©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Beitr. Ent. · Band 19 · 1969 · H. 1/2 · S. 289–301 · Berlin

Universität Erlangen-Nürnberg
Zoologisches Institut
Erlangen

IVAR HASENFUSS

Zur Homologie der Borstenmusterelemente der Larven-Kopfkapsel einiger monotrysischer Lepidoptera

Mit 7 Textfiguren

Das reguläre Borstenmuster der Kopfkapsel (das sogenannte craniale reguläre Borstenmuster) besteht aus zweierlei primären (das heißt bereits im 1. Larvalstadium auftretenden) mechanorezeptorischen Sensillen, den mit einem mehr oder minder langen Borstenschaft versehenen „echten Borsten" und den als „Poren" bezeichneten Sensilla campaniformia. Wie auch die regulären Borstenmuster der übrigen Körperoberfläche stimmen diese cranialen Muster bei den Lepidopterenlarven so weitgehend überein, daß eine Homologisierung und einheitliche Benennung ihrer (homologen) Elemente im allgemeinen keine besonderen Schwierigkeiten bietet[1] und man von einem generellen Borstenmuster der Lepidopterenlarven sprechen kann. (Allgemeine Problematik, zusammenfassende Übersicht, Bedeutung für die Systematik der Larven und Literatur bei HASENFUSS, 1963.) Unsere Kenntnis des cranialen Borstenmusters der Lepidopterenlarven beruht allerdings fast ausschließlich auf dem Studium von Formen der Ditrysia, die als die mehr apomorphe (abgeleitete) Gruppe der Lepidoptera anzusehen ist und auch die weit überwiegende Mehrzahl der Vertreter dieser Ordnung umfaßt. Das sehr charakteristische craniale Borstenmuster eines Vertreters der Ditrysia ist in Fig. 1 dargestellt, aus der auch die gegenwärtig gebräuchliche Benennung der Borsten und Poren (nach HINTON, 1946) im einzelnen zu entnehmen ist. (Ein großer lateinischer Buchstabe bezeichnet die Musterelementgruppe, die einzelnen Elemente sind durch Anhängen eines Index an das Gruppensymbol — bei Borsten eine arabische Ziffer, bei Poren ein kleiner lateinischer Buchstabe — gekennzeichnet.)

Erst HINTON (1946) hat in seiner wichtigen Arbeit über die Borstenmuster der Lepidopterenlarven auch die cranialen Borstenmuster einiger der gegenüber den Ditrysia mehr plesiomorphen (ursprünglicheren) monotrysischen Formen genauer berücksichtigt, zum Teil detailliert abgebildet (so jeweils eine Art der Gattungen *Eriocrania*, *Hepialus* und *Adela*)

[1] Starke Abweichungen vom allgemeinen Schema des regulären Borstenmusters finden sich lediglich bei vielen minierenden Formen, bei denen außer den Beinen und Stemmata auch die Borstenmuster mehr oder weniger stark reduziert sein können, und bei den im wesentlichen frei an ihrer Nahrungspflanze lebenden stark „behaarten" Raupen, bei denen das reguläre Muster durch einen starken Besatz zusätzlicher irregulärer Borsten verdeckt wird.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

und die Homologie der Musterelemente mit denjenigen der Ditrysia angegeben. Er fand, daß bei den im übrigen grundsätzlich übereinstimmenden Borstenmustern der monotrysischen Formen und der Ditrysia der folgende prinzipielle Unterschied besteht: In der genalen Region der Kopfkapsel ist bei den Ditrysia außer der Pore *Ga* stets nur eine mikroskopische (sehr kleine) Borste, die *G1*, vorhanden (Fig. 1a); bei den monotrysischen Formen kommt jedoch in der Nachbarschaft dieser beiden Elemente stets noch eine weitere mikroskopische Borste vor, die HINTON als eine zweite genale Borste (*G2*) gedeutet hat und die kein Homologon im Borstenmuster der Ditrysia besitzen soll (Fig. 2a und 4a, die 2. genale Borste entspricht der hier mit *O3* bezeichneten Borste). Diese Interpretation HINTONS wurde auch von mir bei dem Versuch, die ancestralen Verhältnisse des Borstenmusters der Lepidopterenlarven abzuleiten, übernommen und entsprechend ausgewertet (HASENFUSS, 1963).

Eine erneute vergleichende Untersuchung der Larven verschiedener monotrysischer Formen[2], die das Ziel hatte, einige noch bestehende Unsicherheiten in der Ausdeutung der cranialen Borstenmuster der in mancher Beziehung (als Imagines) sehr plesiomorphen und daher besonders interessanten (allerdings als Larven durch ihre blattminierende Lebensweise stärker abgewandelten) Eriocraniidae zu beseitigen, führte jedoch zu dem Ergebnis, daß die vordere der genalen Borsten entgegen der Auffassung HINTONS mit der Borste *O3* der Ditrysia homolog ist und daß infolgedessen die cranialen Borstenmuster der monotrysischen Formen keine grundsätzlich anderen Musterelemente aufweisen als die Ditrysia. Dies soll im folgenden näher begründet und die sich daraus ergebenden, zum Teil umfangreichen Korrekturen in der Benennung der cranialen Borstenmusterelemente der untersuchten monotrysischen Formen angegeben werden.

Diskussion der grundsätzlichen Homologieverhältnisse

Das craniale Borstenmuster der Adelidae, Incurvariidae[3] und Hepialidae

Nach der Größenordnung der Borsten lassen sich auf der Kopfkapsel der Lepidopterenlarven zwei Zonen unterscheiden:

1) die Zone der Mikroborsten, die am Hinterrand der Kopfkapsel liegt, in der sämtliche Borsten sehr klein sind,

2) die davor befindliche Zone der Makroborsten, mit mehr oder weniger langen, makroskopischen Borsten.

Bereits HINTON (1946) hat darauf hingewiesen, daß die Ausdehnung der Zone der Mikroborsten sehr unterschiedlich sein kann; sie entspricht etwa dem Gebiet der Kopfkapsel, das beim Zurückziehen des Kopfes in den Prothorax von der Cervicalhaut berührt wird.

[2] Es wurden die Larven von *Eriocrania rubroaurella* HAWORTH, *E. semipurpurella* STEPHENS, *Dyseriocrania fastuosella* ZELLER, einiger Arten der Nepticulidae, *Adela degeerella* LINNAEUS, *Hepialus humuli* LINNAEUS, *H. sylvinus* LINNAEUS, *Tischeria marginea* HAWORTH, *T. angusticolella* DUPONCHEL und einer weiteren *Tischeria* spec. (*dodonaea* STAINTON oder *ekebladella* BJERKANDER?) untersucht. Die Determination der blattminierenden Larven erfolgte nach HERING (1957) an den Minen. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden die Kopfkapseln nach Mazerierung in KOH in Glyzerin übergeführt.

[3] Von mir wurde nur *Adela degeerella* LINNAEUS untersucht, doch stimmen die cranialen Borstenmuster von *Incurvaria trimaculella* HÜBNER nach den Abbildungen von LUNDBLAD (1930) und von *Paraclemensia acerifoliella* FITCH (Incurvariidae) nach ROSS (1958) so weitgehend überein, daß das hier für *Adela* gesagte auch für die Incurvariidae zutrifft.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Daraus ließ sich schließen, daß die Mikroborsten Propriorezeptoren sind, während die langen Borsten der Zone der Makroborsten offenbar taktile Funktion haben.

Im Gegensatz zu diesen Unterschieden in der Ausdehnung der Zonen ist die Grenze zwischen den beiden Zonen relativ zum Borstenmuster bemerkenswert konstant, wenn wir von den extrem abweichenden Verhältnissen bei den Minierern absehen. Normalerweise befinden sich bei den Ditrysia die Vertexborsten *V1*, *V2* und *V3* (mit der Pore *Va* fast immer zwischen *V2* und *V3*) und die genale Borste *G1* (mit der benachbarten Pore *Ga*) in der Zone der Mikroborsten, alle übrigen (davor gelegenen) Musterelemente jedoch im Bereich der Makroborsten (Fig. 1). Offensichtlich durch diese relative Konstanz in der Verteilung der Borsten auf die beiden Zonen bei nicht minierenden Formen wurde HINTON zur Schlußfolgerung geführt, daß eine Homologie von Musterelementen, die bei verschiedenen nicht minierenden Formen in verschiedenen Zonen liegen, auszuschließen ist. Da bei sämtlichen bisher untersuchten nicht minierenden ditrysischen und monotrysischen Formen in der genalen Region stets eine beziehungsweise zwei mikroskopische Borsten vorhanden sind, führte diese Konzeption zum Resultat, daß die zweite genale Borste der monotrysischen Formen ein diesen Formen eigentümliches Musterelement darstellt, das kein Homologon bei den Ditrysia besitzt.

Doch bereits bei den Ditrysia, bei denen die Homologieverhältnisse klar liegen, lassen sich Fälle finden, in denen die Fixierung der Grenze zwischen den beiden Zonen relativ zum Borstenmuster (allerdings im Vertexbereich) durchbrochen ist.

So sind zum Beispiel bei den *Yponomeuta*-Arten nur die mehr caudal gelegenen Borsten *V2* und *V3* mikroskopisch, während die *V1* hier sehr lang ist und sich somit in der Zone der Makroborsten befindet (Fig. 3); das gleiche gilt auch für die Pyralide *Bradyrrhoa gilveolella* TREITSCHKE (nach OBRAZTSOV, 1933). Andererseits ist bei den Vertretern der Psychidae (DAMPF, 1910, GALLIKER, 1958)[4] ähnlich wie bei den monotrysischen Adelidae (Fig. 2) und Incurvariidae (*Paraclemensia acerifoliella* — nach ROSS, 1958, *Incurvaria trimaculella* — nach LUNDBLAD, 1930) die der *V1* benachbarte, sonst makroskopische Borste *P2* mikroskopisch. Die Verschiebbarkeit der Grenze zwischen den beiden Zonen relativ zum Borstenmuster wird überdies sehr prägnant durch die bisher aus der Betrachtung ausgeklammerten minierenden Formen demonstriert: Bei vielen Blattminierern sind offenbar in Anpassung an die Lebensweise im flachen Raum der Mine und der damit verbundenen starken Retrahierbarkeit des Kopfes längere taktile Borsten nur noch am Vorderrand und an den Seiten der Kopfkapsel vorhanden, alle übrigen Borsten sind mikroskopisch klein geworden (so zum Beispiel bei *Eriocrania*, auch *Tischeria*, siehe Fig. 5 und 6).

Diese Beispiele zeigen, daß Verschiebungen der Grenze zwischen den beiden Zonen (im Bereich des Vertex auch bei nicht minierenden, „normal" gestalteten Formen) bei den Lepidopterenlarven durchaus vorgekommen sind und daß folglich die Größenordnung der Borsten allein kein hinreichend sicheres Indiz für den Ausschluß von Homologien abgibt. Eine Verschiebung des Grenzverlaufes der Zonen könnte im Laufe der Evolution ja auch in der genalen Region

[4] In meiner älteren Arbeit (HASENEUSS, 1963) ist versehentlich die *P2* bei den Psychidae als fehlend angegeben; sie ist hier vorhanden, jedoch mikroskopisch.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

stattgefunden haben. Infolgedessen liegt eine Homologie der vorderen genalen mikroskopischen Borste der monotrysischen Formen mit einer makroskopischen der Ditrysia (und es kommt hierfür nur die der *G*-Gruppe am engsten benachbarte Borste *O3* in Betracht) durchaus im Bereich des Möglichen. Zur Entscheidung der Frage, ob tatsächlich eine Homologie vorliegt, müssen andere Strukturmerkmale dieser Borsten (insbesondere ihre Lagebeziehungen im Gefüge des Borstenmusters) herangezogen werden. Dabei ist davon auszugehen, daß zur Klärung dieses Problems nur Formen mit „normaler", nicht durch die minierende Lebensweise abgewandelter Kopfkapsel geeignet sind, da aus weiter unten dargelegten Gründen die Homologisierung der cranialen Borstenmusterelemente bei Minierern zum Teil recht schwierig und selbst mit Unsicherheiten behaftet ist. Von den untersuchten monotrysischen Formen erfüllen nur die Larven der Adelidae, Incurvariidae und Hepialidae diese Voraussetzung, denen wir uns also zunächst zuwenden müssen.

Die genauere vergleichend morphologische Analyse der cranialen Borstenmuster zeigt nun, daß die vordere genale Borste der Adelidae, Incurvariidae und Hepialidae tatsächlich hinreichend sicher als mit der *O3* der Ditrysia homolog anzusehen ist, und zwar aus folgenden Gründen.

1. Die zur Diskussion stehenden Borsten befinden sich im gleichen Lagebereich zwischen *O2*, *SO3* und *G1* und sind die der *G1* am engsten benachbarten Borsten (vgl. Fig. 1a, 4a). Zwar sind bei den Adelidae (Fig. 2a) und Incurvariidae diese Borsten der *G1* sehr stark genähert, was nicht der normalen Lage der *O3* bei den Ditrysia entspricht, doch ist hierin keine prinzipielle Abweichung zu sehen. Eine enge Nachbarschaft der *O3* und *G1* kommt nämlich gelegentlich auch bei den Ditrysia vor (zum Beispiel im 1. Larvalstadium von *Pieris*) und ist auch nicht für alle monotrysischen Formen typisch. So steht bei *Hepialus* die hier als *O3* gedeutete Borste mehr oder weniger in der Mitte zwischen *SO3* und *G1*, wie dies auch bei den Ditrysia der Fall zu sein pflegt. (Entsprechende Unterschiede in der Lage der hier als *O3* betrachteten Borste finden sich auch bei den weiter unten behandelten, allerdings minierenden Tischeriidae: bei der Artengruppe um *Tischeria ekebladella* BJERKANDER ist diese Borste der *G1* sehr stark genähert, bei der Gruppe um *Tischeria marginea* HAWORTH jedoch sehr weit entfernt — Fig. 7b, 6a.) Es läßt sich somit sagen, daß die Flexibilitätsgrenzen der Lage[5] der vorderen genalen Borste bei den monotrysischen Formen und der *O3* bei den Ditrysia im wesentlichen übereinstimmen.

2. Infolge dieser übereinstimmenden Flexibilitätsgrenzen kann die Existenz einer nur den monotrysischen Formen eigentümlichen Borste *G2* nur an Fällen aufgezeigt werden, in denen eine *G2* gleichzeitig neben der *O3* nachweisbar ist. Solche Fälle liegen jedoch entgegen HINTONS Auffassung nicht vor.

Bei den Incurvariidae und Adelidae (Fig. 2a), bei denen die Homologieverhältnisse sehr klar sind, fehlt die sonst sehr stabile Borste *O3*, wenn man die vordere genale Borste mit HINTON als *G2* interpretiert — es liegt daher ohnehin sehr nahe, sie mit der *O3* der Ditrysia zu homologisieren.

Bei *Hepialus* sind die Verhältnisse komplizierter. Hier treten insgesamt auch ebenso viele Borsten auf wie bei den Ditrysia (nur die Anzahl der Poren ist vermindert), doch stehen im Vertexbereich nur zwei mikroskopische Borsten (bei den Ditrysia normalerweise drei) und dafür im genalen Bereich ebenfalls zwei mikroskopische Borsten. Da die Anzahl der taktilen Borsten bei *Hepialus* und den Ditrysia übereinstimmen, lag es nach HINTONS

[5] Die Flexibilitätsgrenzen sind durch die extremsten anzutreffenden Ausbildungsformen eines Strukturmerkmals definiert (HASENFUSS, 1963).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Konzeption nahe, nur diese miteinander zu homologisieren, was zur Schlußfolgerung führte, daß bei *Hepialus* neben der *O3* auch eine *G2* existiert und eine der *V*-Borsten (V_1) fehlt (Fig. 4, HINTONS Bezeichnungen sind in Klammern angegeben). Der Vergleich mit den im dorsalen Bereich sehr ähnlichen Verhältnissen von *Yponomeuta* (Fig. 3) zeigt jedoch, daß die oral von der *V2* befindliche lange taktile Borste sicher nicht die *P2*, sondern offensichtlich die *V1* ist, die hier ebenfalls in der Zone der Makroborsten liegt. Führt man weiterhin die Homologisierung der übrigen cranialen Musterelemente folgerichtig durch, dann erhält man die in Fig. 4 angegebenen, gegenüber HINTONS Darstellung erheblich abweichenden Zuordnungen, und hinsichtlich der *O3* entsteht dann die gleiche Situation wie bei den Adelidae und Incurvariidae: *O3* und *G2* kommen tatsächlich nicht nebeneinander vor. Daß die hier angegebenen Zuordnungen korrekt sind, erhellt daraus, daß nunmehr das craniale Borstenmuster von *Hepialus* sich wesentlich besser in das Schema des Borstenmusters der Ditrysia einfügt, als es nach HINTONS Homologieauffassung der Fall ist. So ist jetzt auch bei *Hepialus* die *O2* die längste der *O*-Borsten, wie es für die übrigen Lepidoptera typisch ist; die *O1* nimmt ihre normale Lage im Bereich der Stemmata ein und ist nicht mehr extrem weit an eine Stelle vorgerückt, wo sich gewöhnlich die *A1* befindet; und auch die *A3* steht nicht mehr der *P*-Gruppe so ungewöhnlich nahe, sondern wie auch sonst mehr den Stemmata genähert. (*Hepialus* unterscheidet sich im cranialen Borstenmuster von den übrigen Lepidoptera wesentlich nur noch in den folgenden Merkmalen: eine Anzahl von Poren — *AFa*, *Aa*, *Pa*, *Oa* und *Ga* — fehlen, *Fa* steht lateral von *F1*, und *V1* ist ähnlich wie bei manchen Ditrysia makroskopisch.)

Aus der übereinstimmenden Lage und aus dem Umstand, daß in allen bekannten Fällen nicht minierender Raupen die Borsten *O3* und *G2* nicht nebeneinander vorkommen, folgt mit einem hinreichenden Sicherheitsgrad, daß die vordere genale Borste der monotrysischen Formen mit der taktilen *O3* der Ditrysia homolog ist. Andernfalls müßte angenommen werden, daß eine sehr stabile Borste der monotrysischen Formen (die vordere genale Borste *G2*) bei den Ditrysia durch eine andere sehr stabile Borste — *O3* — in gleicher Lage ersetzt wurde, was angesichts der bis ins Detail gehenden Übereinstimmung der Borstenmuster sehr unwahrscheinlich ist. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die monotrysischen Formen keine prinzipiell anderen Musterelemente aufweisen als die Ditrysia — eine besondere *G2* ist nicht vorhanden. Der einzige durchgehende Unterschied besteht darin, daß bei den monotrysischen Formen die Borste *O3* in der Zone der Mikroborsten liegt (offenbar der plesiomorphe Zustand), während die *O3* bei den Ditrysia zu einer taktilen Borste umgewandelt worden ist (eine Synapomorphie der Ditrysia). In diesem Sinne sind auch die Angaben über die Phylogenie des Borstenmusters in meiner früheren Arbeit (HASENFUSS, 1963, Seite 268) zu korrigieren.

Das craniale Borstenmuster der Eriocraniidae

Nach Klärung der grundsätzlichen Homologieverhältnisse seien hier auch die cranialen Borstenmuster der minierenden Larven der Eriocraniidae und Tischeriidae dargestellt. Auch diese Borstenmuster geben keinen Anlaß, an der oben durchgeführten Homologisierung zu zweifeln — sie fügen sich im Prinzip durchaus in das generelle Schema ein. Allerdings steht man bei der Bearbeitung minierender Formen häufig vor den folgenden (manchmal sehr erheblichen) Schwierigkeiten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

1. Das Muster kann mehr oder weniger stark zurückgebildet sein: das Fehlen von Musterelementen ist häufig. Die Reduktion kann dabei so stark sein, daß eine Homologisierung der Musterelemente nicht mehr durchführbar ist, wie beispielsweise bei den ebenfalls untersuchten Nepticulidae, bei denen nur noch einige wenige Borsten und Poren ausgebildet sind — die Nepticulidae können hier daher nicht berücksichtigt werden.

2. Im Zusammenhang damit steht oft auch eine erhöhte Variabilität der Lage der Musterelemente, die sich darin zeigen kann, daß die beiden Seiten des gleichen Individuums erhebliche Unterschiede aufweisen (vgl. zum Beispiel Fig. 5a). Es müssen daher in solchen Fällen viele Exemplare untersucht werden, um ein „durchschnittliches Muster" ermitteln zu können.

3. In Anpassung an die minierende Lebensweise ist sehr häufig ein Teil der makroskopischen Borsten in mikroskopische umgewandelt, wodurch die oft charakteristischen Größendifferenzen als Homologisierungshilfe wegfallen. Außerdem ist es oft (wie bei den Eriocraniidae) sehr schwer, die Borsten mit ihren winzigen Borstenschäften (die überdies auch abgebrochen sein können!) mit Sicherheit von Poren zu unterscheiden.

Aus den insbesondere unter zwei und drei genannten Gründen war die bisherige Kenntnis des Borstenmusters der Eriocraniidae mit erheblichen Unsicherheiten behaftet, die durch die sorgfältige Untersuchung eines individuenreichen Materials der Arten *Dyseriocrania fastuosella* ZELLER, *Eriocrania semipurpurella* STEPHENS und *E. rubroaurella* HAWORTH behoben werden konnten. Die Art und Lage der Musterelemente bei diesen Arten ist praktisch identisch, wenn man die recht hohe intraspezifische Variabilität der genauen Lage der Musterelemente berücksichtigt. Es sind jedoch nicht bei allen Arten sämtliche Borsten und Poren vorhanden. Den vollständigsten Satz an Musterelementen besitzt noch *E. rubroaurella*, deren Borstenmuster daher dieser Darstellung zugrunde gelegt wird (Fig. 5).

Das Muster der clypeofrontalen und adfrontalen Region (*C*-, *F*-, *AF*-Elemente) entsprechen dem generellen Muster der Lepidopterenlarven. Einzigartig unter den Lepidoptera ist bei den Eriocraniidae jedoch der Verlauf der dorsalen Bruchnaht, die statt mediad des oberen Mandibelgelenkes den Vorderrand der Kopfkapsel zu erreichen, in einem Bogen lateral zum Antenneneinschnitt zieht; dadurch kommt die Borste *A1* auf den von den Bruchnähten begrenzten Adfrontalia zu liegen. Bemerkenswert ist auch die Lage der *AFa* auf den Bruchnähten selbst (so bei den von mir untersuchten Arten und auch bei *Eriocrania sparrmannella* BOSC D'ANTIC nach der Abbildung bei GRANDI, 1933). Die am Vertex und lateral von den Adfrontalia befindlichen Musterelemente sind ungefähr in einer Reihe angeordnet, wobei drei Gruppen mehr oder weniger klar gegeneinander abgesetzt sind, die zweifellos den Gruppen im generellen Borstenmuster entsprechen. Am weitesten distal befindet sich die Gruppe *A* (mit *A2*, *A3* und *Aa*-Stellung zueinander sehr variabel!), dann folgt *P* (mit *P1*, *P2*, *Pa* und *Pb* — die Poren in der Stellung außerordentlich variabel, *Pb* mehr medial oder proximal als *Pa*) und schließlich die Gruppe *V* (mit zwei Borsten und der dahinter gelegenen Pore *Va*). Die *V*-Borsten lassen sich nicht sicher identifizieren, da die Pore *Va* bei Minierern (wie zum Beispiel bei *Tischeria*, Fig. 6b, 7a) atypisch hinter den *V*-Borsten liegen kann und bei den Eriocraniidae eine dieser Borsten konstant fehlt. Hier wird angenommen, daß die *V1* und *V2* vorhanden sind und die *V3* fehlt.

Die nahe dem Antenneneinschnitt befindliche lange Borste ist zweifellos *O1*. Auf der Ventralseite ist die *SO*-Gruppe typisch ausgebildet: *SO3* ist wie bei der Mehrzahl der Lepidoptera die längste und *SO2* die kürzeste Borste dieser Gruppe, außerdem sind eine bis drei (bei *E. rubroaurella* zwei) *SO*-Poren vorhanden, die nicht benannt worden sind. Proximal folgt hierauf eine Reihe von Musterelementen, die sich offensichtlich aus dem Rest der *O*-Gruppe

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

und der *G*-Gruppe zusammensetzt: zuhinterst *Ga* und *G1* (*Ga* auch oft hinter *G1*), davor *O3*, *O2* und *Oa*. Die lateral befindliche Borste ist *L1* mit der dahinter gelegenen Pore *La*.

Merkwürdigerweise befinden sich lateral einige weitere porenartige Gebilde, von denen gegebenenfalls nur eines einer Pore des generellen Musters zugeordnet werden kann, die übrigen Elemente besitzen mit Sicherheit kein Homologon im generellen Borstenmuster. In Anbetracht des Umstandes, daß bei den Eriocraniidae jederseits nur ein wohlausgebildetes Stemma vorhanden ist (offenbar Stemma 5, Fig. 5b), liegt es nahe, diese überzähligen Poren als stark reduzierte Stemmata zu deuten, da infolge der bei den Minierern herrschenden Tendenz zur Reduktion nicht mit dem Auftreten zusätzlicher Musterelemente zu rechnen ist. Auch eine Beobachtung von HACKMANN (1942) spricht für diese Deutung; er fand bei einem Schnittpräparat von *E. semipurpurella* eine feine Abzweigung des Nervus stemmaticus, von der anzunehmen ist, daß sie zu einem Stemmarest führt. Die in Fig. 5b mit *S1*, *S2* und *S3* bezeichneten Elemente werden als solche Stemmatareste angesehen. Ein weiteres bei *E. rubroaurella* vor der *O1* befindliches Element dürfte die sonst sehr stabile Pore *Ob* sein, die sich im generellen Muster vor beziehungsweise zwischen den Stemmata 3 und 4 befindet (vgl. Fig. 1a, 2a und 4a). Es ist allerdings nicht sicher, ob bei *E. rubroaurella*, wie in Fig. 5 angegeben, das vordere der beiden vor *O1* gelegenen Elemente tatsächlich die Pore und das hintere Element der Stemmarest ist, oder ob sich die Sachlage umgekehrt verhält. Bei den übrigen von mir untersuchten Arten und auch bei einer *Eriocrania* spec. (wahrscheinlich *E. sangi* WOOD), die von HINTON (1946) abgebildet worden ist, fehlt das vordere dieser Elemente. Bei *E. semipurpurella* fehlen außerdem *A1*, *AF2* und bei *Dyseriocrania fastuosella A1*, *La*, *SO3* und *S1*.

Von den bisher in der Literatur angegebenen brauchbaren Darstellungen des cranialen Borstenmusters von Arten der Eriocraniidae sind die Abbildungen einer *Eriocrania* spec. (wahrscheinlich *E. sangi* WOOD) bei HINTON (1946) und von *E. sparrmannella* nach GRANDI (1933, ohne Benennung der Musterelemente) zu erwähnen. Im Vergleich zu meinen Befunden ergeben sich insofern Unterschiede, als es offenbar bei beiden Autoren infolge der zum Teil sehr schwierigen Unterscheidbarkeit von Borsten und Poren zu Verwechslungen zwischen diesen beiden Musterelementarten gekommen ist. GRANDI hat für *E. sparrmannella* sämtliche Musterelemente dargestellt, die auch ich bei *E. rubroaurella* gefunden habe (ausgenommen die Poren der *SO*-Gruppe und der vor *O1* befindlichen *Ob* und *S3*), nur sind *O2*, *O3*, *G1* als Poren und *Pb* und *Va* als Borsten angegeben.

In HINTONS Darstellung sind die sonst immer vorkommenden *AFa* und *Va* nicht angegeben, außerdem ist nur eine *SO*-Pore und nur eines der porenartigen Elemente *Ob* und *S3* vorhanden. Im übrigen stimmt das Borstenmuster mit dem in Fig. 5 angegebenen überein, nur daß bei HINTON die Poren *Aa* und *Oa* als Borsten interpretiert sind. Dadurch ergab sich eine von der hier gegebenen abweichende Benennung vieler Musterelemente, die nicht näher ausgeführt sei; es sei lediglich darauf hingewiesen, daß durch HINTONS Interpretation der *Oa* als *O2* die Borsten *O2* als *O3* und *O3* als *G2* angesehen werden konnten, wiederum scheinbar ein Fall der Existenz von *O3* und *G2* nebeneinander, der aber, wie im Falle *Hepialus*, nur auf einen Homologisierungsfehler zurückgeht.

Bei den Eriocraniidae können demnach sämtliche Elemente des generellen Borstenmusters vorkommen mit Ausnahme einer der drei *V*-Borsten, die offenbar stets fehlt. Bis auf die Borsten *SO1*, *SO2*, *SO3*, *O1*, *A1*, und *C2* sind alle Borsten mikroskopisch (lediglich *C1* und bei *E. rubroaurella* auch *AF1* können im Vergleich zu den anderen Mikroborsten noch verhältnismäßig lang sein).

Das craniale Borstenmuster der Tischeriidae

Die Larven der untersuchten Arten der Gattung *Tischeria* weisen eine sehr stark abgeflachte Kopfkapsel auf und gliedern sich in zwei sehr scharf unterschiedene Gruppen (GERASIMOV, 1937). Die Gruppe mit *Tischeria marginea* HAWORTH, *T. angusticolella* DUPONCHEL sowie (nach GRANDI, 1933) *T. heine-*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

manni WOCKE und *T. gaunacella* DUPONCHEL besitzen noch alle Abdominalbeine mit Häkchenbewaffnung, eine wenig abgewandelte Stellung der fünf (oder sechs ?) Stemmata (Fig. 6c) und verhalten sich somit in den Larvalmerkmalen wesentlich ursprünglicher als die Vertreter der zweiten Gruppe. Zu dieser gehört die untersuchte *Tischeria* spec. (entweder *T. ekebladella* BJERKANDER oder *T. dodonaea* STAINTON)[6], bei der die Beine der Abdominalsegmente zwei bis sechs völlig reduziert sind und die Stemmata eine abweichende Stellung zeigen (Fig. 7c).

Das sehr einheitliche craniale Borstenmuster der mehr plesiomorphen Gruppe ist am Beispiel von *T. marginea* in Fig. 6a—c dargestellt.

Die Homologie fast aller Musterelemente ergibt sich ohne Schwierigkeiten aus der Stellung zueinander und zu den Stemmata. Hervorzuheben ist, daß nur zwei *AF*-Elemente vorhanden sind (Pore *AFa* fehlt) und daß entweder *Pb* oder *Pa* (sehr wahrscheinlich *Pa*) und außerdem *Aa* fehlen. Problematisch ist nur das mit *S6* bezeichnete porenartige Element. Bei der Betrachtung von *T. marginea* allein läge es nahe, dieses Element als *Oa* anzusehen, doch scheint eine Abbildung von *T. gaunacella* bei GRANDI (1933) dafür zu sprechen, daß außer dem Element *S6* noch eine typische Pore zwischen *S6* und Stemma 1 vorkommen kann (Fig. 6d), die dann als *Oa* interpretiert werden müßte. Ähnlich wie bei den überzähligen porenartigen Gebilden der Eriocraniidae ist es nicht unwahrscheinlich, daß *S6* das stark reduzierte Stemma 6 darstellt.

Gegenüber den plesiomorphen Arten erscheint das Borstenmuster der untersuchten *Tischeria* spec. (Fig. 7) etwas reduziert: in der *AF*-Gruppe sind statt zwei Borsten nur eine Borste und eine Pore ausgebildet, *F1* ist in eine Pore umgewandelt (das heißt, der Borstenschaft ist völlig reduziert), *A2* fehlt völlig, *SO3* ist offenbar zu einer Pore reduziert, *Oa* hingegen vorhanden; die Stemmata 1 bis 5 sind in einem flachen Bogen auf der Dorsalseite angeordnet; das als Rest des Stemma 6 gedeutete Element *S6* scheint völlig zu fehlen, falls es nicht mit dem als *SO3* oder mit dem als *Oa* gedeuteten Element identisch ist (in diesem Falle würde *SO3* beziehungsweise *Oa* fehlen).

Insgesamt ist hervorzuheben, daß bei allen untersuchten *Tischeria*-Arten die Pore *Va* sich nicht zwischen *V2* und *V3*, sondern caudal von *V3* befindet, daß *La* oral oder caudal von *L1* gelegen sein kann und daß, wie bereits oben erwähnt, bei der Gruppe um *T. marginea* die mikroskopische Borste *03* von der *G1* weit entfernt, bei der mehr apomorphen *Tischeria* spec. jedoch der *G1* stark genähert ist.

Eine endgültige Klärung der Frage, ob es sich bei den als Stemmataresten angesehenen porenartigen Elementen *S* bei den Tischeriidae und Eriocraniidae tatsächlich um solche handelt, kann nur durch die Untersuchung der feineren Struktur oder der Innervierung dieser Musterelemente erfolgen.

Zusammenfassung

Es wird gezeigt, daß das Borstenmuster der Kopfkapsel von Larven der monotrysischen Formen der Lepidoptera keine prinzipiell anderen Musterelemente aufweist als das der Ditrysia. Die Annahme von HINTON (1946), daß bei den monotrysischen Formen eine Borste *G2* vorkommt, die den Ditrysia fehlt, konnte durch den hinreichend sicheren Nachweis der Homologie dieser Borste mit der Borste *O3* der Ditrysia nicht bestätigt werden. Die da-

[6] Die genaue Determination der Larven war weder nach den Minen noch nach dem Bestimmungsschlüssel der Larven von GERASIMOV (1937) völlig eindeutig möglich.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

durch bedingten, zum Teil umfangreichen Korrekturen in der Benennung der Musterelemente der Kopfkapsel der Adelidae, Incurvariidae und Hepialidae werden angegeben. Außerdem werden die an einem umfangreicheren Material erarbeiteten cranialen Borstenmuster der Eriocraniidae und Tischeriidae dargestellt.

Summary

It is shown that the pattern of bristles on the head capsule of larvae of the monotrysic forms of Lepidoptera has no pattern elements essentially different from that of the *Ditrysia*. The assumption made by HINTON (1946) that a bristle *G2* occurs in the monotrysic forms but is absent in the *Ditrysia* was not confirmed by the sufficiently certain proof of the homology of this bristle with the bristle *O3* of the *Ditrysia*. This involves partly extensive corrections in the nomenclature of the pattern elements of the head capsules of Adelidae, Incurvariidae and Hepialidae, which are given here. Finally the cranial bristle patterns of the Eriocraniidae and Tischeriidae are described which were derived from more comprehensive material.

Резюме

Показывается, что узор щетинок на головной капсуле у личинок Monotrysia не показывает принципиально другие элементы в отличие от Ditrysia. Предположение HINTONa (1946) что у Monotrysia находится щетина *G2*, которая отсутствует у Ditrysia, не оправдалось путём доказательства гомологии этой щетины с щетиной *G3* у Ditrysia. Даются все исправления названий элементов узора головной капсулы у Adelidae, Incurvariidae и Hepialidae. Излагаются на основе обширного материала краниальные узоры щетинок у Eriocraniidae и Tischeriidae.

Literatur

DAMPF, A., Zur Kenntnis gehäusetragender Lepidopterenlarven. Zool. Jb., Suppl., **12**, 513–605; 1910.

GALLIKER, P., Morphologie und Systematik der präimaginalen Stadien der schweizerischen *Solenobia*-Arten (Lep. Psychidae). Rev. suisse Zool., **65**, 95–184; 1958.

GERASIMOV, A., Zur Systematik der Raupen von *Stigmella* SCHRANK (*Nepticula* Z.) und *Tischeria* Z. (Lepid.). Entom. Rundsch., **55**, 89–91; 1937.

GRANDI, G., Morfologia ed etologia comparata di Insetti a regime specializzato. IV. La morfologia comparata di vari stati larvali di 30 Microlepidotteri minatori appartenenti a 15 generi ed a 11 famiglie. Boll. Lab. Ent., **5**, 143–307; 1933.

HACKMANN, W., Über Bau und Lage der Ozellen bei blattminierenden Schmetterlingsraupen. Acta zool. fenn., **34**, 1–37; 1942.

HASENFUSS, I., Eine vergleichend-morphologische Analyse der regulären Borstenmuster der Lepidopterenlarven. Studien zur Methodik der vergleichenden Morphologie der Borstenmuster und zur phylogenetischen Deutung der Abwandlungen der regulären Borstenmuster der Lepidopterenlarven. Z. Morph. Ökol. Tiere, **52**, 197–364; 1963.

HERING, E. M., Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschließlich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. 's-Gravenhage, 1185 pp.; 1957.

HINTON, H. E., On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. Trans. Roy. ent. Soc. London, **97**, 1–35; 1946.

LUNDBLAD, O., *Incurvaria trimaculella quadrimaculella* HÖFN. als Schädling der roten und schwarzen Johannisbeere in Nordschweden. (In Schwedisch, mit deutscher Zusammenfassung.) Medd. Centanst. försöksv. jordbr., **374**, Lautbrukent. avd., 59, 25 pp.; 1930.

OBRAZTSOV, N. S., Die Raupe von *Bradyrrhoa gilveolella* TR. (Pyral.). Mitt. Münch. Ent. Ges., **23**, 1–7; 1933.

ROSS, D. A., The Maple Leaf Cutter, *Paraclemensia acerifoliella* (FITCH) (Lepidoptera: Incurvariidae), Descriptions of Stages. Canad. Ent., **90**, 541–555; 1958.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

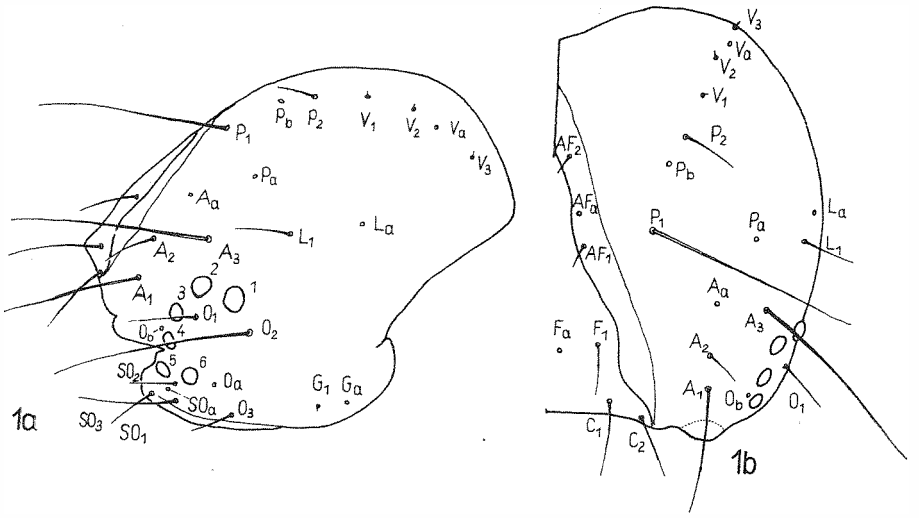


Fig. 1. *Ostrinia nubilalis* HÜBNER (Pyralidae): Kopfkapsel a) lateral, b) frontal (linke Hälfte)

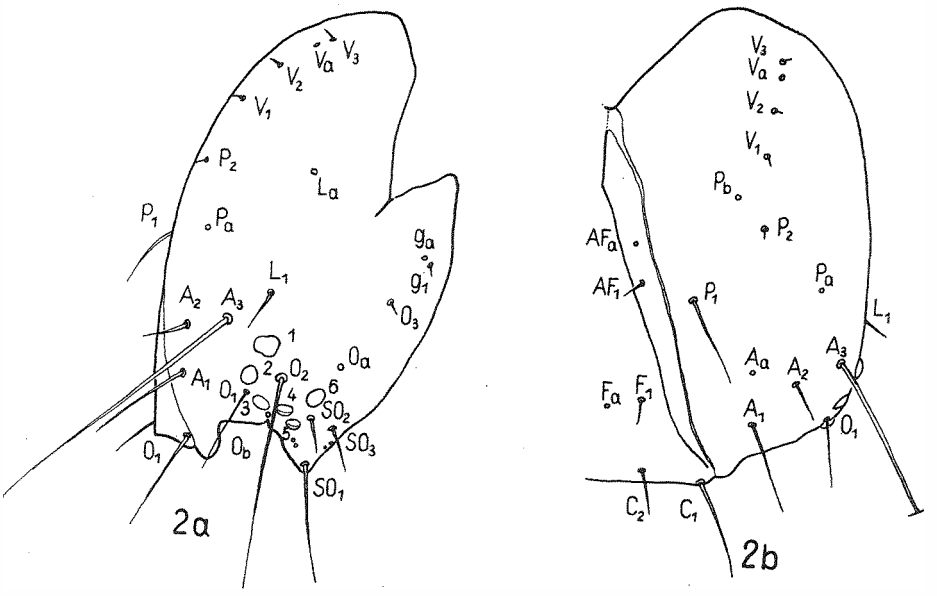


Fig. 2. *Adela degeerella* LINNAEUS: Kopfkapsel a) lateral, b) frontal (linke Hälfte)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Fig. 3. *Yponomeuta padella* LINNAEUS: linke Hälfte der Kopfkapsel dorsolateral

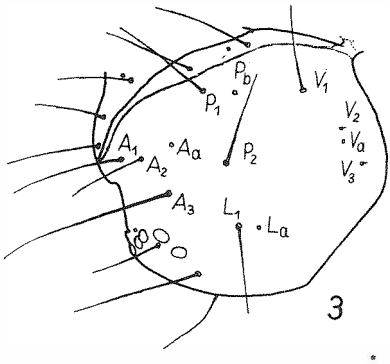
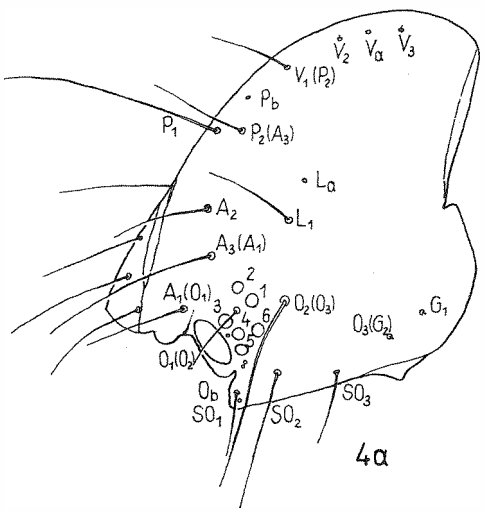
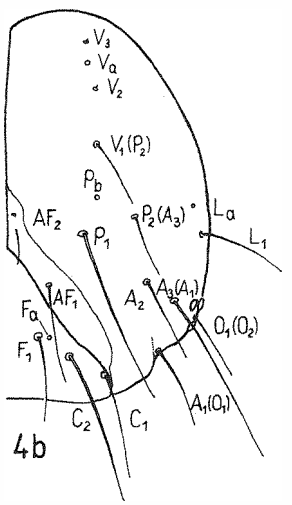
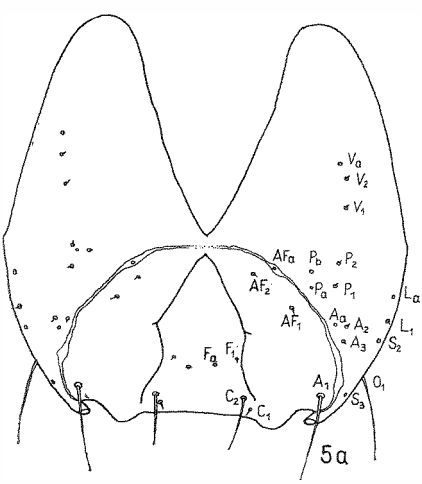


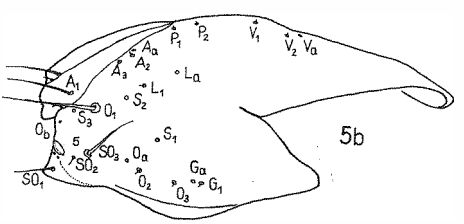
Fig. 4. *Hepialus humuli* LINNAEUS: Kopfkapsel a) lateral, b) frontal (linke Hälfte). Die Benennungen von HINTON (1946) sind in Klammern angegeben

Fig. 5. *Eriocrania rubroaurella* HAWORTH: Kopfkapsel a) dorsal, b) lateral









DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

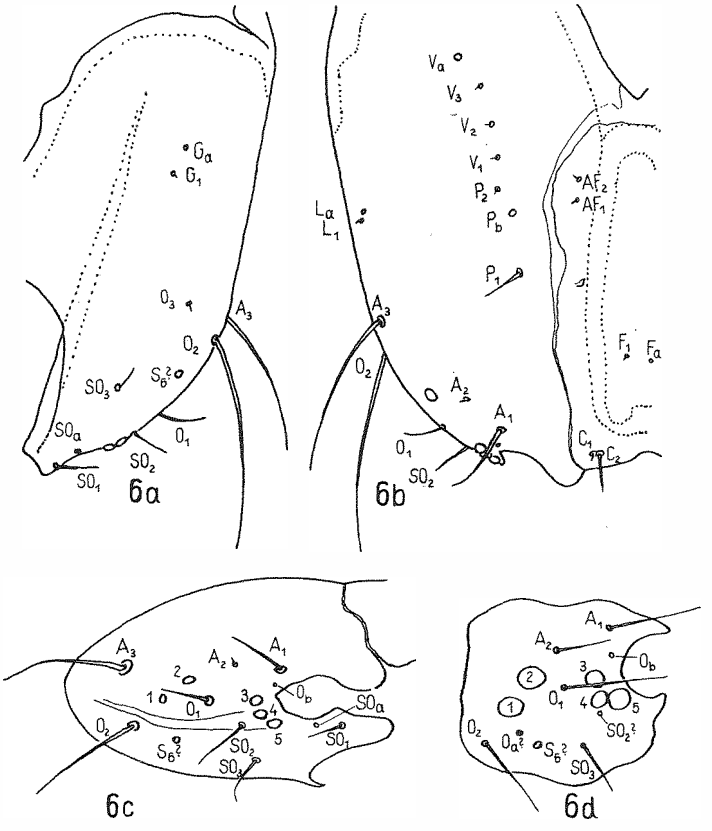


Fig. 6a—c. *Tischeria marginea* HAWORTH: rechte Hälfte der Kopfkapsel a) ventral, b) dorsal, c) von vorne. 6d) *Tischeria gaunacella* DUPONCHEL (nach GRANDI, 1933): rechte Stemmataregion

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

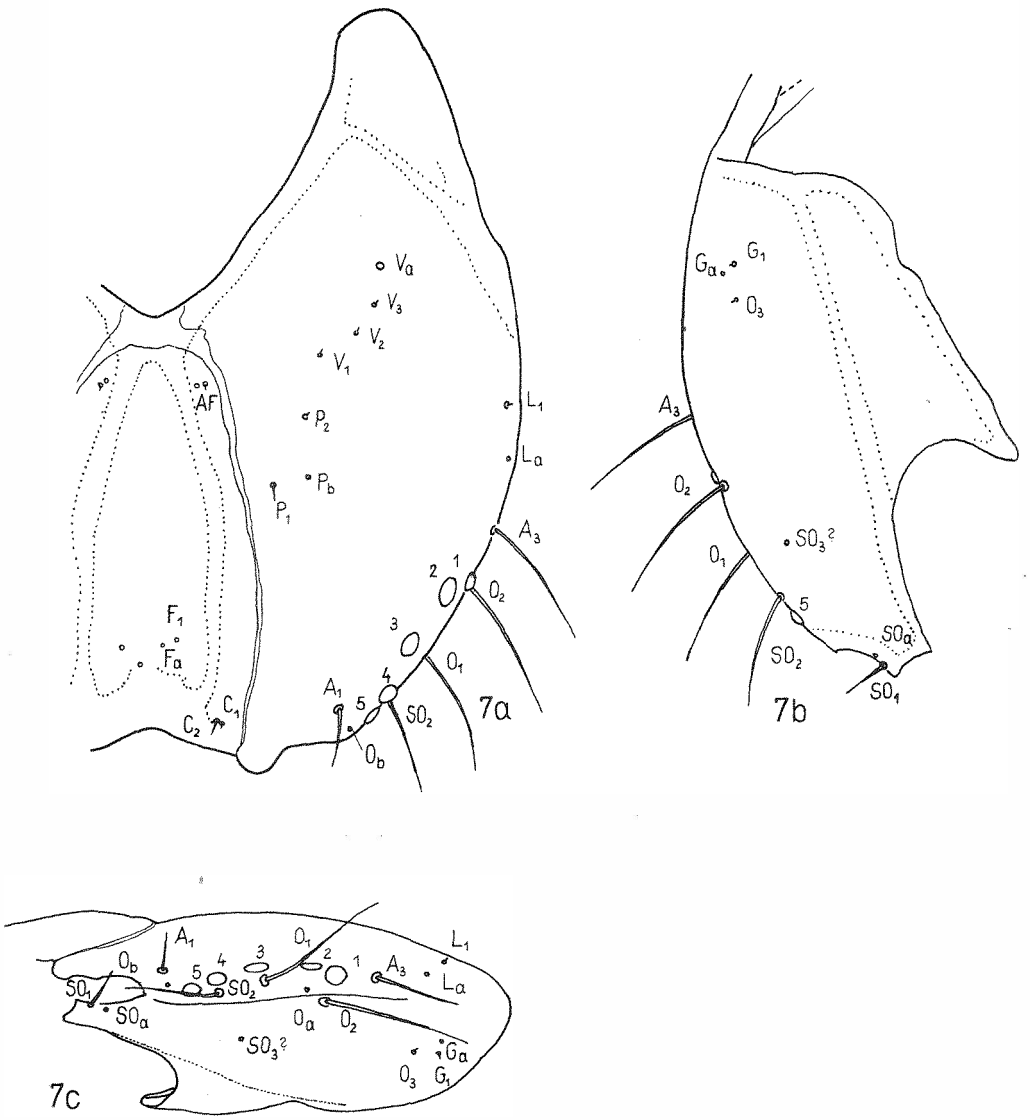


Fig. 7. *Tischeria* spec. (*ekebladella* BJERKANDER oder *dodonaea* STAINTON?): linke Hälfte der Kopfkapsel a) dorsal, b) ventral, c) von schräg vorn

DOI: 10.21248/contrib.entomol.19.1-2.289-301

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Hasenfuss Ivar

Artikel/Article: Zur Homologie der Borstenmusterelemente der Larven-Kopfkapsel einiger monotrysischer Lepidoptera. 289-301