiel Mechano- und Chemorezeptoren, aufweisen. Als Beispiel können die Labialpalpen der Fruchtmotte *Carposina sasakii* (Carposinidae) angeführt werden. Auf den Labialpalpen der Fruchtmotte konnten vier unterschiedliche Formen von Sensillen nachgewiesen werden. Hierbei handelt es sich um Sensilla squamiformia, Sensilla campaniformia, Sensilla chaetica und abgeflachte Sensillen im Von Rath Organ (Faucheux 2008). Das Von Rath Organ kann auch als Grubenorgan oder Labialpalpen Pit-Organ bezeichnet werden (terminales Sinnesorgan).

Sensilla campaniformia sind Propriorezeptoren, welche mechanische Deformationen an der Kutikula wahrnehmen und detektieren, ob und wie stark die Muskeln und die Gliedmaßen angespannt sind.

Sensilla squarmiformia sehen ähnlich aus wie schlanke abgeflachte Schuppen, jedoch weist der Sensillensockel eine andere Form auf. Durch die röhrenförmigen Körper beim Sockel der Sensillen, kann angenommen werden, dass Sensilla squarmiformia als Mechanorezeptoren fungieren (Chen et al. 2016).

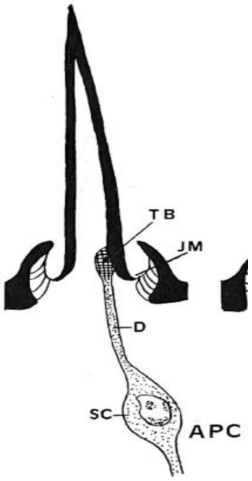

Abbildung 3. Schematische Darstellung von Sensilla chaetica; Dentrit (D), Membran (JM), Sinneszelle (SC), Hohlkörper (TB) (Faucheux 2013)

Bei Sensilla chaetica wird ebenfalls davon ausgegangen, dass diese als Mechanorezeptoren oder als bimodale Geschmacks- sowie Tasteinheiten dienen. Sensilla chaetica sind borstenförmig, schmal und am Ende zugespitzt. An der Basis ist die Sensille in einem flexiblen Sockel verankert. Die Sockelwand ist nicht direkt in Kontakt mit der Borstensensille. Der Sockel steht mit einer dünnen Membran in Verbindung mit dem hohlen Borstenkörper. Durch diesen Aufbau ist es möglich, dass die Sensille durch Auslenkung Signale generieren kann. In Abbildung 3 ist eine schematische Darstellung vom Sensillum chaeticum dargestellt (Chen et al. 2016, Faucheux 2013). Die abgeflachten Sensillen bei *C. sasakii* konnten nur im Labialpalpen Pit-Organ nachgewiesen werden. Das Grubenorgan befindet sich an der Spitze vom distalen Glied der Palpen. Das Von Rath Organ ist meistens flaschenförmig und kann unterschiedliche Längen und Breiten aufweisen. Das Pit Organ ist mit unterschiedlichen Chemo- und/oder Thermorezeptoren ausgestattet. Die genaue Funktion dieser Einheit an der Spitze der Labialpalpen ist bei Tagfaltern noch nicht erforscht. Bei nachtaktiven Faltern und Motten konnte bereits festgestellt werden, dass das Grubenorgan zum Beispiel für die Messung von CO_2-Konzentrationen verwendet wird (Chen et al. 2016, Lee et al. 1985, Thom et al. 2004).

Das Wissen und die Funktion über Labialpalpen bei Schmetterlingen ist derzeit noch erstaunlich begrenzt. Es ist unbekannt, welche Rolle sie bei der Nahrungsaufnahme einnehmen.

In dieser Diplomarbeit werden erstmals die morphologisch-anatomischen Strukturen der Labialpalpen von *Heliconius melpomene* genau untersucht. Dabei werden die Längen der einzelnen Glieder, wie auch die vorhandenen Sensillen, Borsten, Setae und Schuppen vermessen. Um die generierten Daten vergleichend interpretieren zu können, werden Arten der gleichen Unterfamilie (Heliconiinae), sowie Arten anderer Unterfamilien der Nymphalidae vermessen und untersucht.

Das Ziel der Forschungsarbeit ist, die Form und die Strukturen der Labialpalpen von *Heliconius melpomene* genau zu beschreiben und eventuelle Unterschiede von Pollenfressern im Vergleich zu Nicht-Pollenfressern bei den Labialpalpen zu finden und zu diskutieren.

2. Material und Methoden

2.1 verwendete Individuen

Neben *Heliconius melpomene* werden auch Labialpalpen anderer Arten der selben Unterfamilie (Heliconiinae) genau untersucht. In Tabelle 1 und Tabelle 2 sind alle verwendeten Arten für die Untersuchungen angeführt. Für den Vergleich der vermessenen Labialpalpen von *H. melpomene*, wurden auch Proben der Unterfamilien Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae, Calinaginae und Danainae vermessen und bearbeitet. Alle verwendeten Individuen dieser Forschungsarbeit gehören zur Familie der Nymphalidae.

Tabelle 1. Untersuchte Arten der Unterfamilie Heliconiinae, systematische Anordnung nach http://tolweb.org/Heliconiini/70208 (BELTRÁM et al. 2016, online zugegriffen am 10.06.2016) und http://tolweb.org/Argynnini/70206 (SIMONSEN et al. 2016, online zugegriffen am 10.06.2016).

Unterfamilie	Tribus	Art	Anmerkung zur Ernährungsweise	
Heliconiinae				
	Argynnini			
		Boloria selene (SCHIFFERMÜLLER 1775)	kein Pollenfresser	Nektar
		Boloria euphrosyne (LINNAEUS 1758)	kein Pollenfresser	Nektar
		Issoria lathonia HÜBNER 1819	kein Pollenfresser	Nektar
	Heliconiini			
		Neruda aoede (HÜBNER 1813)	kein Pollenfresser	Nektar
		Agraulis vanillae (LINNAEUS 1758)	kein Pollenfresser	Nektar
		Dione glycera (C. FELDER & R. FELDER 1861)	kein Pollenfresser	Nektar
		Dryas iulia (FABRICIUS 1775)	kein Pollenfresser	Nektar
		Heliconius melpomene (LINNAEUS 1758)	Pollenfresser	Nektar & Pollen
		Heliconius hecale (FABRICIUS 1776)	Pollenfresser	Nektar & Pollen
		Helconius wallacei REAKIRT 1866	Pollenfresser	Nektar & Pollen
		Heliconius doris (LINNAEUS 1771)	Pollenfresser	Nektar & Pollen
		Heliconius erato (LINNAEUS 1758)	Pollenfresser	Nektar & Pollen
		Heliconius sara (FABRICIUS 1793)	Pollenfresser	Nektar & Pollen

Tabelle 2. Untersuchte Arten der Unterfamilien Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae, Calinaginae und Danainae, systematische Zuordnung nach http://tolweb.org/Nymphalidae/12172 (WAHLBERG et al. 2016, online zugegriffen am 10.06.2016).

Unterfamilie	**Tribus**	**Art**	**Anmerkung zur Ernährungsweise**	
Limenitidinae				
	Neptini	*Cymothoe herminia* HÜBNER 1819	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
		Harma theobene DOUBLEDAY 1848	kein Pollenfresser	Aas
	Adoliadini	*Evena crithea* WESTWOOD 1850	kein Pollenfresser	Blätter
		Euphaedra christyi HÜBNER 1819	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
		Bebearia sophus HEMMING 1960	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
Nymphalinae				
	Melitaeini	*Euphydryas cynthia* SCUDDER 1872	kein Pollenfresser	Nektar
		Melitaea sp. FABRICIUS 1807	kein Pollenfresser	Nektar
		Melitaea diamina FABRICIUS 1807	kein Pollenfresser	Nektar
	Kallimoides	*Kallimoides rumia* (WESTWOOD 1850)	kein Pollenfresser	Früchte
	Nymphalini	*Vanessa cardui* (LINNAEUs 1758)	kein Pollenfresser	Nektar
Charaxinae				
	Charaxini	*Charaxes numenes* OCHSENHEIMER 1816	kein Pollenfresser	Früchte
		Euxanthe crossleyi HÜBNER 1819	kein Pollenfresser	Früchte
	Anaeini	*Hypna clytemnestra* (CRAMER 1777)	kein Pollenfresser	Früchte
Satyrinae				
	Morphini	*Morpho helenor* FABRICIUS 1807	kein Pollenfresser	Früchte
	Melanitini	*Gnophodes chelys* WESTWOOD 1849	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
		Melanitis leda FABRICIUS 1807	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
	Satyrini	*Heteropsis iboina* WESTWOOD 1850	kein Pollenfresser	Früchte & Nektar
Calinaginae		*Calinaga sp.* MOORE 1895	kein Pollenfresser	
Danainae				
	Danaini	*Lycorea eva* FABRICIUS 1793	kein Pollenfresser	Nektar

Um eine grobe Übersicht und ein Verständnis der Verwandtschaft der untersuchten Arten zu erhalten, zeigt die Abbildung 4 ein Kladogramm stammesgeschichtlicher Beziehungen der Taxa (Wahlberg et al. 2009).

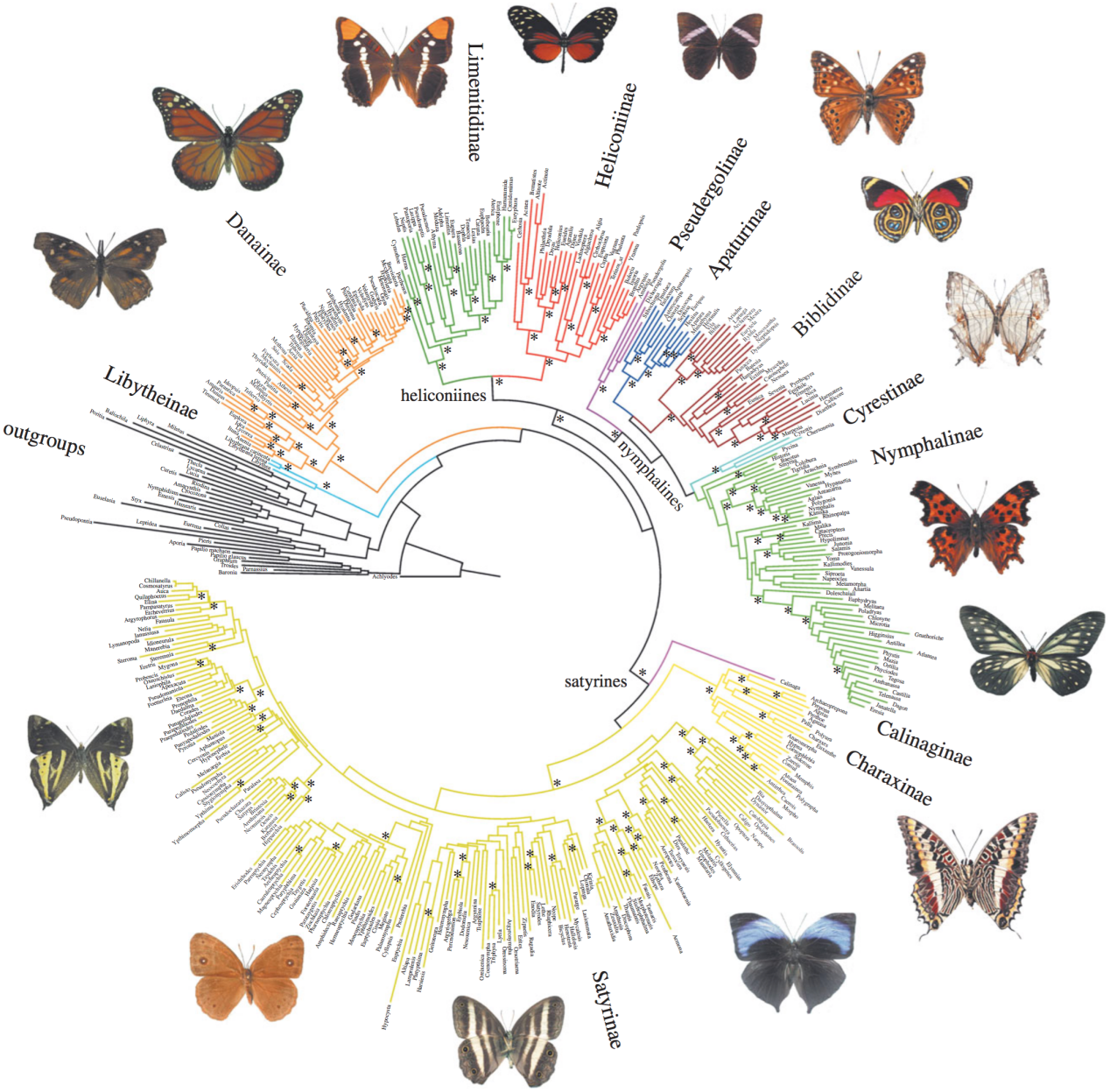

Abbildung 4 Kladogramm der phylogenetischen Beziehungen der Nymphalidae (Wahlberg et al. 2009).

2.2 Präparation

Für die Untersuchungen wurden trockene sowie in 70% Alkohol eingelegte Präparate verwendet. Die Abpräparation der Labialpalpen wurde unter dem Binocular mit Schere und Präpariernadel durchgeführt.
Wichtig als Kontrolle für die Vollständigkeit der abgetrennten Objekte, ist das Vorhandensein des Basalflecks. Da sich der Basalfleck an der lateralen Seite des Basalglieds befindet, war diese Struktur eine gute Überprüfung auf Vollständigkeit des Palpus.

Um auf den Labialpalpen die unterschiedlichen Borsten und Sensillen erkennen zu können, mussten die Schuppen entfernt werden.
Es wurde bei den Trockenpräparaten die Entfernung der Schuppen mit Klebestreifen wie auch mit einer Präpariernadel ausprobiert. Hier jedoch brachen die Mechanosensillen sowie die Setae ab und teilweise wurden ganze Segmente der einzelnen Glieder mit- beziehungsweise ausgerissen.
Daher ist es von Vorteil, die Trockenpräparate vor der Entschuppung in Alkohol einzuweichen und anschließend die Schuppen mit dem Ultraschallgerät in einem Behältnis mit Alkohol (70%) zu entfernen. Zur Entfernung der Schuppen wurde das Ultraschallgerät Bronsonic 220 eingesetzt. Dies war die schonendste Methode, um kutikulare Strukturen an den Objekten erkennen zu können.

2.3 Lichtmikroskopische Untersuchung

Für die Vermessungen der einzelnen Glieder der Labialpalpen, Setae und Sensillen wurde das Lichtmikroskop Nikon Eclipse E800 mit der Kamera Nikon Digital Sight DS- U3 und DS Fi2 sowie das Auflichtmikroskop Nikon SMZ 25 mit dem Programm NIS-Elements v. 4.20 verwendet. Durch Digitalisierung mittels am Mikroskop fixierter Digitalkamera, können die einzelnen Glieder sowie Borsten, Setae und Sensillen an der Probe direkt auf den produzierten Bildern abgemessen werden (Abb. 5).

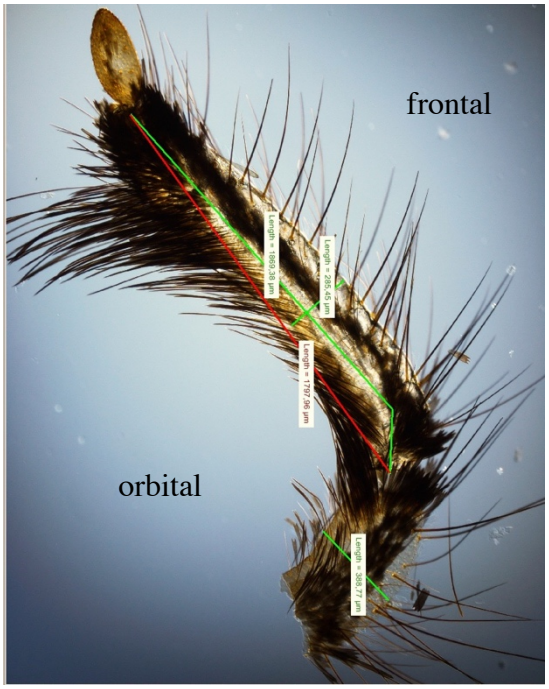

Abbildung 5. Ganzer Labialpalpus von *H. melpomene* mit eingetragenen Messstrecken. (Lichtmikroskop Nikon Eclipse E800).

Für die Lichtmikroskopie wurden Hohlschliff-Objektträger eingesetzt. Die Proben wurden nach der Präparation auf den Objektträgern in Glycerin eingebettet und mit Deckgläser und Nagellack fixiert.

Um die Schuppen sicher ohne grobe Schäden von der Probe zu entfernen, wurde das Objekt mit Ultraschall behandelt. Die Proben blieben bis zu 20 Minuten im Ultraschallbad. Danach sollte der Großteil der Schuppen mehrheitlich entfernt worden sein. Reichte dies nicht auch, wurden die Proben um einige Minuten länger im Ultraschallbad behandelt.

2.4 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung

Um einzelne Strukturen der Oberfläche, Sensillen, Setae sowie Borstensockel genauer analysieren zu können, wurde das Rasterelektronenmikroskop (REM) IT 300 benutzt. Abbildung 6 zeigt schematisch die Arbeitsschritte der Probenauf- beziehungsweise -vorbereitung für die Rasterelektronenmikroskopie.

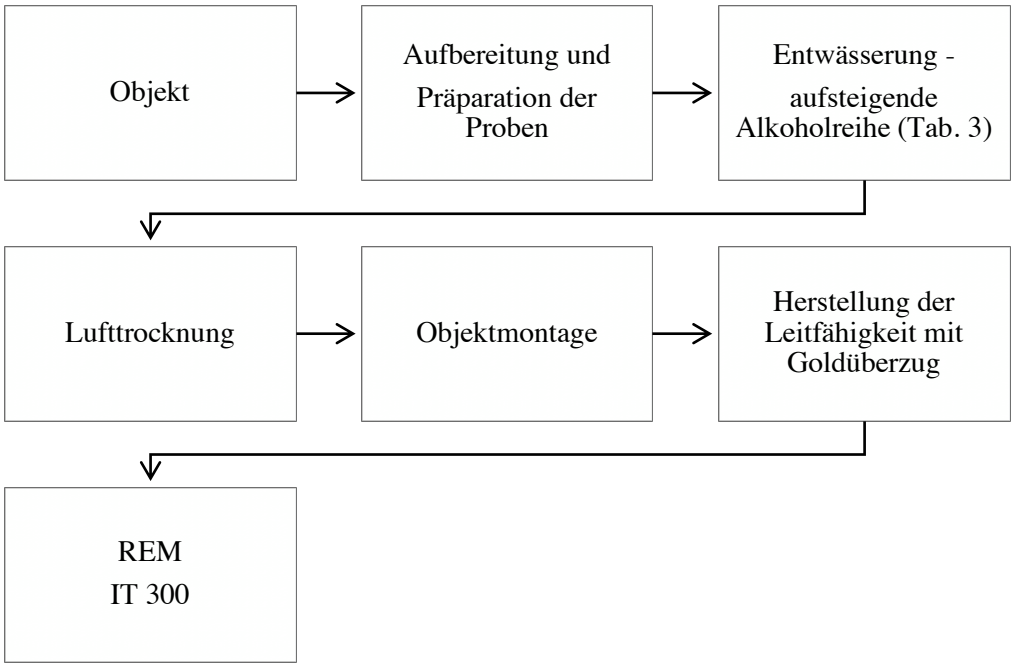

Abbildung 6. Schematische Darstellung der Probenauf- bzw. –vorbereitung der verwendeten Proben für das REM.

Aufbereitung und Präparation der Proben

Als Proben für die Untersuchung wurden sowohl Trocken- als auch Nasspräparate (in 70% Alkohol) verwendet. Die Trockenpräparate wurden vor der Entfernung der Labialpalpen vom Schmetterling mindestens 5 Tage in 70 % Alkohol eingelegt. Die Abtrennung der Labialpalpen wurde anschließend unter einem Binokular durchgeführt. Je nach Verwendung, wurden vor der Entwässerung vorhandene Schuppen mit dem Ultraschallbad entfernt.

Entwässerung der Proben

Die Proben wurden vor der Befestigung auf den REM-Tischchen mit Ethanol, Aceton und Hexamethyldisalazan entwässert. In Tabelle 3 sind die einzelnen Schritte des Trocknungsvorgangs dargestellt.

Tabelle 3. Entwässerungsschritte der Proben für die Rasterelektronenmikroskopie.

verwendete Lösungen	Konzentration	Minuten	Durchgänge
Ethanol	70 %	30	1 x
Ethanol	80 %	30	1 x
Ethanol	80 %	30	1 x
Ethanol	90 %	30	1 x
Ethanol	100 %	30	1 x
Aceton	100 %	30	3 x
Hexamethyldisalazan (HMDS)	100 %	30	2 x

Nach der Entwässerung wurde die Probe für 24 Stunden unter dem Abzug gestellt und luftgetrocknet.

Objektmontage und Herstellung der Leitfähigkeit für REM

Für die Fixierung der Proben auf den REM-Tischchen wurde Kohlenstoff-Folie wie auch Leitsilber verwendet. Das Leitsilber wurde sorgfältig mit einer Präpariernadel zur Probe hingeführt, damit verbunden und für circa 5 Minuten zum Trocknen im Probenkasten stehen gelassen. Die Proben wurden nach der Fixierung auf den Probentischen für 150 Sekunden mit Gold besputtert (Gerät: JEOL JFC – 2300 HCR High Resolution Fine Coater und JEOL FC – TM20 Thickness Controller). Anschließend konnten die Proben unter dem REM IT 300 (Spannung: 20kV, Probenabstand: 8,6 – 48,8 mm) analysiert und untersucht werden.

3. Ergebnisse

Die Labialpalpen aller untersuchten Schmetterlinge bestehen aus 3 Glieder. Unterschiedlich sind die Längen der einzelnen Glieder, der Sensillen und Setae beziehungsweise die Verteilung der kutikularen Strukturen.
In Tabelle 5 und 6 sind, die bei der Untersuchung gemessenen Längen sowie Breiten der einzelnen Glieder der Labialpalpen aller verwendeten Arten in μm angeführt. Ebenso wird in den Tabellen das Vorhandensein des Pit-Organs bei den Arten mit „fehlt“ oder „vorhanden“ angemerkt. Die unterschiedliche Anzahl an vermessenen Glieder liegt an der Vollständigkeit der einzelnen Präparate sowie der Erkennbarkeit der Grenzen der einzelnen Glieder.
Ist bei den Ergebnissen keine Standardabweichung (SD) vorhanden, so wurde nur ein Labialpalpus beziehungsweise ein Glied dieser Art vermessen, da entweder nur ein Präparat vorhanden ist oder die restlichen Proben nicht vollständig oder erkenntlich sind.

Für die Analyse der Labialpalpen wurde folgende Anzahl an Individuen verwendet (Tab. 4):

Tabelle 4. Anzahl an verwendeten Individuen der Unterfamilien Heliconiini und Argynnini.

Art	Anzahl verwendeter Individuen	Art	Anzahl verwendeter Individuen
H. melpomene	18	*D. iulia*	3
H. wallacei	6	*A. vanillae*	2
H. erato	6	*N. aoede*	2
H. doris	2	*B. selene*	1
H. sara	7	*B. euphrosyne*	1
D. glycera	1	*I. lathonia*	2

Bei den Arten der Unterfamilien Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae, Calinaginae und Danainae wurde jeweils nur ein Labialpalpus jeder Art untersucht.

Tabelle 5. Ergebnisse (Mittelwert; ±SD; n=Anzahl vermessener Präparate) der Vermessung der Längen und Breiten einzelner Glieder der Labialpalpen und Vorhandensein des Pit-Organs verwendeter Arten der Unterfamilie Heliconiinae in μm.

TRIBUS	ART	SUMME Ø-LÄNGEN	LÄNGE 1. GLIED	LÄNGE 2. GLIED	LÄNGE 3. GLIED	BREITE 1. GLIED	BREITE 2. GLIED	BREITE 3. GLIED	PIT ORGAN
HELICONIINI									
	H. melpomene	3366,15	1053,73 (± 96,73) n=8	1899,03 (± 182,16) n=15	413,39 (± 62,10) n=17	330,66 (± 50,63) n=12	283,45 (± 39,66) n=19	185,8 (± 33,81) n=13	fehlt
	H. wallacei	3875,6	1136,8	2128,3 (± 80,16) n=4	610,5 (± 190,06) n=3	487,18 (± 22,18) n=2	369,75 (± 56,13) n=4	290,81 (± 68,45) n=3	fehlt
	H. erato	3382,19	835,84 (± 20,09) n=2	2006,24 (± 55,39) n=2	540,11 (± 67,96) n=2	362,47 (± 33,6) n=2	270,02 (± 26,7) n=3	195,28 (± 1,74) n=2	fehlt
	H. doris	3776,67	1175,02 (± 191,1) n=2	2111,01 (± 140,4) n=4	490,64 (± 22,65) n=3	440,96 (± 30,7) n=4	397,17 (± 27,99) n=4	282,72 (± 41,11) n=3	fehlt
	H. sara	-	-	2199,85 (± 133,73) n=4	543,86 (± 44,39) n=2	459,74	378,03 (± 27,68) n=6	224,28 (± 9,93) n=2	fehlt
	D. glycera	5403,81	1486,6 (± 43,97) n=2	3033,17	884,04 (± 19,98) n=2	678,96 (± 7,1) n=2	834,12	464,66 (± 8,83) n=2	fehlt
	D. iulia	4387,64	1080,3 (± 20,3) n=2	2792,54 (± 276,66) n=2	500,44 (± 24,15) n=3	469,93 (± 17,73) n=3	562,1 (± 159,8) n=2	233,72 (± 41,53) n=3	fehlt
	A. vanillae	3697,41	1020,8 (± 117,7) n=2	2203,73 (± 44,2) n=2	389,47 (± 8,78) n=2	475,97 (± 3,61) n=3	609,21 (± 12,11) n=2	258,91 (± 0,8) n=2	fehlt
	N. aoede	3839,06	980,3	2290,2 (± 233,34) n=2	568,56 (± 124,68) n=2	410,6	383,51	265,7 (± 28,2) n=2	fehlt
ARGYNNINI									
	B. selene	4315,81	975,02	2695,92 (± 27,54) n=2	644,87 (± 17,51) n=2	381,81	667,94 (± 77,75) n=2	265,85 (± 0,15) n=2	fehlt
	B. euphrosyne	-	-	2628,32 (± 16,4) n=2	422,51 (± 10) n=2	387,4	620,11 (± 15,1) n=2	217,96 (± 3,95) n=2	fehlt
	I. lathonia	3835,56	751,87 (± 18,8) n=2	2443,14 (± 101,4) n=2	515,34 (± 44,6) n=2	409,24 (± 140) n=2	746,17	178,52 (± 4,8) n=2	vorhanden

Tabelle 6. Ergebnisse der Arten der Unterfamilien Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae, Calinaginae und Danainae in μm, n=1.

UNTERFAMILIE	ART	SUMME LÄNGEN	LÄNGE 1. GLIED	LÄNGE 2. GLIED	LÄNGE 3. GLIED	BREITE 1. GLIED	BREITE 2. GLIED	BREITE 3. GLIED	PIT ORGAN
LIMENITIDINAE									
	C. herminia	4609,9	1097,4	2977,9	534,6	722,7	505,3	302,5	fehlt
	H. theobene	4359,9	962,1	2611,55	809,7	574,4	456,5	340,96	fehlt
	E. crithea	4082,5	770,3	2496,8	815,4	426,4	483,8	242,8	fehlt
	E. christyi	5288,11	1090,4	3487,7	710,01	698,1	634,97	409,4	fehlt
	B. sophus	4609,75	844,13	2777,19	1011,42	613,89	560,68	406,7	fehlt
NYMPHALINAE									
	E. cynthia	2880	787,1	1523,6	569,3	341,5	294,6	237,5	vorhanden
	Melitaea sp.	3796,8	789,2	1998,1	1009,5	296,5	405,8	128,9	fehlt
	M. diamina	-	-	2005,7	763,3	263,4	325,4	174,1	fehlt
	K. rumia	-	-	2951,8	1300,4	632,9	669,02	451,6	fehlt
	V. cardui	5021,7	919,7	2801,4	1300,6	457,99	439,3	249,7	vorhanden
CHARAXINAE									
	C. numenes	6894,9	1274,4	4017,9	1602,6	924,6	917,7	657,03	fehlt
	E. crossleyi	5216,5	1047,4	3141	1028,1	759,7	696,7	528,02	vorhanden
	H. clytemnestra	5295,3	997,9	3186,1	1111,3	566,2	584,4	339,04	fehlt
SATYRINAE									
	M. helenor	5913,3	1344,3	3502,7	1066,3	693,7	792,4	515,9	fehlt
	G. chelys	-	-	2058,9	888,9	583,8	540,2	277,4	vorhanden
	M. leda	4852,38	1100,98	2944,6	806,8	526,8	548,8	219,8	vorhanden
	H. iboina	-	-	2309,5	620,8	383,4	408,03	205,8	vorhanden
CALINAGINAE									
	Calinaga sp.	4068,84	1066,2	2035,04	967,6	458,4	382,7	398,7	fehlt
DANAINAE									
	L. eva	4251	1065,2	2350,5	835,3	643,1	592,7	291,9	fehlt

3.1 *Heliconius melpomene*

Die Labialpalpen von *Heliconius melpomene* sind im Durchschnitt rund 3,4 mm lang. Die Länge sowie die Breite sind innerhalb der drei Glieder unterschiedlich. An der Spitze beträgt die Breite 0,18 mm ±0,3 SD und bei dem Basalglied 0,33 mm ±0,1 SD (Tab.5). Die kutikulare Oberfläche der Palpen ist glatt, mit Schuppen beziehungsweise unterschiedlicher Borstensensillen und Setae bedeckt, die an der frontalen Seite wie auch an der orbitalen Seite (= dem Auge zugewandt) unterschiedlich angeordnet sind.

3.1.1 Basalglied (1. Glied)

Das 1. Glied oder Basalglied weist eine durchschnittliche Länge von 1,1 mm ±0,1 SD (n=8) und eine Breite von 0,3 mm ±0,05 SD (n=12) auf. Dieses Glied trägt Schuppen, Setae und Sensillen (Abb. 7). Die Mechanosensillen weisen auf diesem Glied unterschiedliche Längen auf (Abb. 12A). In Abbildung 7 ist das Basalglied von medialer Seite mit Mechanosensillen und Setae zu sehen.

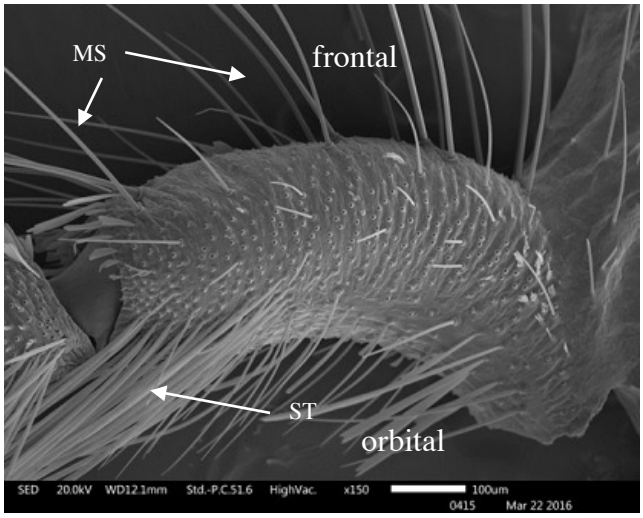

Abbildung 7. Basalglied von *H. melpomene* mit Mechanosensillen (MS) und Setae (ST); (REM).

Abbildung 8. Basalfleck von *H. melpomene* (roter Kreis) an der Innenseite des 1. Glieds des LP (REM).

An der zum Auge gerichteten Seite (orbital) des Labialpalpus in medialer Richtung zum Rüssel, findet man den sogenannten Basalfleck, auf dem sich keine Schuppen beziehungsweise Setae befinden. Der Basalfleck bei *H. melpomene* ist mit kutikularen, dornenähnlichen Strukturen besetzt. In Abbildung 8 ist der Basalfleck innerhalb der roten Markierung ersichtlich.

An der frontalen Seite dieses Gliedes findet man rundlich, spitz zulaufende Borstensensillen (Sensilla chaetica). Diese stehen vereinzelt über die gesamte Länge des Glieds und sind im Durchschnitt auf diesem Abschnitt am längsten.
An der orbitalen Seite entspringen am letzten Drittel des Basalglieds die orbital stehenden Setae, welche kontinuierlich länger werden und leicht in orbitale Richtung geneigt sind (Abb. 7).

3.1.2 Mittelglied (2. Glied)

Das 2. Glied ist zylindrisch und ist mit einer Länge von 1,9 mm ±0,2 SD (n=15) das längste Glied des gesamten Palpus. Die Breite dieses Glieds beträgt rund 0,28 mm ±0,4 SD (n=19). Wie in Abbildung 9 ersichtlich, weist das mittlere Glied eine durchgehende Beborstung sowie Beschuppung auf. An der frontalen Seite befinden sich einzeln stehende Sensillen, welche vom basalen Glied bis hin zur Spitze kontinuierlich kürzer werden. An der orbitalen Innenseite befinden sich Setae, die im Vergleich zu den Sensillen, sehr eng beisammenstehen (Abb. 9). Die Setae werden vom Basalglied in dorsale Richtung kontinuierlich länger und bedecken ungefähr 2/3 des 2. Glieds. Anschließend sind die Setae um einiges kürzer und gehen in Schuppenbüschel über.

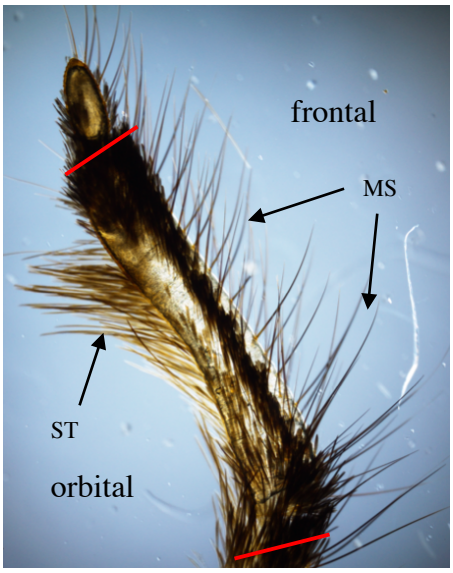

Abbildung 9. Mittelstück (rot eingegrenzt) der Labialpalpen von *H. melpomene* mit Mechanosensillen (MS) und Setae (ST) (Lichtmikroskop).

3.1.3 Spitze – (3. Glied)

Die Spitze der Labialpalpen weist eine durchschnittliche Länge von 413,4 μm ±62,1 SD (n=17) und ein Breite von 185,8 μm ±33,81 SD (n=13) auf und ist somit das kleinste Glied des Labialpalpus von *Heliconius melpomene*.
Die Spitze dieses Glieds ist etwas in frontale Richtung (Abb. 10 A-B) geneigt. Das 3. Glied trägt an der frontalen Seite vereinzelt stehende Borstensensillen. Neben den Sinnesborsten ist dieser Teil vollständig von Schuppen bedeckt. Die Spitze der Labialpalpen von *H. melpomene* weist kein Von Rath Organ (Pit-Organ) auf.

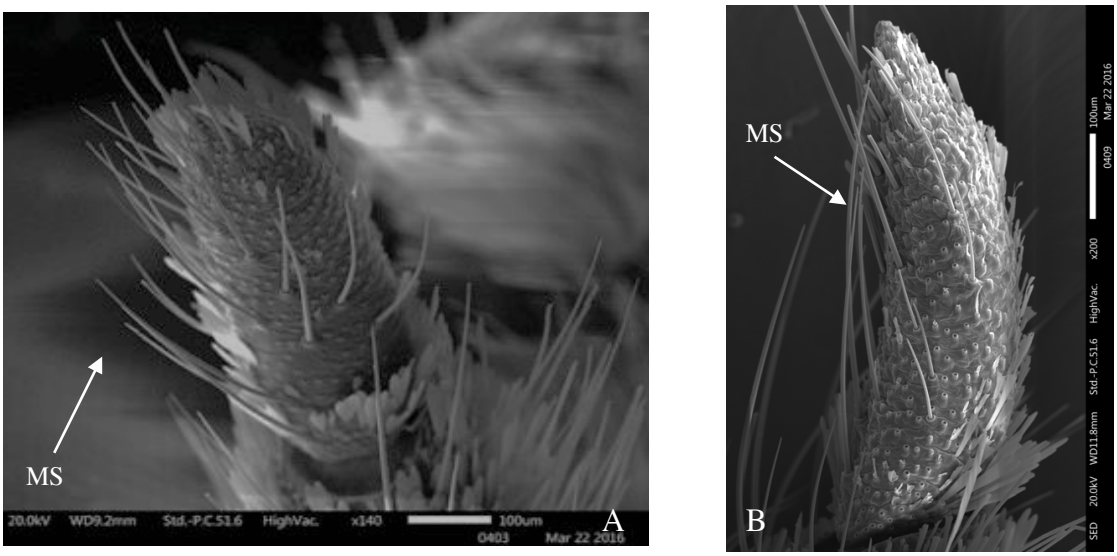

Abbildung 10. A. Frontale Ansicht der Spitze mit Mechanosensillen (MS). B. Mediale Ansicht der Spitze mit Mechanosensillen (MS) und Schuppen. (REM)

3.1.4 Sensillen, Setae und Schuppen

Auf den Labialpalpen von *Heliconius melpomene* wurden 2 verschiedene Arten von Borsten und Schuppen gefunden.

3.1.4.1 Mechanosensillen (Sensilla chaetica)

Diese Art von Borsten bei *H. melpomene* weisen eine haarähnliche, glatte Oberfläche auf. Von außen sieht die Borste im Aufbau wie Sensillum chaeticum aus (Abb. 3).
Der Querschnitt ist rund und das Ende der Borste läuft spitz in der Mitte zusammen. Abgebrochene Borsten zeigen bei den REM-Aufnahmen einen Hohlraum (Abb. 11D). Zwischen dem Sockel und der Borste befindet sich eine dünne Kutikula. Durch den äußeren Aufbau, kann daher angenommen werden, dass es sich bei der Art von diesen Borsten vermutlich um Mechanorezeptoren handelt.
Die Borsten stehen auf dem gesamten Organ vereinzelt an der frontalen Seite des Labialpalpus und sind über alle drei Glieder verteilt. Die Borstenschäfte sind, im Vergleich zu denen von den Schuppen und den Setae, um einiges größer (Abb. 11D). Die Durchschnittslängen der Borstensensillen sind je nach Vorkommen auf dem jeweiligen Glied unterschiedlich. Von der Spitze hin bis zum basalen Glied werden sie kontinuierlich länger (Abb. 12A, B & C).

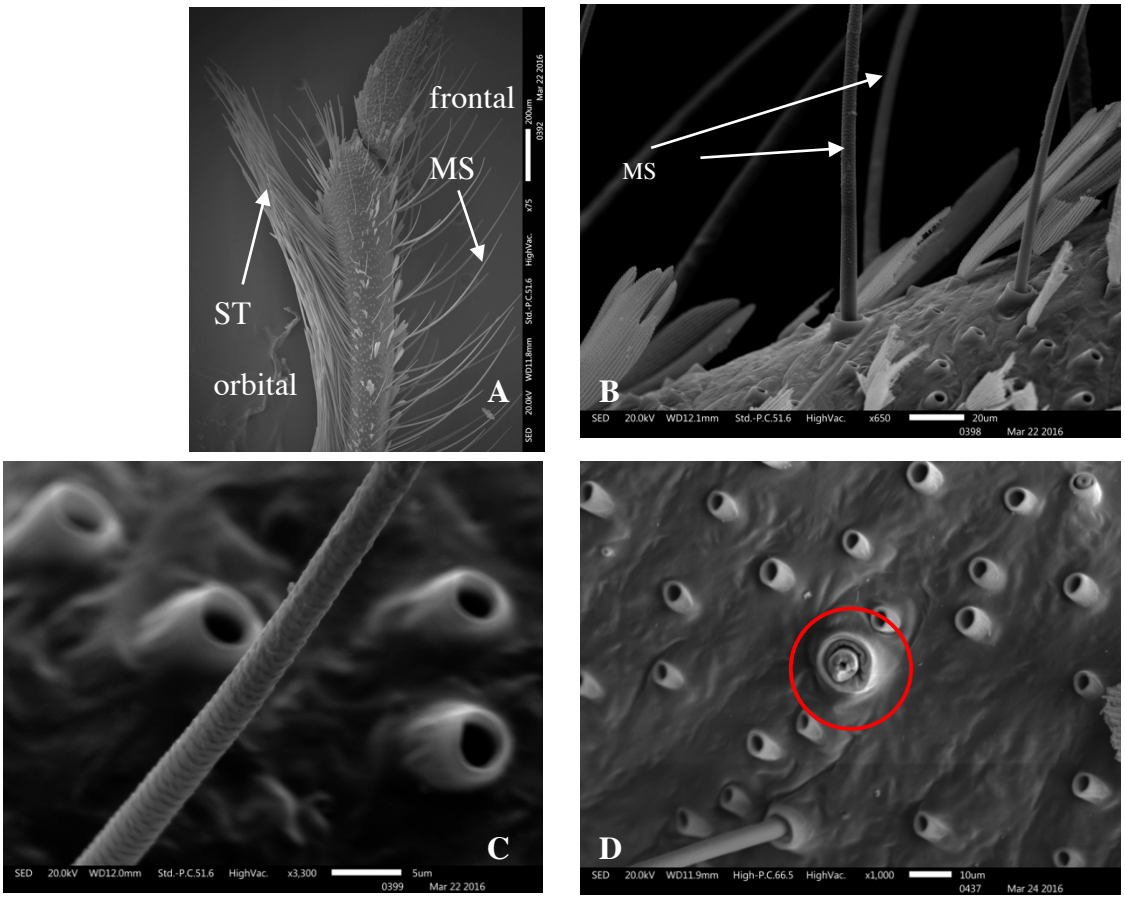

Abbildung 11. A. Übersicht Mittelglied und Spitze des Labialpalpus mit Mechanosensillen (MS) (frontal) und Setae (ST)(orbital). B. Übersicht MS. C. äußere Struktur der MS. D. MS und Borstenschaft der MS (rote Markierung) von oben. (REM)

Die Längen der Mechanosensillen auf den Labialpalpen variieren in ihrer Durchschnittslänge auf den einzelnen Gliedern. Am Basalglied sind die im Durchschnitt am längsten vorkommenden Borstensensillen zu erkennen (Abb. 12A). Am Mittelglied dominiert bei den Mechanosensillen die Länge zwischen 400 und 700 μm. Ebenso ist ein großer Anteil an Borsten mit den Längen zwischen 100 und 200 μm vorhanden (Abb. 12B). Wie man in Abbildung 12A erkennen kann, sind die kürzeren Sensillen jene Borsten, welche die längeren Borstensensillen optisch eingrenzen. An der Spitze sind Längen der Borsten zwischen 400 und 500 μm am häufigsten vertreten (Abb. 12C).

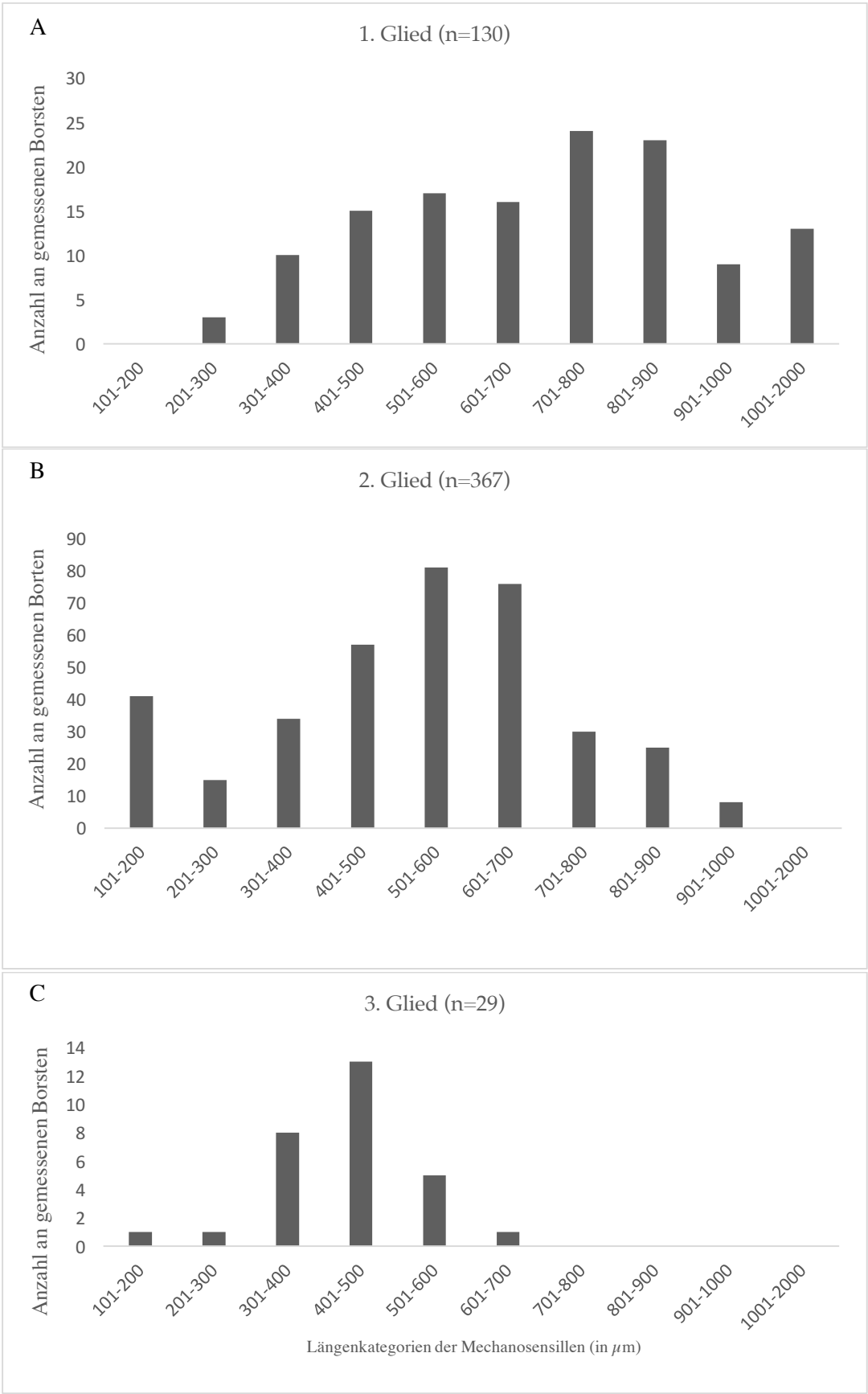

Abbildung 12. A. Anzahl und Längen der vermessenen Mechanosensillen des 1. Glieds bei *H. melpomene* in µm. B. Anzahl und Längen der vermessenen Mechanosensillen des 2. Glieds bei *H. melpomene* in µm C. Anzahl und Längen der vermessenen Mechanosensillen des 3. Glieds bei *H. melpomene* in µm. n= Summe an vermessenen Mechanosensillen am jeweiligen Glied.

3.1.4.2 Setae

An der orbitalen Seite der Labialpalpen befinden sich bei *Heliconius melpomene* eine große Anzahl an Setae (Abb. 13 A-B). Die Setae zeigen einen ähnlichen Aufbau wie die Schuppen und scheinen eine flexible Struktur zu besitzen. Die Oberfläche zeigt ineinander gesteckte Zackenreihen, die durch Brücken miteinander verbunden sind (Abb. 13 C-D). Dazwischen befinden sich Hohlräume. Die Länge der Setae variiert je nach Standort. In Abbildung 13 A kann man die unterschiedlichen Längen der Setae erkennen. Auf dem 1. Glied, davon am letzten 1/3, findet man die ersten Setae mit einer Länge von circa 0,2 mm. Ab dem 2. Glied werden diese kontinuierlich länger. Die längsten Setae sind bis zu 1 mm lang und enden vor dem letzten Viertel des 2. Glieds.

Die Setae scheinen eine an das Facettenauge angepasste Form zu besitzen. Im Vergleich zu den Sinnesborsten, stehen die Setae sehr eng beisammen, wie man aus Abbildung 13 A und 13 B entnehmen kann. Die Borstenschäfte sind im Durchmesser durchschnittlich 5,5 μm groß.

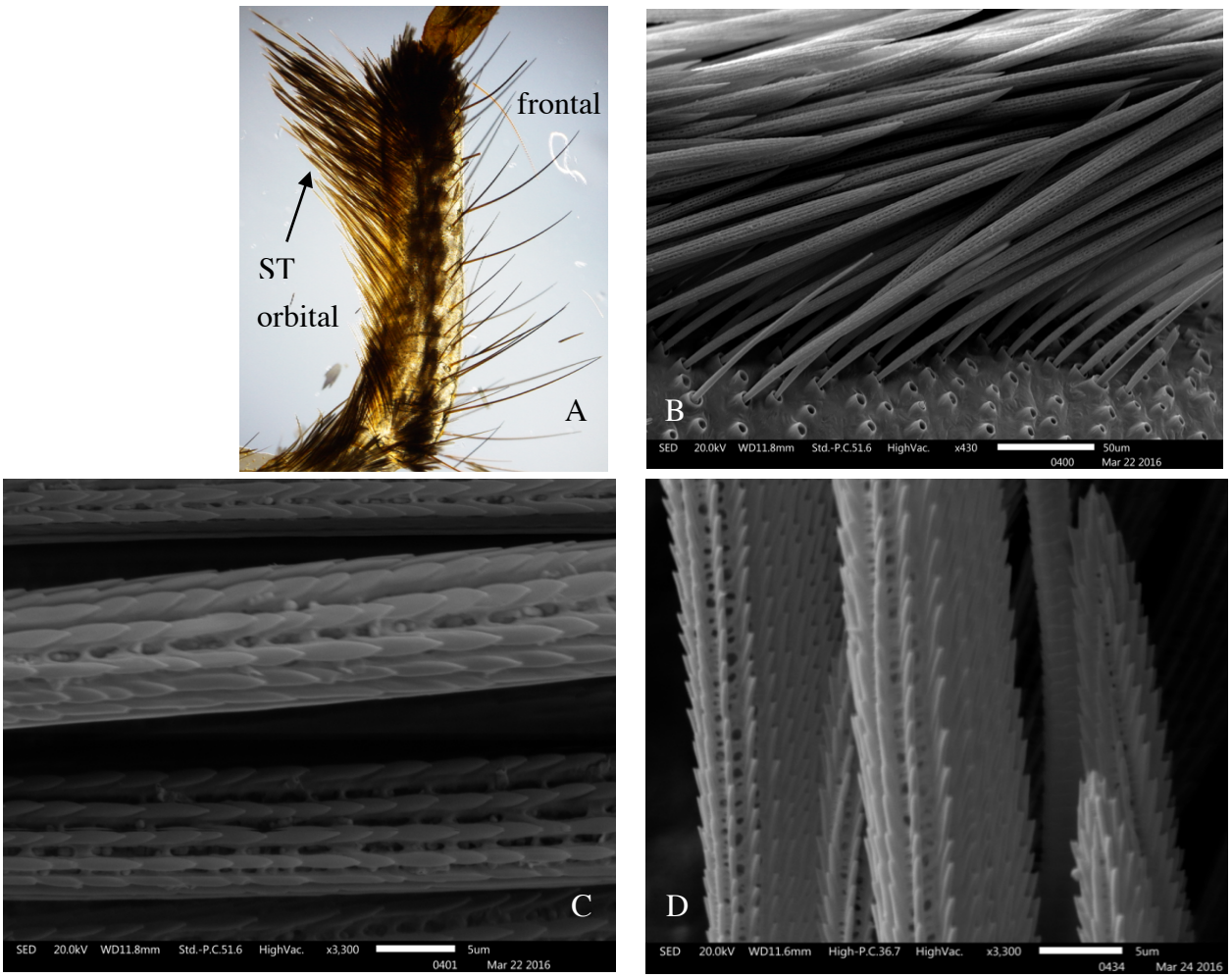

Abbildung 13. A. Übersicht - Anordnung Setae (ST) am 2. Glied bei *H. melpomene*. (Lichtmikroskop) B. Übersicht der Setae und Sockel bei *H. melpomene* am 2. Glied. C – D. Detailansicht des Aufbaus der Setae von *H. melpomene*. (REM)

In Abbildung 14 sind die unterschiedlich vorkommenden Längen der Setae am Basal- sowie am Mittelglied von *H. melpomene* angeführt (n=119). Die Längen sind in Längenkategorien angeführt. Es ist zu erkennen, dass bei den Setae die Längen zwischen 300 und 600 μm am häufigsten auftreten. Setae mit Längen über 600 μm sind nur im letzten 1/3 des mittleren Gliedes zu erkennen. Es wurden 4 Labialpalpen und in Summe 119 Borsten vermessen (Abb. 14).

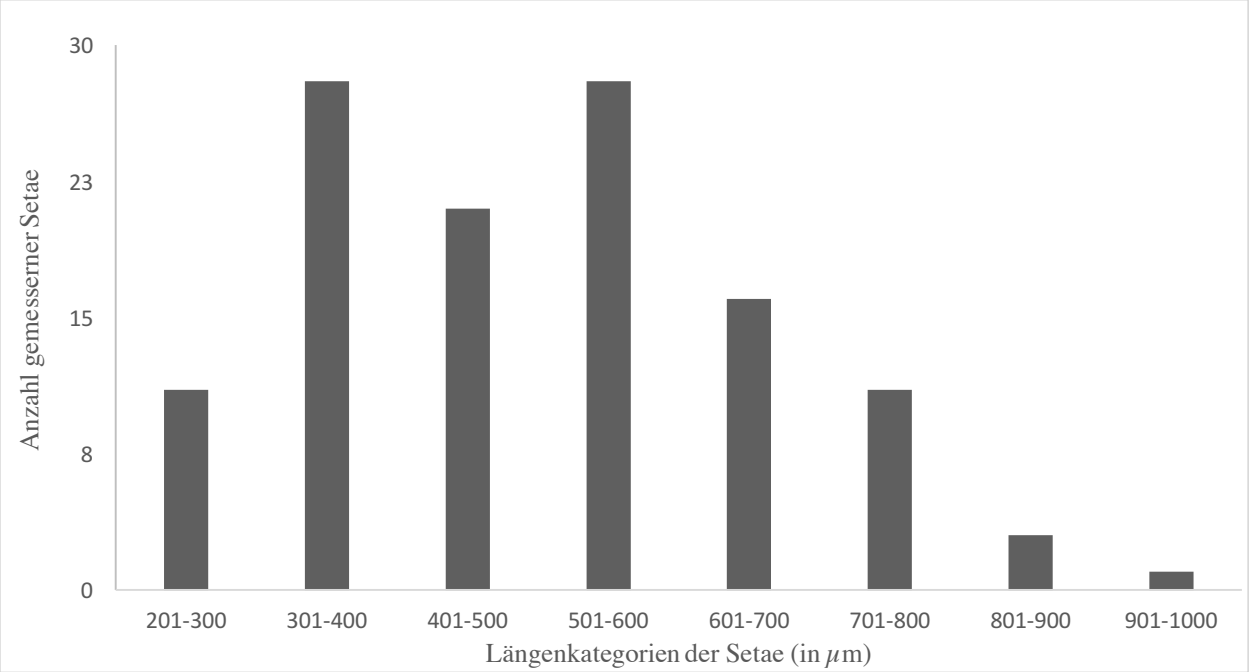

Abbildung 14. Anzahl an Setae in den unterschiedlich vorkommenden Längen am Basal- sowie Mittelglied bei *H. melpomene* in Längenkategorien; 4 vermessene Labialpalpen unterschiedlicher Präparate von *H. melpomene* (n Borsten=119).

3.1.4.3 Schuppen

Auf den Labialpalpen sind auf jedem Glied Schuppen zu erkennen. An frontaler Seite sind sie überall zu finden und umgeben die einzeln vorkommenden Mechanosensillen (Abb. 15 A u. C). Zwischen den Setae bei der orbitalen Seite sowie auf dem Basalfleck sind keine Schuppen zu sehen. Die Schuppen besitzen am basalen Ende eine stiftartige Verankerung, welche die Fixierung am Palpus innerhalb des Schuppensockels garantiert. Die Struktur der Schuppen besitzt eine Ähnlichkeit mit dem Aufbau der Setae (Abb. 15 B-D). Es liegen zackenähnliche Strukturen übereinander, welche mit dünnen Brücken miteinander verbunden sind. Verstärkt wird diese Struktur von sehr feinen Verbindungen. Zwischen den Brücken sind Lücken zu erkennen. Wie in Abbildung 15 A ersichtlich ist, kann die Anzahl an Spitzen bei den Schuppen zwischen 2 bis 4 Stück variieren. Die Spitzen der Schuppen sind abgerundet.

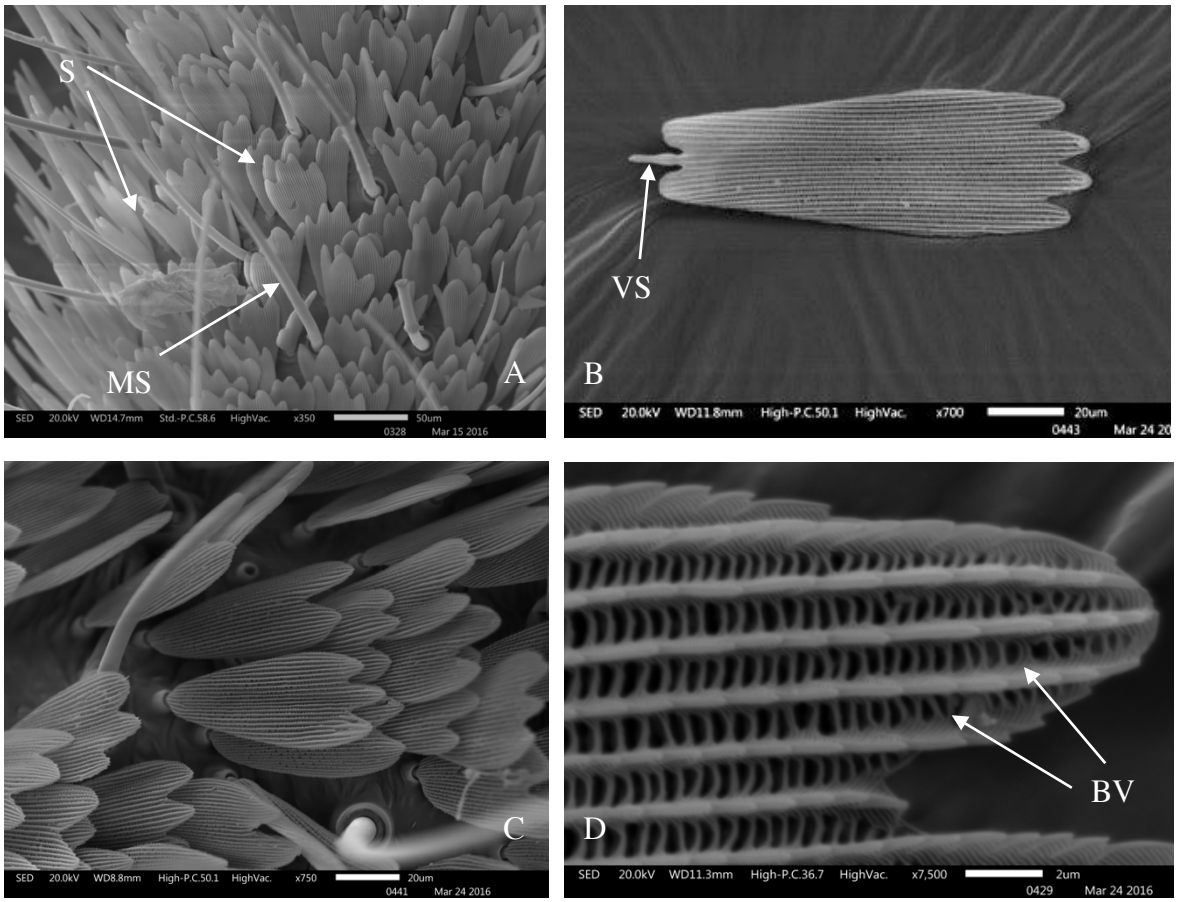

Abbildung 15. A. Übersicht Schuppenanordnung bei frontaler Seite. B. Übersicht Einzelschuppe mit 4 Spitzen und Fixierungsstift. C. Übersicht Struktur der Schuppen. D. Detailbild einer Schuppe. (REM)
Brückenverbindungen (BV), Mechanosensillen (MS), Schuppen (S), Verankerung der Schuppe (VS)

3.2 Ergebnisse: Vergleich mit anderen Arten der Heliconiinae

Für den Vergleich innerhalb der Unterfamilie der Heliconiinae wurden die Arten *H. wallacei*, *H. erato*, *H. doris*, *H. sara*, *Dione glycera*, *Dryas iulia*, *Agraulis vanillae*, *Neruda aoede*, *Boloria selene*, *Boloria euphrosyne* und *Issoria lathonia* verwendet (Tab. 1).

Die Vergleichsarten der Unterfamilie der Heliconiinae zeigen ähnliche Strukturen wie *Heliconius melpomene*.

Die Gesamtlänge der Labialpalpen der Gattung *Heliconius* variiert zwischen 3,4 und 3,8 mm. Die verwendete Art der Schwestergattung *Neruda*, besitzt eine Gesamtlänge von 3,8 mm. Alle anderen Arten der Untersuchung innerhalb der Unterfamilie Heliconiinae weisen Längen von 3,7 bis 5,5 mm auf.

Die Breite der Glieder ist innerhalb dieser Gruppe sehr ähnlich. Die Breite bei der Gattung *Heliconius* variiert am Basalglied zwischen 0,3 und 0,5 mm und ist von den 3 Gliedern das Breiteste. Das Mittelglied besitzt bei *Heliconius* eine Breite von 0,27 bis 0,4 mm und die Spitze zwischen 0,2 bis 0,3 mm (Tab. 5).

Am Basalglied sind Schuppen sowie beide Borstenstrukturen, die Setae und Mechanosensillen, zu erkennen. Auf dem 1. Glied findet man bei allen Vergleichsarten der Heliconiini und Argynnini an der orbitalen Seite am Gliedansatz den Basalfleck, welcher mit dornenähnlichen Strukturen besetzt ist. Bei den verwendeten Arten der Gattung *Heliconius* sowie *Neruda* stehen die Mechanosensillen vereinzelt und die Setae sind erst am letzten Drittel des Glieds zu finden. Bei den Arten der Gattungen *Agraulis, Dione, Dryas, Issoria* sowie *Boloria* stehen die Mechanosensillen enger beisammen und aufgrund dessen ist, im Vergleich zu *Heliconius* und *Neruda*, eine größere Anzahl an Sensillen auf diesem Glied vorhanden.

Ebenso sind bei allen Gattungen, ausgenommen *Heliconius* und *Neruda*, die Setae auch an der frontalen Seite zu finden.

Die Form des 2. Glieds ist bei allen Präparaten von *Heliconius* und *Neruda* zylindrisch wie auch länglich und das Mittelstück der verwendeten Arten weist in orbitaler Ausrichtung eine leichte Krümmung auf. Vergleicht man die Arten von *Heliconius* und *Neruda* mit dem Rest der untersuchten Objekte der Gattungen *Agraulis, Dione, Dryas, Issoria* sowie *Boloria*, so weisen diese beim Mittelstück eine Keulenform auf und sind im Durchschnitt um 0,8 mm länger als das Mittelstück von *Heliconius melpomene*.

Alle Borsten sowie Schuppen der unterschiedlichen Arten zeigen mit ihren Spitzen in dorsale Richtung. Die Mechanosensillen bei *Heliconius* und *Neruda* sind wie bei *H. melpomene*

ausschließlich an der frontalen Seite zu finden. Die Längen der Borstensensillen verfügen über eine ähnliche Längenverteilung wie *Heliconius melpomene*. Die Vergleichsarten der Gattungen *Agraulis, Dione, Dryas* sowie Arten des Tribus *Argynnini* weisen eine größere Anzahl an frontal stehenden Mechanosensillen auf. Die Längen der Sensillen der einzelnen Arten variieren im Vergleich miteinander. Mechanosensillen der Arten *Agraulis vanillae* wie auch *Boloria euphrosyne* zeigen ähnliche Längen wie *Heliconius melpomene*. Die restlichen Arten *Dione glycera*, *Dryas iulia*, *Issoria lathonia* und *Boloria selene* tragen auf ihren Palpen Mechanosensillen, die durchschnittlich um 0,2 mm länger sind als beim Vergleichsmodell. Die Setae sind bei allen Arten, ausgenommen *Heliconius* und *Neruda*, über das gesamte 2. Mittelglied verteilt und stehen nicht nur in orbitale Richtung.

Die Spitze der Labialpalpen ist bei allen untersuchten Arten der Heliconiinae das kleinste Glied und ist in frontale Richtung geneigt. *Issoria lathonia* ist innerhalb dieser Gruppe die einzige Art, welche ein Pit-Organ an der Spitze aufweist. Bezüglich der Beborstung konnten auf der Spitze nur Schuppen und Borstensensillen analysiert werden. Die Schuppen bedeckten das gesamte Glied und die Sensillen stehen vereinzelt in frontaler Richtung.

3.3 Ergebnisse: Vergleich mit anderen Vertretern der Nymphalidae

Neben nah verwandten Arten innerhalb der Unterfamilie der Heliconiinae, wurden die Labialpalpen von Arten anderer Unterfamilien der Nymphalidae untersucht und vermessen, um Gemeinsamkeiten oder Unterschiede zu suchen. Dabei handelt es sich um Vertreter der Unterfamilien Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae, Calinaginae und Danainae (Tab. 2).

3.3.1 Limenitidinae

Bei den vermessenen und analysierten Vertretern der Unterfamilie Limenitidinae handelt es sich um die Arten *Cymothoe herminia*, *Harma theobene*, *Evena crithea*, *Euphaedra christyi* und *Bebearia sophus*. Die Gesamtlängen der Palpen schwanken innerhalb dieser Gruppe zwischen 4,2 und 5,3 mm, wie in Tabelle 6 ersichtlich ist.

Der Basalfleck am 1. Glied ist bei allen Arten der Limenitidinae an der Innenseite in orbitaler Richtung vorhanden und weist dornenähnliche Strukturen auf. Die Strukturen auf dem Basalfleck bei *E. christyi* sind länger und haarähnlicher, als bei den anderen Arten dieser Gruppe. Die Setae zeigen am Basalglied bei allen Arten unterschiedliche Längen. An der frontalen Seite sind die Setae um einiges länger als an der orbitalen Seite. Die Setae an der orbitalen Seite sind, wie auch bei den Arten der Heliconiinae, erst im letzten Drittel festzustellen. Am Basalsglied sind bei *B. sophus* und *C. herminia* zusätzlich in frontaler Richtung Mechanosensillen zu finden, die Längen zwischen 0,3 und 0,4 mm aufweisen.

Das 2. Glied der Labialpalpen bei *E. christyi* lässt eine gering ausgeprägte Keulenform erkennen. Das Glied zeigt bei den Arten eine Länge zwischen 2,5 bis 3,5 mm. Die analysierten Arten besitzen auf diesem Glied Schuppen, welche verlängert sind. Ebenfalls befinden sich auf dem ganzen Glied Setae.

Am letzten Drittel des 2. Gliedes entspringen an der orbitalen Seite verlängerte Schuppen. An der frontalen Seite sind Mechanosensillen zu erkennen, die bei den verschiedenen Arten Längen zwischen 0,2 bis 0,4 mm aufweisen.

Die Spitze folgender Arten, *Cymothoe herminia*, *Harma theobene* und *Euphaedra christyi*, ist genauso wie bei den Arten von *Heliconius*, das kleinste Glied des Palpus. Bei den Arten *Evena crithea* und *Bebearia sophus* ist die Spitze länger als das Basalglied. Das 3. Glied aller Arten dieser Gruppe besitzt kein Pit-Organ.

3.3.2 Nymphalinae

Bei der Unterfamilie der Nymphalinae wurden ebenfalls 5 unterschiedliche Arten vermessen und analysiert. Hierbei handelt es sich um die Arten *Euphydryas cynthia*, *Melitaea sp.*, *Melitaea diamina*, *Kallimoides rumia* und *Vanessa cardui* (Tab. 2).
Die untersuchten Präparate innerhalb dieser Gruppe unterscheiden sich in der Länge voneinander (Tab. 6).
Euphydryas cynthia weist eine Gesamtlänge des Labialpalpus von 2,8 mm auf. Im Vergleich dazu besitzt der Palpus von *Vanessa cardui* eine Gesamtlänge von 5,3 mm. Die Form und Struktur aller analysierten Präparate ist sehr ähnlich. Das Basalglied besitzt bei allen Arten der Nymphalinae an der Innenseite den Basalfleck. Ebenso weist das 1. Glied bei allen eingesetzten Arten wieder Schuppen und Setae auf. Nur bei *Euphydryas cynthia* und *Vanessa cardui* konnten auch Mechanosensillen gefunden werden. Bei den restlichen Arten sind am Basalglied keine Sensillen zu erkennen.
Das 2. Glied ist bei allen zylindrisch und variiert in der Länge zwischen 1,5 bis 3 mm. Das Mittelstück ist wieder an der orbitalen Seite mit konstant länger werdenden Setae ausgestattet. Ebenfalls befinden sich die Setae an der frontalen Seite. Je nach Art zeigen die Setae unterschiedliche Längen.
Bei der Spitze entspricht die Beborstung der des 2. Glieds. Zwei Arten, *Euphydryas cynthia* sowie *Vanessa cardui*, besitzen an der Spitze das flaschenförmige Pit-Organ mit Sensillen.

3.3.3 Charaxinae

Bei der Unterfamilie der Charaxinae wurden die Arten *Charaxes numenes*, *Euxanthe crossleyi* und *Hypna clytemnestra* zur Analyse verwendet. Am Basalglied sind Setae und Schuppen sowie der zur Innenseite gerichtete Basalfleck zu erkennen. Bei den Proben sind bei *Charaxes numenes* und *Hypna clytemnestra* kurze (max. 0,2 mm) Mechanosensillen zu erkennen. Die Länge des ersten Glieds der vermessenen Proben liegt zwischen 1 und 1,2 mm.
Das 2. Glied ist bei *Euxanthe crossleyi* und *Hypna clytemnestra* zylindrisch und besitzt eine Länge von 3,1 bis 3,2 mm. Das Mittelstück von *Charaxes numenes* weist eine Keulenform auf und besitzt eine Länge von circa 4 mm. Beim mittleren Teilstück sind ebenfalls Schuppen und Setae bei allen Arten zu finden. Bei *Charaxes numenes* und *Hypna clytemnestra* sind auch auf dem Mittelstück kurze Mechanosensillen von einer Länge 0,15 bis 0,2 mm zu erkennen.

An der Spitze konnten bei allen untersuchten Arten der Gruppe innerhalb der Charaxinae primär nur Schuppen festgestellt werden. Die Länge der Spitze beträgt bei *Euxanthe crossleyi* 1 mm und bei *Hypna clytemnestra* 1,1 mm. *Charaxes numenes* weist beim 3. Teilstück eine Länge von 1,6 mm auf. *Euxanthe crossleyi* verfügt an der Spitze das Labialpalpen Pit-Organ.

3.3.4 Satyrinae

Bei dem ausgewählten Untersuchungsmaterial der Satyrinae handelt es sich um *Morpho helenor*, *Gnophodes chelys*, *Melanitis leda* und *Heteropsis iboinea* (Tab.2). Aufgrund des unvollständigen 1. Glieds bei *Gnophodes chelys* und *Heteropsis iboinea*, konnte die Gesamtlänge dieser Arten nicht eruiert werden. *Morpho helenor* hingegen weist eine Gesamtlänge von 5,9 mm und *Gnophodes chelys* eine Gesamtlänge von 4,9 mm auf (Tab. 6).
Das Basalglied der vermessenen Proben weist eine Länge zwischen 1,1 bis 1,3 mm auf.
Auf dem 1. Glied entspringen bei den analysierten Arten Schuppen und Setae. An der frontalen Seite sind die Setae zwischen 0,6 bis 1 mm lang. An der orbitalen Seite besitzen die Setae eine Länge zwischen 0,3 und 0,5 mm. Es konnten bei den vorhandenen Proben keine Mechanosensillen auf dem ersten Glied festgestellt werden. An der Innenseite am Basalglied an der Seite zum Rüssel ist bei allen Arten der Basalfleck mit seinen kutikularen Strukturen zu erkennen.
Das 2. Glied ist bei allen mehr oder weniger keulenförmig. *Morpho helenor* weist eine sehr ausgeprägte Keulenform des Mittelglieds auf. An der orbitalen Seite aller Proben sind Setae sichtbar. Das 2. Teilglied dieser Gruppe weist Längen zwischen 2,1 bis 3,5 mm auf und variiert in der Breite zwischen 0,4 und 0,8 mm. Das Mittelglied ist durchgehend mit Schuppen sowie mit Setae besetzt. An der frontalen Seite weisen die schuppenähnlichen Borsten eine Länge zwischen 0,3 und 0,5 mm auf. Orbital werden die in der Beugung liegenden Setae kontinuierlich länger. Die Setae in orbital ausgerichteter Lage weisen ein Längenspektrum zwischen 0,3 und 1 mm auf. Bei allen Arten, außer bei *Melanitis leda*, konnten an der frontalen Seite vereinzelt kurze Mechanosensillen auf dem mittleren Glied festgestellt werden.
Die Spitze dieser Arten variiert in der Länge zwischen 0,6 und 1,1 mm. Drei der Arten, *Gnophodes chelys*, *Melanitis leda* und *Heteropsis iboinea*, weisen das Pit-Organ an der Spitze auf. Bei allen vier analysierten Arten konnten an der Spitze nur Schuppen festgestellt werden.

Die Schuppen bei *Gnophodes chelys*, *Heteropsis iboinea* und *Melanitis leda* weisen durchgehend am gesamten Labialpalpus nur 2 Spitzen am Ende auf. Die Längen der Schuppen variieren.

3.3.5 Calinaginae und Danainae

Bei den beiden Unterfamilien, Calinaginae und Danainae, wurde jeweils nur eine Art untersucht. Dabei handelt es sich um die Arten *Calinaga sp*. und *Lycorea eva* (Tab. 2).
Calinaga sp. weist bei den Labialpalpen eine Gesamtlänge von 4 mm und *Lycorea eva* eine Länge von 4,3 mm auf (Tab. 6).
Das Basalglied beider Arten ist 1,1 mm lang. Am 1. Glied ist an orbitalen Seite zum Rüssel gerichtet der Basalfleck, welcher mit dornenähnlicher Strukturen besetzt ist.
Auf dem 1. Glied sind bei beiden Arten Schuppen und Setae festzustellen. Bei *Calinaga sp*. sind am 1. Teilstück auch spitze Borsten festzustellen und die Schuppen besitzen am Ende 2 Spitzen, welche spitz zusammenlaufen.
Das mittlere Teilstück ist bei beiden Arten das längste Glied des Palpus. *Calinga sp*. weist eine Länge von 2 mm und *L. eva* eine Länge von 2,4 mm auf. Das Mittelglied weist bei beiden Arten Schuppen sowie Setae auf. Bei *L. eva* stehen an der orbitalen Seite die Setae enger beisammen und werden vom Basalglied in Richtung Spitze kontinuierlich länger. Die längeren Setae enden vor dem letzten Viertel des 2. Glieds. Bei *Calinaga sp*. ist diese Anordnung der Setae nicht zu erkennen. An der orbitalen Seite stehen bei *Calinaga sp*. zwischen den Schuppen vereinzelte Borsten und an der frontalen Seite entspringen lange spitze Borsten.
Die Spitze bei *L. eva* hat eine Länge von 0,8 mm und bei *Calinaga sp*. 0,97 mm. Bei *L. eva* sind auf dem 3. Glied nur Schuppen zu erkennen. Neben Schuppen sind bei *Calinaga sp*. auch Setae sowie zusätzlich an der frontalen Seite glatte spitze Borsten zu finden.

4. Diskussion

4.1 Vergleich der Morphologie der Labialpalpen bei Nymphalidae

Die Labialpalpen aller untersuchten Vertreter der Nymphalidae besitzen 3 miteinander verbundene Glieder. Das mittlere Glied ist bei allen Vertretern am längsten und das Basalglied ist mehrheitlich das 2. längste Glied der Labialpalpen. Nur bei *E. crithea, B. sophus, V. cardui, C. numenes* und *H. clytemnestra* ist die Spitze länger als das Basalglied. Alle Vertreter weisen kurze sowie lange Schuppen, Mechanosensillen und Setae auf. Die Anordnung, Verteilung und Längen variieren bei den Arten. Die Gesamtlängen variieren sehr im Vergleich der Arten unterschiedlicher Unterfamilien. Die Gesamtlängen weisen Längen von 2880 bis 6894,9 μm auf. Ob die Längen der Palpen in Relation zur Körpergröße oder Flügelspanne stehen, konnte innerhalb dieser Forschungsarbeit nicht festgestellt werden.

Es kann die Annahme nicht bestätigt werden, dass die Gesamtlänge der Palpen in Beziehung zur Nahrung der Schmetterlinge steht. In der Arbeit von Krenn und Penz (1998) wurde angenommen, dass die kürzeren Labialpalpen der Arten der Gattung *Heliconius* in Beziehung zum Pollenfressen stehen. Dies kann hier jedoch wiederlegt werden, da nicht nur Pollenfresser Labialpalpen-Längen von circa 3,4 bis 3,7 mm aufweisen, sondern auch Nicht-Pollenfresser dieses Längenspektrum der Labialpalpen aufweisen. Es ist jedoch auffällig, dass die orbitalen Setae bei *H. melpomene* deutlich ausgeprägter sowie gebogener und länger sind, als bei Arten anderer Unterfamilien.

Weiters ist anzumerken, dass alle Schmetterlinge, die sich von Früchten ernähren Labialpalpen mit einer Länge von über 4609 μm aufweisen.

Es könnte ein Zusammenhang zwischen der Form der Labialpalpen und der Art der Nahrung bestehen. Alle Pollenfresser besitzen ein schlankes, längliches 2. Glied der Labialpalpen. Die fruchtfressenden Arten (Tab. 2) weisen ein keulenförmiges 2. Glied der Labialpalpen auf. Bei den Präparaten der Heliconiinae, ausgenommen der Gattungen *Heliconius* und *Neruda*, besitzen auch diese ein keulenförmiges 2. Glied, obwohl diese keine Frucht- sondern Nektarfresser sind. Dies widerspricht sich jedoch mit der Annahme, dass die Nahrung in Beziehung mit der Form des 2. Gliedes steht. Interessant wäre es hier in diesem Zusammenhang zu wissen, welche Früchte von den unterschiedlichen Arten gefressen werden.

Bei den Proben von *Heliconius melpomene* war kein Unterschied der Labialpalpen zwischen den Geschlechtern festzustellen. Ein Sexualdimorphismus in der Länge konnte bei der

Fruchtmotte *Carposina sasakii* sowie bei der Kaktusmotte *C. cactorum* festgestellt werden (Chen et al. 2016). Man vermutet, dass der Sexualdimorphismus mit geschlechterspezifischen Verhaltensweisen, wie zum Beispiel durch spezifische Balzverhalten und der Eiablage, zusammenhängt.

Bei allen Arten der Gattung *Heliconius* ist der Aufbau und die Verteilung der unterschiedlichen Strukturen sehr ähnlich. Die Gesamtlängen von *Heliconius* befindet sich im selben Längenspektrum. Alle 5 Arten weisen ebenso die gleiche Anordnung an Borstensensillen, Schuppen und Setae auf.

Neben den Setae, welche am Basal- sowie am Mittelglied vorkommen, konnten auch Mechanosensillen nachgewiesen werden. Bei *Heliconius melpomene* stehen die Mechanosensillen am gesamten Labialpalpus nur an der frontalen Seite. Die Sensillen, welche als Sensilla chaetica beschrieben werden, könnten als Mechanorezeptoren fungieren. Es wird auch diskutiert, dass diese Art von Sensillen eine bimodale Geschmacks- sowie Tastfunktion ausüben (Chen et al. 2016).

Neben den Borstensensillen konnten bei *Heliconius melpomene* keine weiteren Sensillen auf den Gliedern gefunden werden. Dies ist zum Beispiel bei der Fruchtmotte *Carposina sasakii* (Carposinidae) anders. Bei der Fruchtmotte konnten am Basalglied zum Beispiel Sensilla squarmiformia und Sensilla campaniformia nachgewiesen werden (Chen et al. 2016).

Bei den anderen Arten konnten, neben dem Pit-Organ, ebenfalls keine anderen Sensillen dokumentiert werden. Außer *H. melpomene,* wurden die restlichen Vertreter nur unter dem Lichtmikroskop untersucht. Es besteht daher die Wahrscheinlichkeit, dass bei Untersuchungen mit dem REM, weitere Strukturen gefunden werden könnten.

Alle Arten der Gattung *Heliconius* und *Neruda* weisen ein schlankes, zylinderförmiges, leicht nach orbital gebogenes 2. Glied auf. Die Anordnung der Setae an der orbitalen Seite ist ebenfalls bei *Heliconius* und *Neruda* gleich. Die Arten *A. vanillae, D. iulia, B. selene, B. euphrosyne* und *I. lathonia* haben ein keulenförmiges 2. Glied. Bei diesen Arten sind Setae in orbitaler Richtung zu finden, jedoch nicht gleich an Länge und Verteilung wie bei *Heliconius* und *Neruda*. Die Setae sind um einiges kürzer und nicht orbital gebogen. Es scheint, dass bei den Arten der Gattung *Heliconius,* die Setae exakt die Form der Facettenaugen imitieren und einen sehr flexiblen und biegsamen Aufbau besitzen. Die Setae könnten bei *Heliconius* durch ihre Struktur und Form als Putzbüschel zur Entfernung von Pollen eingesetzt werden.

Bei den Arten, welche bei den Heliconiini ein keulenförmiges 2. Glied aufweisen, befinden sich die gebogenen Setae verkürzt in der Mitte des 2. Glieds. Bei den Arten der Gattung *Heliconius,* findet man diese am letzten Drittel des 2. Glieds. Diese Anordnung der Setae in

orbitaler Richtung findet man ebenfalls verkürzt bei den Arten der Charaxinae und bei den Arten *C. herminia* sowie *H. theobene* (Limenitidinae), *K. rumia* und *E. cynthia* (Nymphalinae) und *L. eva* (Danainae).

Die Mechanosensillen konnten bei allen untersuchten Vertretern gefunden werden. Die Sensillen unterscheiden sich jedoch in der Verteilung sowie in der Länge. Bei *Heliconius* befinden sich die Mechanosensillen nur an der frontalen Seite und werden von der Spitze bis zum Basalglied kontinuierlich länger.

An der Spitze weisen die Arten der Heliconiini kein Von Rath Organ auf. Nur einige Arten innerhalb der Argynnini, Nymphalinae, Charaxinae und Satyrinae besitzen das Grubenorgan an der Spitze, was den Arten eventuell bei der Eiablage und der Wahrnehmung von CO_2-Konzentrationen behilflich ist (Thom et al. 2004, Stange 1997). Bei den Tagfaltern wurden die Verwendung und der Nutzen des Grubenorgans noch nicht nachgewiesen.

4.3 Funktion der Labialpalpen

Über die Funktion und den Nutzen der Labialpalpen von Lepidoptera ist derzeit noch nicht allzu viel bekannt. Eine Vermutung über die Funktion der Labialpalpen bei Pollenfressern ist das Putzen der Facettenaugen mit den orbital stehenden Setae auf den Palpen. Schmetterlinge putzen sich mit ihren Füßen die Antennen. Die Füße besitzen spezielle kutikulare Strukturen, welche der Reinigung dienen (Jander 1966). Ebenso konnte innerhalb der Studie von Jander (1966) das Putzen der Labialpalpen mit dem Mittelbein der gleichen Seite bei *Vanessa cardui* beobachtet werden. Neben dem Reinigen der Antennen und Labialpalpen, besteht die Annahme, dass auch die Labialpalpen eine Putzfunktion besitzen. Durch die Anordnung der Setae in Verbindung mit der Beweglichkeit der Labialpalpen, liegt die Vermutung nahe, dass diese als Putzorgan genutzt werden. Es konnte beobachtet werden, dass *Heliconius*-Falter bei verschmutzten Augen mit den Labialpalpen über die Augen wischen. Getestet wurde diese Annahme mit Talcumpuder, welches auf die Augen verteilt wurde. Hierbei wurden die Augen von den in orbitale Richtung gebogenen Setae von Pollen- sowie Staubkörnern befreit (Nilic et al. 2009, unpublizierte Arbeit Universität Wien).

Neben der Putzfunktion der Labialpalpen, besitzen einige nachtaktive Falter sowie auch Tagfalter das Pit-Organ an der Spitze des 3. Gliedes.

Das Vorhandensein des Von Rath Organs konnte bei den Arten der Gattung *Heliconius* nicht bestätigt werden. Das Grubenorgan konnte nur bei *I. lathonia, E. cynthia, V. cardui, E. crossleyi, G. chelys, M. leda* und *H. iboina* nachgewiesen werden. Die Funktion des Organs

ist bei diesen Tagfaltern derzeit noch unbekannt. Im Vergleich dazu, konnte bei nachtaktiven Schmetterlingen die Funktion des Von Rath Organs herausgefunden werden (Bogner et al. 1986, Kent et al. 1986, Stange 1997, Thom et al. 2004).

Das Grubenorgan wird zum Beispiel zur Messung der Konzentration von CO_2 verwendet. Bei *Manduca sexta* (Sphingidae) befindet sich das flaschenförmige Von Rath Organ an der Spitze der Labialpalpen. Mit dem Von Rath Organ kann die Motte die Konzentration an CO_2 messen. *Manduca sexta* ernährt sich von Pflanzen der Gattung *Datura*. Die Konzentration an CO_2 ist bei jungen Blüten von *Datura* höher, als bei Blüten, die schon über einen längeren Zeitraum geöffnet sind. Junge Blüten beinhalten mehr Nektar als ältere. Umso höher die CO_2-Konzentration, desto mehr Nektar bietet die Futterquelle für *M. sexta* (Thom et al 2004). Neben der Detektion von CO_2 als Hinweis für ein höheres Nektarvorkommen, so ist die Konzentration von CO_2 für einige Individuen auch für die Eiablage von Relevanz. Die Weibchen der Art *Cactoblastis cactorum* (Pyralidae) nutzen das Von Rath Organ zur Messung des CO_2-Gradienten für die Ablage der Eier auf *Opunita stricta* (Cactaceae) (Stange 1997).

Eine weitere Funktion des Grubenorgans konnte ebenfalls innerhalb der Sphingidae, genauer im Subtribus Choerocampina, festgestellt werden. Die Vertreter dieser Schwärmer besitzen ein verdicktes 2. Glied der Labialpalpen, das in Kontakt mit dem Pilifer des Labriums steht. Mit dieser Organisationseinheit sind die Individuen befähigt Ultraschall, welcher zum Beispiel von Fledermäusen zur Orientierung und zum Futterfang gesendet wird, wahrzunehmen. Dies hilft den Faltern, den Fledermäusen auszuweichen und nicht gefressen zu werden (Göpfert et al. 1999). Solche oder ähnliche Funktionen könnten ebenfalls Tagfalter der Familie der Nymphalidae besitzen.

Eine weitere Funktion könnte der Basalfleck an der Innenseite zum Rüssel des Basalglieds auf den Labialpalpen besitzen. Der Basalfleck konnte bei allen untersuchten Arten festgestellt werden. Der Basalfleck ist nicht mit Schuppen, sondern mit Mikrotrichia besetzt. Die Länge der Mikrotrichia variieren zwischen den Arten stark und weisen ein unterschiedliches Aussehen auf. Weiters sind Unterschiede in der Anordnung und der Entwicklungsstufe erkenntlich (Reuter 1896). Welche genaue Funktion der Basalfleck bei den Schmetterlingen besitzt, ist noch nicht näher bekannt. Der Basalfleck und seine Strukturen könnten eine mechanische Funktion besitzen oder als Sinnesorgane (Chemo-/Thermorezeptoren) sowie als Hilfsstrukturen bei der Nahrungsaufnahme fungieren (Hering 2013). Der fortsatzähnliche Basalfleck könnte auch dem eingerollten Rüssel als Fixierung und Haltvorrichtung dienen (Krenn et al. 2005).

4.4 Systematischer Vergleich der Ergebnisse

Betrachtet man die systematische Beziehung der Nymphalidae nach Wahlberg et al. (2009), so lassen sich Gemeinsamkeiten und Entwicklungen der Morphologie der Labialpalpen feststellen. In Abbildung 4 ist das Kladogramm der systematischen Beziehungen der Nymphalidae nach Wahlberg et al. (2009) dargestellt.

Innerhalb der Gattung *Heliconius* sind bei den Arten kaum Unterschiede festzustellen.

Die nächsten verwandten Gattungen zu *Heliconius* sind *Agraulis* sowie *Dione*. Diese beiden Gattungen weisen zwar eine ähnliche Anordnung der Sensillen sowie Setae auf, jedoch sind die 2. Glieder kegelförmig. Bei der nächstverwandten Gattung *Dryas* sind ebenfalls noch Gemeinsamkeiten in der Verteilung der Sensillen sowie Setae zu erkennen. *D. iulia* weist jedoch, wie auch die Arten *A. vanillae* und *D. glycera,* eine kegelige Form auf.

Die europäischen Gattungen *Boloria* sowie *Issoria* entstammen mit den Heliconiini einer gemeinsamen Stammart und befinden sich in der zweiten größeren Gruppe, die sich innerhalb der Heliconiinae entwickelt hat. Die Arten *B. euphrosyne* wie auch *B. selene* und *I. lathonia* besitzen kegelförmige Mittelglieder bei den Labialpalpen. Alle Arten der Heliconiinae, außer *I. lathonia*, besitzen kein Von Rath Organ. Das Grubenorgan kann sich bei *I. lathonia* in der Stammesgeschichte unabhängig als Merkmal entwickelt haben, da sonst kein anderer untersuchter Vertreter dieses Organ aufweist. Die orbitalen Setae sind zwar bei allen Heliconiinae vorhanden, jedoch sind diese nur bei *Heliconius* sehr stark ausgeprägt. Dies könnte sich durch das spezifische Nahrungsverhalten von *Heliconius* entwickelt haben. Alle Vertreter der Heliconiinae zeigen ausgeprägte Mechanosensillen an der frontalen Seite.

Bei der nächsten nah verwandten Großgruppe handelt es sich um die Unterfamilie der Limenitidinae, welche die Schwesterngruppe der Heliconiinae bildet und aus einer gemeinsamen Stammart entspringen. Die ursprünglicheren Arten der Limenitidinae, die mit den Heliconiinae mehr Gemeinsamkeiten aufweisen könnten sind *H. theobene* sowie *C. herminia*. Die Gattungen der beiden Arten sind Schwestertaxa. Bei diesen Arten sind durchaus Ähnlichkeiten mit *H. melpomene* festzustellen. Die Labialpalpen der beiden Arten, *H. theobene* sowie *C. herminia*, sind beide zylindrisch und besitzen die orbital ausgerichteten Setae, wobei diese bei *C. herminia* ausgeprägter sind als bei der Schwestergattung *Harma*. *H. theobene* weist auch an der frontalen Seite Setae auf, welche bei *C. herminia* nicht vorhanden sind. Geht man in der Stammesgeschichte der Limenitidinae weiter, so kann man bei *E. crithea, E. christyi* und *B. sophus* feststellen, dass sich die Anordnung der orbitalen Setae verändert hat. Hier weisen alle drei Arten kürzere und weniger geneigte orbitale Setae auf, als

die beiden anderen Arten. Die beiden Schwestertaxa *Bebearia* und *Euphaedra* zeigen Unterschiede in der Form des 2. Gliedes. Hier weist *E. christyi* eine leicht kegelförmige Form auf. Alle Arten innerhalb der Limenitidinae besitzen Mechanosensillen an der frontalen Seite. Die Mechanosensillen sind im Vergleich zu *Heliconius* feiner und um einiges kürzer. An der Spitze des 3. Gliedes weisen die Arten der Limenitidinae ebenfalls kein Grubenorgan auf.

Die Unterfamilie der Nymphalinae befindet sich mit den Pseudergolinae, Apaturinae Biblidinae und Cyrestinae in der Schwesterngruppe zu den beiden Unterfamilien der Heliconiinae sowie der Limenitidinae.

V. cardui weist deutlich Ähnlichkeiten mit *Heliconius* auf. Der Labialpalpus ist zylindrisch, jedoch eher gerade und nicht leicht orbital gebogen. *V. cardui* besitzt an der orbitalen Seite keine langen Setae, die an die Form des Auges erinnern. Weiter in der Entwicklung der Stammesgeschichte innerhalb der Nymphalinae, ist die Art *K. rumia* zu finden. Der Labialpalpus weist eine leichte Kegelform auf, welche eventuell wieder auf die Nahrungsweise des Schmetterlings zurückzuführen ist. Im Vergleich zu *Kallimoides* besitzen *Euphydryas* und *Melitaea* zylindrische Mittelglieder. Beim Vergleich von *Euphydryas* und *Melitaea*, so ist der Palpus von *E. cynthia* kleiner und die Setae an der orbitalen Seite sind stärker ausgeprägt.

Das Von Rath Organ sowie Mechanosensillen wurden nur bei *V. cardui* und *E. cynthia* gefunden. Es könnte daher sein, betrachtet man die phylogenetische Klassifizierung von Wahlberg et al. (2009), dass sich diese Merkmale innerhalb dieser Gattungen unabhängig voneinander entwickelt haben.

In der phylogenetischen Darstellung der Verwandtschaftsrelationen bei Nymphalidae bilden die Unterfamilien der Calinaginae, Charaxinae und Satyrinae die Schwesterngruppe zu der Gruppe der Nymphalinae, Limenitidinae und Heliconiinae. Bei der Schwesterngruppe besetzt die Unterfamilie Calinaginae eine eigene Klade und trennt sich von den Unterfamilien der Charaxinae sowie den Satyrinae.

Bei der Art innerhalb der Calinaginae kann man Ähnlichkeiten zwischen der Gattung *Heliconius* feststellen. *Calinaga sp.* besitzt an der frontalen Seite vereinzelt stehende Mechanosensillen sowie orbital und frontal vorhandene Setae. Die Setae an der orbitalen Seite sind jedoch nicht wie bei *Heliconius* an die Augenform „angepasst“. Der Labialpalpus ist zylindrisch geformt und leicht orbital gebogen.

Vergleicht man Calinaginae mit Charaxinae und Satyrinae, so ist sofort die unterschiedliche Form des Palpus erkennbar. Die Arten der Charaxinae sowie die der Satyrinae weisen eine eindeutige Keulenform des Palpus auf. Die Anordnung der orbitalen Setae unterscheidet sich

zwischen den beiden Unterfamilien der Charaxinae und Satyrinae. Beide Unterfamilien weisen orbitale Setae auf, jedoch sind diese bei den Satyrinae nicht so stark ausgeprägt und gebogen als wie bei den Charaxinae. Der Palpus beider Unterfamilien ist im Vergleich zu den Calinaginae um einiges länger und die Setae sind an der frontalen Seite um einiges kürzer als bei Calinaginae.

Innerhalb der Arten der Charaxinae ist anzumerken, dass bei *Euxanthe* ein Von Rath Organ und bei *Charaxes* kein Pit-Organ gefunden wurde. *Charaxes* weist im Vergleich zur Schwesterngattung *Euxanthe* eine stärkere Keulenform des 2. Glieds auf. Die Gattung *Hypna* befindet sich in der zweiten großen Schwesterngruppe innerhalb der Charaxinae. Bei *H. clytemnestra* sind die orbital angeordneten Setae wie bei *Heliconius* leicht gebogen, jedoch gehen diese bis zum 3. Glied über. Diese Anordnung der Setae könnte sich innerhalb dieser Gattung entwickelt haben.

Bei den Satyrinae wurden Arten der Gattungen *Morpho, Melanitis, Gnophodes* und *Heteropsis* analysiert. Die Gattungen *Melanitis* und *Gnophodes* sind Schwestertaxa. Die Form und die Anordnung der Setae und Sensillen bei den Labialpalpen sind bei beiden Arten, *M. leda* und *G. chelys,* ähnlich. Beide weisen auch ein Von Rath Organ auf. Vergleicht man dies mit der in der Schwesterngruppe vorkommenden Gattung *Morpho*, so ist der Aufbau ebenfalls ähnlich, jedoch besitzt *M. helenor* kein Grubenorgan an der Spitze. Hier müsste analysiert werden, ob das Merkmal des Grubenorgans bei der Aufspaltung der gemeinsamen Stammart die Schwesterngruppe *Morpho* verloren oder sich bei der Gruppe von *Melanitis* und *Gnophodes* neu entwickelt hat.

Fasst man alle vorherig besprochenen Unterfamilien (Heliconiinae, Limenitidinae, Nymphalinae, Charaxinae, Satyrinae und Calinaginae) zusammen, so bilden diese eine Schwesterngruppe zur Unterfamilie der Danainae. Bei *L. eva* weist der Labialpalpus eine schlanke zylindrische Form auf. Ebenfalls weist der Palpus an der orbitalen Seite Setae auf, welche, ähnlich wie bei *Heliconius*, länger werden und etwas kurvig erscheinen.

Da bei *L. eva* eine zylindrische Form zu erkennen ist, kann angenommen werden, dass die Grundform bei den Labialpalpen zylindrisch ist und sich die keulenförmigen Labialpalpen daraus entwickelt haben. Es könnte daher sein, dass sich in der Entwicklungsgeschichte der Labialpalpen eine Keulenform beim 2. Glied entwickelt hat. Das könnte somit bedeuten, dass die Gattung *Heliconius* die ursprüngliche zylindrische Form bei den Palpen aufweist. Was sich innerhalb der Gattung *Heliconius* unabhängig entwickelt hat, ist die Anordnung der orbital stehenden Setae. Die Setae von *Heliconius* sind bei keiner anderen Art so ausgeprägt. Die Setae sind länger, gebogener und scheinen dem Facettenauge angepasst zu sein. Daher

kann angenommen werden, dass der Bau beziehungsweise die Form der Palpen und die Anordnung der Setae an der orbitalen Seite mit dem Fressverhalten im Zusammenhang steht. Ebenso sind nur bei den Heliconiinae an der frontalen Seite die Mechanosensillen so auffällig. Alle anderen Arten weisen entweder keine oder kurze Sensillen auf. Die Schwesterngruppe Limenitidinae weisen diese Art von Mechanosensillen nicht auf. Daher kann vermutet werden, dass sich die Mechanosensillen bei der Auftrennung in die beiden Schwesterngruppen bei Heliconiinae als Merkmal weiterentwickelt haben.

5. Conclusio

Alle Arten der Gattung *Heliconius* weisen alle ähnliche Strukturen und Formen der Labialpalpen auf. Vom Basalglied bis zur Spitze ist der gesamte Palpus mit Schuppen bedeckt. An der orbitalen Seite vom 1. bis zum 2. Glied sind Setae, welche zur Reinigung der Facettenaugen von Pollen behilflich sein könnten, zu finden. An der frontalen Seite sind Mechanosensillen, die vom Basalglied bis hin zur Spitze vereinzelt stehen und in der Länge kontinuierlich abnehmen. An der Spitze des 3. Gliedes konnte kein Von Rath Organ gefunden werden. Ebenso konnten keine weiteren Sensillen auf den Palpen von *Heliconius melpomene* vorgefunden werden.

Die Grundstruktur der Labialpalpen sind bei allen Nymphalidae ähnlich, jedoch konnten bei *Heliconius* spezifische Merkmale festgestellt werden, die eventuell mit der aktiven Aufnahme von Pollen in Zusammenhang stehen. Die Merkmale, welche nur bei *Heliconius* auftauchen, sind die an die Form des Facettenauges angepassten Setae. Diese Anordnung der Setae konnten in dieser Ausprägung nur bei diesen pollenfressenden Faltern festgestellt werden. Die Pollenfresser nutzen die Setae möglicherweise zum Putzen der Facettenaugen. Bei den anderen Arten der Nymphalidae sind die Setae an orbitaler Seite zwar teilweise vorhanden, jedoch nicht in diesem Ausmaß.

Bei der gesamten Gruppe der Heliconiinae sind die langen, frontal stehenden Mechanosensillen charakteristisch. Diese waren bei den Vertretern der anderen Unterfamilien nicht in dieser Form vorhanden. Vertreter anderer Gruppen der Nymphalidae besitzen Mechanosensillen, jedoch sind diese kürzer oder weisen eine andere Anordnung auf.

6. Literatur

BAUDER, J. (2009): Proboscis musculature in pollen feeding and non pollen feeding Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae). Diplomarbeit, Universität Wien, 1-46.

BOGNER, F., BOPPRÉ, M., ERNST, K. D., BOECKH, J. (1986): CO_2 sensitive receptors on labial palps of Rhodogastria moths (Lepidoptera: Arctiidae): physiology, fine structure and central projection. *Journal of Comparative Physiology A*, *158*(6), 741-749.

CHEN, J., HUA, B. (2016): Sexual dimorphism of adult labial palps of the peach fruit moth Carposina sasakii Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) with notes on their sensilla. Acta Zoologica, 97(1), 42-48.

DETTNER, K., PETERS, W. (2003): Lehrbuch der Entomologie. Spektrum Verlag, 1-943.

FAUCHEUX, M. J. (2008): Mouthparts and associated sensilla of a South American moth, Synempora andesae (Lepidoptera: Neopseustidae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 67(1-2), 21-33.

FAUCHEUX, M. J. (2013): Sensillum types on the proboscis of the Lepidoptera: a review. In Annales de la Société entomologique de France, 49(1), 73-90.

GÖPFERT, M. C., WASSERTHAL, L. T. (1999): Hearing with the mouthparts: behavioural responses and the structural basis of ultrasound perception in acherontiine hawkmoths. Journal of Experimental Biology, 202(8), 909-918.

HARPEL, D., CULLEN, D. A., OTT, S. R., JIGGINS, C. D., WALTERS, J. R. (2015): Pollen feeding proteomics: salivary proteins of the passion flower butterfly, Heliconius melpomene. Insect biochemistry and molecular biology, 63, 7-13.

HERING, M. (2013): Biologie der Schmetterlinge (3. Ausgabe). Springer-Verlag, 1-480.

JANDER, U. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten. Zeitschrift für Tierpsychologie, 23(7), 799-844.

KENT, K. S., HARROW, I. D., QUARTARARO, P., HILDEBRAND, J. G. (1986). An accessory olfactory pathway in Lepidoptera: the labial pit organ and its central projections in Manduca sexta and certain other sphinx moths and silk moths. Cell and tissue research, 245(2), 237-245.

KRENN, H. W., EBERHARD, M. J., EBERHARD, S. H., HIKL, A. L., HUBER, W., GILBERT, L. E. (2009): Mechanical damage to pollen aids nutrient acquisition in Heliconius butterflies (Nymphalidae). Arthropod-plant interactions, 3(4), 203-208.

KRENN, H. W., PENZ, C. M. (1998): Mouthparts of Heliconius butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 27(4), 301-309.

KRENN, H. W., PLANT, J. D., SZUCSICH, N. U. (2005): Mouthparts of flower-visiting insects. Arthropod Structure & Development, 34(1), 1-40.

LEE, J. K., SELZER, R., ALTNER, H. (1985): Lamellated outer dendritic segments of a chemoreceptor within wall-pore sensilla in the labial palp-pit organ of the butterfly, Pieris rapae L. (Insecta, Lepidoptera). Cell and tissue research, 240(2), 333-342.

NILIC, A., LINTNER, M. (2009): Wozu sind sie gut? – Labialpalpen bei neotropischen Schmetterlingen. Unpublizierte Seminararbeit Projektpraktikum Tropenbiologie in Costa Rica, 1-14.

PENZ, C. M., KRENN, H. W. (2000): Behavioral adaptations to pollen-feeding in Heliconius butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae): an experiment using Lantana flowers. Journal of Insect Behavior, 13(6), 865-880.

REUTER, E. (1896): Über die Palpen der Rhopaloceren: ein Beitrag zur Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Tagfaltern. Scientiarum Fennice, 22(1), 1-549.

STANGE, G. (1997): Effects of changes in atmospheric carbon dioxide on the location of hosts by the moth, Cactoblastis cactorum. Oecologia, 110(4), 539-545.

THOM, C., GUERENSTEIN, P. G., MECHABER, W. L., HILDEBRAND, J. G. (2004): Floral CO2 reveals flower profitability to moths. Journal of chemical ecology, 30(6), 1285-1288.

WAHLBERG, N., LENEVEU, J., KODANDARAMAIAH, U., PEÑA, C., NYLIN, S., FREITAS, A. V., BROWER, A. V. (2009): Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 1-8.

7. Zusammenfassung

Die neotropischen Falter der Gattung *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae) sammeln an Blüten Nektar und Pollen. Diese Tagfalter entwickelten eine einzigartige Technik, Pollen aktiv zu sammeln und anschließend essentielle Inhalts- sowie Nährstoffe von den Pollenkörnern zu extrahieren und zu nutzen.

Diese Arbeit untersucht die Labialpalpen von *Heliconius melpomene* und analysiert, ob es Besonderheiten gibt, die im Zusammenhang mit dieser außergewöhnlichen Form der Nahrungsaufnahme interpretiert werden können. Die Morphologie verschiedener Arten der Gattung *Heliconius* wurde mit nahverwandten nicht Pollen fressenden Arten aus der Unterfamilie Heliconiinae sowie mit Vertretern anderer Unterfamilien der Nymphalidae verglichen. Die Analysen wurden mit dem Lichtmikroskop als auch mit dem Rasterelektronenmikroskop durchgeführt.

Die Schmetterlinge der Gattung *Heliconius* zeigen alle eine gleiche Morphologie und Verteilung der Borstensensillen und Setae. Ebenso fehlt das Pit-Organ an der Spitze des 3. Glieds. Die Labialpalpen sind bei allen Pollenfressern zylindrisch und leicht in orbitale Richtung gebogen.

Vom Aufbau der Morphologie sind alle analysierten Labialpalpen der Nymphalidae ähnlich, jedoch konnten bei der Form, der Verteilung und der Längen der Sensillen sowie der Setae Unterschiede zwischen den Arten festgestellt werden.

Durch die besondere Anordnung der Setae bei *Heliconius* ist es wahrscheinlich, dass sich die Pollenfresser mit den leicht gebogenen, orbital stehenden Setae über die Augen wischen und Pollen oder Schmutzpartikel durch eine Wischbewegung der Labialpalpen entfernen.

8. Abstract

The neotropical butterflies of the genus *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae) feed on nectar and pollen from flowers. They developed a unique technique to collect pollen and extract essential nutrients out of the pollen grains.

This study is focused on the labial palps of the butterfly *Heliconius melpomene* and investigates if there are any special features in relation to the extraordinary feeding behaviour. The morphology of the labial palpus of representatives of the genus *Heliconius* was compared with closely related non-pollen feeding species of the subfamily Heliconiinae and with representatives of other subfamilies within the family of Nymphalidae.

The labial palps, the shape and lengths of the different segments were measured. Furthermore several structures of bristles and sensilla were analysed. For investigating labial palps, their bristles and sensilla, light microscopy and scanning electron microscopy were used.

The butterflies of the genus *Heliconius* shows the same fundamental morphology and distribution of sensilla and setae. On the tip of the third segment there is no pit organ. The labial palps of pollen-feeding Lepidoptera show a cylindrical shape and are slightly curved in orbital direction. The fundamental morphology of the labial palps of other subfamilies is similar to that of Heliconiinae. There are only differences in the shape, length and distribution of sensilla and setae.

It is hypothesized that labial palps of *Heliconius* butterflies could help to wipe away pollen grains with orbital setae from compound eyes.