



# *Entomofauna*

ZEITSCHRIFT FÜR ENTOMOLOGIE

---

Band 30, Heft 5: 61-104

ISSN 0250-4413

Ansfelden, 2. Jänner 2009

---

**Taxonomische Stellung der Gattungen *Panthea*, *Trichosea* und *Diloba* (Lepidoptera, Noctuoidea, „Pantheidae“ und Noctuidae) unter Berücksichtigung der stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den Lymantriidae**

**Anatoly A. STEKOLNIKOV & Wolfgang SPEIDEL**

## **Abstract**

The topography of the muscles in the terminal parts of the male and female abdomen of three species of Noctuoidea with unresolved phylogenetic positions, *Panthea coenobita*, *Trichosea ludifica* and *Diloba caeruleocephala*, were investigated. Additionally, the terminal abdominal muscles of *Lymantria monacha* (Lymantriidae) were comparatively studied, with the following results:

- The majority of muscle characters in the female ovipositor of Lymantriidae and “Pantheidae” represent the plesiomorphic character state. This is due to the functional and morphological conservation of the ovipositor in Lepidoptera.

- However, 2 synapomorphies were found for Lymantriidae and „Pantheidae“ in the female terminalia:

1 - the interapophysal position of the retractors of the apophyses of the 9th segment (M4) and

## 2 - the absence of the depressors of the anal papillae (M10).

The genesis of the terminal muscles of the ovipositor in Lymantriidae and „Pantheidae“ is demonstrated. It is shown that the depressors of the anal papillae (M10) and the dilators of the oviduct (M12) are homologous. The evolution of the valval muscles in male genitalia of the Noctuiformes (Noctuoidea s. l.) is briefly analysed.

- *Diloba caeruleocephala* turns out to be a primitive noctuid which cannot be attributed to any of the other subfamilies. The muscle system of the female terminalia represents a plesiomorphic character state connected with some autapomorphies. In the male genitalia of this species, tergal extensors of the valvae, m3 (2) could be found, representing a primitive state (plesiomorphy). Inside the Noctuiformes, these muscles are retained with certainty only in Oenosandridae and in a part of the Noctuidae, the Nolinæ series (Nolinæ, Chloephorinæ, Sarrothripinæ, etc.). No synapomorphies could be found for *Diloba caeruleocephala* and other groups of Noctuidae in the muscle system of the male genitalia. The monotypical subfamily Dilobinæ cannot be attributed to either quadrifine viz. trifine noctuids or the Nolinæ series: it holds an intermediate position.

The higher systematics of the Noctuiformes based on the recently published molecular genetic research is discussed and considerable conflicts were found which make an agreement with our results impossible.

## Zusammenfassung

Die Topographie der Muskeln in den terminalen Teilen des männlichen und weiblichen Abdomens von drei Noctuoidea-Arten mit unklarer verwandtschaftlicher Stellung, *Panthea coenobita*, *Trichosea ludifica* und *Diloba caeruleocephala*, wurde untersucht. Zusätzlich wurde die terminale Abdominalmuskulatur von *Lymantria monacha* (Lymantriidae) vergleichend studiert.

Die Autoren kamen zu folgenden Ergebnissen:

- Die Mehrheit der Muskelmerkmale im Legeapparat von Lymantriidae und „Pantheidae“ repräsentiert den plesiomorphen Zustand. Das entspricht dem funktionalen und morphologischen Konservatismus des Legeapparates bei Lepidoptera.
- Gleichzeitig wurden aber auch 2 Synapomorphien für Lymantriidae und „Pantheidae“ in den weiblichen Terminalien gefunden:
  - 1) - die interapophysale Lage der Apophysalretraktoren des 9. Segmentes (M4);
  - 2) - das Fehlen der Depressoren der Analpapillen (M10).

Die Genesis der Terminalmuskulatur des Legeapparates bei Lymantriidae und „Pantheidae“ wird dargestellt. Die Depressoren der Analpapillen (M10) und die Dilatoren des Oviducts (M12) erweisen sich als homolog. Die Evolution der Valvalmuskulatur in den männlichen Genitalien der Noctuiformes (Noctuoidea s. l.) wird kurz analysiert.

- *Diloba caeruleocephala* erweist sich als ursprüngliche Noctuide, die sich keiner der anderen Unterfamilien zuordnen läßt. Das Muskelsystem der weiblichen

Terminalien weist einen plesiomorphen Grundzustand in Verbindung mit einigen Autapomorphien auf. In den männlichen Genitalien dieser Art konnten tergale Extensoren der Valven – m3 (2) gefunden werden, was einen ganz ursprünglichen Zustand darstellt (Plesiomorphie). Unter den Noctuiformes sind diese Muskeln nur bei Oenosandridae und bei einem Teil der Noctuidae, der Nolinae- Serie (Nolinae, Chloephorinae, Sarrothripinae etc.) bestimmt erhalten geblieben. Irgendwelche Synapomorphien für *Diloba caeruleocephala* und anderen Gruppen der Noctuidae konnten im Muskelsystem der männlichen Genitalien nicht gefunden werden. Die monotypische Subfamilie Dilobinae gehört weder zu den quadrifinen oder trifinen Eulen noch zur Nolinae-Serie, sondern nimmt eine Übergangstellung ein.

Die auf die kürzlich erschienenen molekulargenetischen Untersuchungen basierende Großsystematik der Noctuiformes wird diskutiert und erhebliche Widersprüche werden festgestellt, die sich mit den vorgelegten Ergebnissen nicht vereinbaren lassen.

## Einleitung

In den letzten Jahrzehnten wenden die Systematiker der Phylogenie der Lepidoptera immer größere Aufmerksamkeit zu. Für das vergangene zwanzigste Jahrhundert sind die phylogenetischen Ergebnisse in der bemerkenswerten, unter Mitwirkung zahlreicher Autoren entstandenen Monographie unter der Redaktion von N. P. KRISTENSEN (1999) zusammengefasst. Dennoch bleiben die Beziehungen innerhalb des größten und ökonomisch wichtigsten Taxons der Lepidoptera, der Serie Noctuiformes (Noctuoidea s. l.): Notodontoidea und Noctuoidea s. str.), bisher äußerst widersprüchlich. Die verschiedensten Varianten der Familien- und Unterfamilienabgrenzungen werden angeboten (BECK, 1960; TIKHOMIROV, 1979a,b,c; KITCHING, 1984; SPEIDEL et al., 1995, 1996; HEPPNER, 1998; COMMON, 1990; KITCHING & RAWLINS, 1999; KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2001; FIBIGER & LAFONTAINE, 2005, LAFONTAINE & FIBIGER, 2006), um nur einige zu nennen. Die jüngsten Ergebnisse beruhen auf aktuellen molekulargenetischen Untersuchungen (MITCHELL et al., 2006). Verschiedene Meinungen existieren auch bezüglich der Benennung der Großgruppen und unlängst ist eine Liste aller Familiengruppenamen der Noctuiformes erschienen (SPEIDEL & NAUMANN, 2005).

Einige manchmal traditionellen Familien zugerechnete Gattungsgruppen oder Unterfamilien können auch in den Rang eigener Familien erhoben sein (Nolidae, Strepsimanidae, Cocytidae, Pantheidae, Thaumetopoeidae, Aganidae, Agaristidae, Dilobidae und andere). Gelegentlich wird ein und dasselbe Taxon, je nach Meinung des Bearbeiters, in ganz verschiedene Familien gestellt. Als gutes Beispiel für die Unvollkommenheit des gegenwärtigen Noctuoidea-Systemes kann die wechselnde Stellung der Gattungen *Diloba* und *Panthea* dienen. Die taxonomische Stellung dieser Gattungen ist Thema des vorliegenden Artikels.

Ein Consensus zwischen aufgrund traditioneller morphologischer Merkmale rekonstruierter Verwandtschaftsverhältnisse und molekulargenetischen Ergebnissen ist schwierig zu erreichen, da die letzteren nur unter Anwendung von auf Parsimonie beruhenden Rechenprogrammen zu gewinnen sind und nur durch ihre Quantität aussagekräftig werden, während erstere auch durch ihre Qualität und Komplexität an

Aussagekraft gewinnen. Deshalb wird die Eingabe von molekulargenetischen und traditionell-morphologischen Merkmalen in einfach numerische Rechenansätze den natürlichen Verhältnissen nicht immer voll gerecht. Wir können nur darauf hinweisen, dass bei den Noctuiformen momentan ein erheblicher Konflikt zwischen den Ergebnissen beider Forschungsrichtungen besteht (vgl. MITCHELL et al., 2006 einerseits und SPEIDEL et al., 1996 bzw. die in dieser Arbeit vorgestellten Hypothesen andererseits). Die Tendenz, immer die neueste Methode als die beste anzusehen, ist zwar verständlich, aber nicht immer richtig. Wir sind davon überzeugt, dass die Untersuchung beider Merkmalsgruppen zu den richtigen Verwandtschaftshypothesen führen müßten, wenn die Merkmale richtig ausgewertet werden. Bei den molekulargenetischen Merkmalen läßt sich nicht so leicht klären, ob durch das Rechenprogramm Konvergenzen als Synapomorphien „fehlinterpretiert“ wurden oder die Richtung der Merkmalsänderung mit Hilfe der Außengruppe richtig festgelegt wurde. Bei den traditionell-morphologischen Merkmalen sind Konvergenzen meist verhältnismäßig einfach zu entlarven und die Richtung der Merkmalsänderungen durch Außengruppenvergleiche festzulegen. Durch den Nachweis des Vorliegens von Konvergenzen anstelle von Apomorphien läßt sich eine Verwandtschaftshypothese, die auf traditionell-morphologischen Merkmalen beruht, falsifizieren, während Verwandtschaftshypothesen, die auf molekulargenetischen Untersuchungen beruhen, nur durch weitere Sequenzen bzw. die Analyse anderer Merkmale zu bestätigen oder zu widerlegen sind. Wir versuchen, aufgrund der von uns untersuchten traditionell-morphologischen Merkmale, Verwandtschaftshypothesen zu entwickeln, können aber die vorhandenen Widersprüchlichkeiten mit molekulargenetischen Ergebnissen nicht erklären bzw. deren Resultate einbeziehen.

Es mag auf den ersten Blick wenig überzeugend klingen, verhältnismäßig einfache Merkmale wie den Verlust eines bestimmten Genitalmuskels, seine Spaltung oder Lageveränderung zur Verwandtschaftsanalyse heranzuziehen. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, dass der Muskelbestand in engem Zusammenhang mit der Funktionalität steht und eine kleine Veränderung auf eine prinzipiell andere Funktion des Genitalapparates insgesamt hinweist und also nicht leicht ganz zufällig mehrmals erfolgt sein kann.

Die Autoren hoffen, daß die Lösung einer auf den ersten Blick unbedeutenden taxonomischen Aufgabe, nämlich der richtigen Stellung einiger ungewöhnlicher Gattungen oder Arten im System, eine gute Grundlage für allgemeinere Erkenntnisse schafft. Darunter verstehen wir die Klärung des taxonomischen Umfanges und der stammesgeschichtlichen Stellung der Familiengruppen der Noctuiiformes.

### **Material und Methodik**

Folgende Exemplare von 4 Noctuoidea-Arten wurden für die anatomischen Untersuchungen gesammelt.

*Lymantria monacha* (LINNAEUS, 1758), ♂♂ - Kurschkaya Kossa (Kaliningradgebiet, Rußland), N. A. SCHAPOVAL; ♀♀ - Naturschutzgebiet «Belogor'e (Wald am Fluß Worskla) (Belgorodgebiet, Rußland), A. A. STEKOLNIKOV.

*Diloba caeruleocephala* (LINNAEUS, 1759), ♂♂ - Rheinland, Mittelrhein (Deutschland), W. Speidel; ♀♀ – Umgebung des Olymp, Griechenland, W. SCHMITZ.

*Panthea coenobita* (ESPER, 1785), ♂♂ u. ♀♀ - Württemberg, Umgebung von Schwäbisch Hall (Deutschland), W. SPEIDEL.

*Trichosea ludifica* (LINNAEUS, 1758) ♂♂ - vom Fluß Biya (Sibirien, Rußland), V. V. DUBATOLOV.

Das Abdomen der vorläufig in 70% Alkohol konservierten Falter wurde für die Untersuchung in eine mit einem Wachsboden ausgefüllte Petrischale überführt. Das Ende des Abdomens wurde mit mikrochirurgischen Scheren sagittal aufgeschnitten, und jede der Hälften des Abdomens wurde mit entomologischen Nadeln am Wachsboden der Petrischale fixiert. Nach der Abtragung des Fettgewebes, der inneren Organe und der Tracheen mit der Pinzette war das Präparat für die Untersuchung der Muskelansatzstellen brauchbar. Für die Durchtrennung der Muskeln wurden angeschliffene Nadeln und mikrochirurgische Scheren benutzt. Für die Färbung des Präparates wurde Evans-Blue verwendet.

Die Bezeichnung der Muskeln erfolgte nach der eingeführten Terminologie (KUZNETZOV et al., 2004). Für die Muskulatur der männlichen Genitalien wurde auch die westeuropäisch-nordamerikanische Terminologie (die Nummern in Klammern) angegeben, was es erlaubt, beide Systeme parallel zu benutzen.

## Ergebnisse

### Das Skelett und die Muskulatur der männlichen Genitalien

#### Die Skeletteile von *Lymantria monacha* L. (Abb. 1-4)

Das Tegumen hat eine breite Basis und einen schmalen apicalen Teil. Der schmale Distalteil des Tegumens ist ohne irgendein Gelenk mit dem hakenförmigen Uncus verbunden. Das Vinculum besteht aus zwei Schichten. Die zweite Schicht entsteht durch Sklerotisation der Intersegmentalmembran. Die durchgängige Sklerosation beginnt schon auf dem Gebiet des Tegumens. Der Saccus ist schmal und verhältnismäßig lang. Die kurzen Valven sind in ihrer vollen Breite durch eine kurze Membran gelenkig mit dem Vorderrand des Vinculums verbunden. Die dorsocaudale Ecke der Valve ist in einen langen und krallenförmigen Fortsatz ausgezogen. Die Ventralränder der Sacculi sind einander stark angenähert. Daher ist die kleine plattenartige Juxta dorsal verschoben. Die Basis des Costalrandes der Valven trägt eine ovale Platte mit kleinen Distalhäkeln. Der Aedoeagus hat einen schlanken Terminalbereich und einem massiven Basalteil, aber das coecum penis hat schmale und feine Apodeme.

### **Die Muskeln von *Lymantria monacha* L. (Abb. 1-4)**

In den männlichen Genitalien gibt es 7 Muskelpaare, sowie einen Binnenmuskel des Aedoeagus.

m1 sind Depressoren des Uncus. Ursprung: fast der ganze Vorderrand des Tegumens. Ansatz: Basis des Uncus

m2 (10) sind Retraktoren der Tuba analis. Ursprung: Vorderrand des Tegumens. Ansatz: ventraler Bereich der Tuba analis.

m3 (2) sind Extensoren der Valven. Sie fehlen.

m4 sind Flexoren der Valven. Ursprung: am Vorderrand des Tegumens unterhalb der Ansatzstelle der Muskeln m2 (10). Ansatz: oben und am Vorderrand der ovalen Platte an der Basis des Costalgebietes der Valven.

m5 (7) sind die inneren Valven-Muskeln. Ursprung: Basis des Sacculus. Ansatz: Basis des krallenförmigen Fortsatzes der Valven. Die Kontraktion der Muskeln dreht offenbar die krallenförmigen Fortsätze der Valven medial um. Diese Bewegung dient der Fixierung der Geschlechter vor und während der Kopulation.

m6 (5) sind Protraktoren des Aedoeagus. Ursprung: das coecum penis des Phallus. Ansatz: die untere Hälfte des gelenkigen Randes der Valven.

m7 (6) sind Retraktoren des Aedoeagus. Diese Muskeln sind mehrfach breiter als die Protraktoren des Phallus. Ursprung: der ausgedehnte Bereich der Basis des Aedoeagus. Ansatz: Saccus.

m8 (3) sind die ventralen Abduktoren der Valven. Ursprung: Lateralrand der Juxta. Ansatz: Basis des Sacculus.

m21 ist Retraktor der Vesica. Es ist ein unpaariger Muskel, der innerhalb des Aedoeagus verläuft.

### **Die Skeletteile von *Panthea coenobita* ESP. (Abb. 5-7)**

Das Tegumen ist relativ schmal und hat konvexe Ränder. Dorsomedial geht das Tegumen in einer komplizierten Konfiguration ohne Gelenk in den Uncus über. Die Grundfläche des Uncus trägt eine kleine Ausbuchtung, die in das konvexe Oberteil übergeht. Dieses Oberteil besitzt an seiner Basis auf beiden Seiten horizontale Platten. Diese Platten bilden die dorsomediale Wand der sehr flachen und breiten Tuba analis. Die Ventralwand der Tuba analis ist mit der ovalen Subanalplatte verbunden. Der Oberteil des Uncus endet distal in einem stöckchenförmigen und stumpfen Fortsatz. Das Tegumen ist ventrolateral stark verengt und geht ohne Gelenk in das schmal rinnenartige Vinculum über. Der anteromediale Teil des Vinculums ist in den großen und flachen Saccus ausgezogen.

Die Basis der Valven ist mit dem Vinculum auf seiner ganzen Breite durch eine kleine Gelenkmembran verbunden. Die äußeren Wände der Valven sind gleichmäßig sklerotisiert und von haarfeinen Schuppen anliegend abgedeckt. An den membranösen medialen Valven-Wänden sitzt der große und etwas aufgeblähte, kräftige Sacculus und der chitinisierte Costalrand an. Das Ende der Valve ist gerundet, auf der Medialseite von

feinen Borsten bedeckt und trägt die lange und hakenartige Harpe. Die Basis der Harpe ist mit dem Sacculus beweglich verbunden.

Die Sacculi beider Valven sind einander an ihrer Basis angenähert und dadurch schieben sie die Juxta nach oben. Die Juxta ist plattenartig, mit dreieckigem, nicht sehr tiefem Ausschnitt auf ihrem Oberrand und mit medialem Kiel. Ihre lateralen Ränder sind mit der Basis des Oberrandes der Sacculi beweglich verbunden. Dorsalwärts geht die Juxta in das membranöse Gebiet des Anellus über. Die hart sklerotisierten Costalränder der Valven sind miteinander durch die relativ breite Transtilla verbunden. Während die Juxta die ventrale Wand des Anellus unterstützt, bildet die Transtilla seine Dorsalwand.

Der Aedoeagus ist massiv. Er verfügt über einen gut entwickelten, langgezogenen basalen Auswuchs. Die Vesica ist mit 3 großen und harten Cornuti besetzt. Zwei von diesen Cornuti sind gerade, der dritte ist gezackt und stark gekrümmt.

### **Die Muskeln von *Panthea coenobita* ESP. (Abb. 5-7)**

In den männlichen Genitalien wurden 7 Muskelpaare, sowie ein innerer Muskel des Aedoeagus entdeckt.

m1 sind Depressoren des Uncus. Ursprung: Vorderrand des Tegumens. Ansatz: Basis des Uncus.

m2 (10) sind Retraktoren der Tuba analis. Ursprung: Vorderrand des Tegumens etwas caudal von der Befestigung von m1. Ansatz: Lateralrand der Subanalplatte.

m3 (2) sind Extensoren der Valven. Sie fehlen.

m4 sind Flexoren der Valven. Ursprung: vermutlich Vorderrand des Tegumens, etwas unterhalb der Muskelbefestigung m1. Es gelang nicht, den Ursprung dieser Muskeln sicher zu ermitteln. Ansatz: Apex des Costalrandes der Valven.

m5 (7) sind die inneren Muskeln der Valven. Ursprung: Basis des Sacculus. Ansatz: Basis der Harpen. Die Kontraktion der Muskeln biegt die Valven quer und gleichzeitig verschiebt sie die Harpen.

m6 (5) sind Protraktoren des Aedoeagus. Es sind die größten Muskeln. Ursprung: Phallus (genau genommen sein coecum penis). Ansatz: Vorderrand des Tegumens und des Vinculum gleichzeitig.

m7 (6) sind Retraktoren des Aedoeagus. m7 (6) ist ein breiter und mächtiger Muskel. Ursprung: Aedoeagus (hinten vor der Mündung des Ductus ejaculatorius). Die Muskeln laufen unter den Muskeln m6 (5) vorbei. Ansatz: Apex des Saccus.

m8 (3) sind Abduktoren der Valven. Ursprung: Basis des Sacculus. Ansatz: Caudalrand der Juxta. Dieses Muskelpaar nimmt an der Abduktion der Valven nach der Seite und an der Veränderung des Neigungswinkels der Juxta in bezug auf den Aedoeagus teil.

m21 ist ein gut entwickelter Muskel, der innerhalb des Aedoeagus verläuft und als Retraktor der Vesica arbeitet.

### **Die Skeletteile von *Trichosea ludifica* L. (Abb. 8-10)**

Das Segment 8 ist wegen des Vorhandenseins eines Androkonialapparates bedeutend abgeändert.

Der mediocaudale Bereich des Tegumens geht ohne Artikulation in den langen und spitzen Uncus über. Unterhalb des Uncus befindet sich die lange Tuba analis. An der Basis der Tuba analis ist eine Subanalplatte ausgebildet. Das Tegumen ist mit dem schmalen Vinculum beweglich verbunden, das in der Mediocranialrichtung in den Saccus übergeht. Das Vinculum ist zweischichtig. Es besteht aus einem schmalen Sklerit (die primäre Schicht bildend) und aus dem bis dahin eingezogenen sklerotisierten Bereich der Intersegmentalmembran (die sekundäre Schicht). Der Teil der sekundären Sklerotisation befindet sich oberhalb des Apex des Vinculums und neben dem cranialen Rand des Tegumens. Das ist der sogenannte Paratergalsklerit.

Die Valven sind bedeutend modifiziert. Sie verfügen über einen Cucullus mit starken Dornen, die vom Apex der Valven zur Basis gerichtet sind. Der Costalrand der Valven ist hart sklerotisiert. Dabei sind die Basis des valvalen Costalrandes und die Basis der hakenförmigen Harpe durch einen harten Sklerit verbunden. Dieser Sklerit gewährleistet das Beugen der Valven zusammen mit der Harpe zur medialen Achse des Körpers. Der Sacculus ist gut entwickelt. Die Juxta ist plattenförmig.

Der Aedoeagus ist massiv und trägt einen gut entwickelten basalen Auswuchs. Innerhalb des Aedoeagus sind auf der Vesica nadelartige Cornuti und eine Zone kleiner Dornen ausgeprägt.

### **Die Muskeln von *Trichosea ludifica* L. (Abb. 8-10)**

In den männlichen Genitalien wurden die folgenden Muskeln entdeckt: m1, m2 (10), m4a, m4b, m5 (7), m6 (5), m7 (6), m8 (3) und m21.

m1 sind Depressoren des Uncus. Ursprung: Basis des Tegumens. Ansatz: Basis des Uncus.

m2 (10) sind Retraktoren der Tuba analis. Ursprung: Mitte des Vorderrandes des Tegumens. Ansatz: Lateralrand der Subanalplatte.

m3 (2) sind Extensoren von Valven. Fehlen.

m4 sind Flexoren der Valven. Sie sind als 2 Paare (m4a und m4b) nahe beieinander liegender Muskeln ausgebildet. Ursprung von m4a: unterer Abschnitt des Vorderrandes des Tegumens neben dem Zipfel des Paratergalsklerites. Ursprung von m4b: direkt am Paratergalsklerit. Ansatz von m4a und m4b: Ende der Basalfortsätze.

m5 (7) sind intravalvale Muskeln. Sie verlaufen innerhalb des kurzen Sacculus und sind an der Basis der Harpe befestigt. Die Kontraktion dieser Muskeln biegt die Valven medial.

m6 (5) sind Protraktoren des Aedoeagus. Sie bestehen aus 2 Muskelpaaren. Einer von ihnen - m6 (5)a ist ein sehr massiver Muskel. Das zweite Muskelpaar - m6 (5)b wird von einem bedeutend feineren Muskelbündel gebildet. Ursprung beider Muskelpaare: Phallus (genau sein coecum penis). Ansatz des Muskels m6 (5)a: unterer Rand der Basalfortsätze der Valven, der Gelenkrand der Valven und die Basis des Anellus. Ansatz des Muskels m6 (5)b: Apex des Saccus, zusammen mit der Befestigung der Muskeln m7 (6).

m7 (6) sind Retraktoren des Aedoeagus. Dies sind auch stark entwickelte Muskeln. Ursprung: Die Oberfläche des Aedoeagus (hinten an der Mündung des Ductus ejaculatorius). Ansatz: Saccus.

m8 (3) sind Abduktoren der Valven. Ursprung: Basis des Sacculus. Ansatz: Apex des Distalteiles der Juxta.

m21 ist Retraktor der Vesica. Dieser gut entwickelte Muskel ist innerhalb des Aedoeagus untergebracht.

### **Die Skeletteile von *Diloba caeruleocephala* L. (Abb. 11-13)**

Segment 9 ist dem engen Ring (Annulus) vorangestellt. Das tegminale (teguminale) Gebiet des Segmentes ist etwas erweitert. Das Vinculum besteht wegen einer sklerotisierten Zone neben seiner Gelenkmembrane aus 2 Schichten. Der Saccus ist entwickelt. Seine obere und untere Seite haben einen membranösen Teil. Der Uncus ist schnabelförmig und verhältnismäßig platt. Unter dem Uncus befindet sich die bauchige und membranöse Tuba analis.

Die Valve ist mäßig lang, mit stielförmiger Harpe und mit entwickeltem Sacculus. Der Costalrand der Valve trägt einen eingestülpten Basalfortsatz, der ins Innere des Abdomens eingesenkt ist. Die viereckigen Sacculi sind einander an ihrer Basis genähert. Ihre Ventralränder sind am Apex mit einem Zahn versehen. Die Proximalränder der Sacculi haben eine Articulation mit der plattenförmigen Juxta. Der umfangreiche Anellus umfasst den Aedoeagus dicht. Das Oberteil des Anellus weist zwei Zonen leichter Sklerotisation auf.

Der Aedoeagus ist massiv, mit einem gut entwickelten, blind endenden Basalauswuchs und dem langen Bulbus ejaculatorius.

### **Die Muskeln von *Diloba caeruleocephala* L. (Abb. 11-13)**

In den männlichen Genitalien sind 7 Paare von Muskeln, sowie der Binnenmuskel des Aedoeagus vorhanden.

m1 sind Depressoren des Uncus. Ursprung: Vorderrand des Tegumens. Ansatz: Basis des Uncus.

m2 (10) sind Retraktoren der Tuba analis. Ursprung: Vorderrand des Tegumens, paramedial. Ansatz: ventraler Bereich der Tuba analis. Im Distalteil der Tuba wurden kleine dorsoventrale Wandmuskeln entdeckt.

m3 (2) sind Abductoren der Valven. Ursprung: Vorderrand des Tegumens. Ansatz: Apex der eingestülpten Basalfortsätze.

m4 sind Flexoren der Valven. Sie sind klein und dünn. Ursprung: dorsolateraler Teil des Annulus. Am Annulus ist m4 niedriger befestigt als m1. Ansatz: Apex der eingestülpten Basalfortsätze des Costalrandes der Valven.

m5 (7) sind die inneren Muskeln der Valven. Dieses Muskelpaar verbindet die Basen der Sacculi und die Basen der sklerotisierten Ventralränder der Valven miteinander. Die Kontraktion dieser Muskeln biegt die Valven quer und gleichzeitig, genau wie bei *Panthea coenobita*, werden die Harpen verschoben.

m6 (5) sind Protraktoren des Aedoeagus. Sie sind die größten Muskeln. Ursprung: Phallus (sein coecum penis). Ansatz: die Lateralränder des Annulus. Die Muskeln sind niedriger als die Muskelbefestigungen von m4 inseriert.

m7 (6) sind Retraktoren des Aedoeagus. Dies sind breite und mächtige Muskeln. Ursprung: Aedoeagus hinten neben der Mündung des Ductus ejaculatorius. Die Muskeln verlaufen unter m6 (5) vorbei. Ansatz: Oberfläche des Saccus.

m8 (3) arbeiten als Abduktoren der Valven. Ursprung: Distalrand der Juxta. Ansatz: Gelenkrand der Valven.

m21 ist ein gut entwickelter Muskel, der innerhalb des Aedoeagus verläuft und als Retraktor der Vesica arbeitet.

## **Das Skelett und die Muskulatur der weiblichen Terminalien**

### **Die Skeletteile von *Lymantria monacha* L. (Abb. 14-16)**

Der teleskopartige Legeapparat ist lang und zur Unterbringung der Eier in Spalten von Baumrinde geeignet. Er besteht aus den verlängerten Analpapillen und dem Segment 8, die eingezogen werden in das Segment 7. Die Begattungsöffnung ist nicht in der Intersegmentalzone gelegen, sondern bedeutend nach vorne verschoben und öffnet sich in der Sagittalrille zwischen 2 Falten des Sternites 7. Das Segment 8 ist schmal und hat einen schräg stehenden harten Rand. Die Basis dieses Segmentes trägt die ins Innere des Abdomens gerichteten Vorderapophysen mit keulenähnlicher Spitze. Die verlängerten Analpapillen sind von feinen und kurzen Haaren bedeckt und im Inneren des Segmentes 8 befestigt. Die Basis der Analpapillen ist hart und bildet den Ansatzpunkt des peroral abgehenden Paares der ebenfalls keulenähnlichen Hinterapophysen.

### **Die Muskeln von *Lymantria monacha* L. (Abb. 14-16)**

Folgende Muskeln wurden bei *Lymantria monacha*-Weibchen in den Abdominalsegmenten 7 bis 9 entdeckt:

M1 sind musculi tergaes intersegmentales longitudinales. Jeder dieser Muskeln besteht aus zwei Bündeln. Ursprung: die hintere Hälfte des Tergites 7. Ansatz: Vorderrand des Tergites 8.

M2 sind musculi apophysales anteriores 7-9. Ursprung: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: Spitze der Vorderapophysen.

M4 sind musculi apophysales anteriores 7-9. Ursprung: Spitze der Vorderapophysen. Ansatz: Spitze der Hinterapophysen.

M5 sind musculi interapophysales 8-9. Ursprung: Mitte der Vorderapophysen. Ansatz: Basis der Hinterapophysen.

M3 sind Musculi apophysales posteriores 7-8. Sie bestehen aus einem Paar stark entwickelter kräftiger Muskelbündel. Ursprung: ganzer Hinterrand des Tergites 7. Ansatz: Spitze der Vorderapophysen.

M6 sind musculi apophysales posteriores 8-9 (M6a und M6b). Die Muskeln m6a haben die Form von 2 parallelen Bündeln. Die Muskeln m6b bestehen aus einem Paar. Ursprung von m6a: Oberteil des Hinterrandes des Segmentes 8. Ursprung von m6b: Unterteil des Hinterrandes des Segmentes 8. Ansatz von m6a und m6b: Enden der Hinterapophysen.

M7 sind musculi sternales intersegmentales longitudinales. Ursprung: Vorderhälfte des Sternits 7. Ansatz: die membranöse Falte, die die Begattungsöffnung (ostium ductus bursae) umgibt.

M10 sind musculi apophyso-sternales 8-9. Sie fehlen bestimmt.

M12 sind musculi apophyso-oviductales. Ursprung: Ende der Vorderapophysen. Ansatz: Oviductus communis.

M13 sind musculi pleurales dorsoventrales 8. Sie sind gut entwickelt und längs des Hinterrandes von Segment 8 angeordnet.

M.pl sind die dorsoventralen pleuralen Muskelfasern im Segment 7.

### **Die Skeletteile von *Panthea coenobita* ESP. (Abb. 17)**

Die Weibchen von *Panthea coenobita* besitzen einen verhältnismäßig kurzen teleskopartigen Legeapparat. Mit seiner Hilfe legen sie die Eier auf die Oberfläche der Coniferen-Nadeln. Die Analpapillen sind kurz und mit einer umfangreichen weichhäutigen Basis ausgestattet, in die die schmale Wurzel der Hinterapophysen eingeschlossen ist. Der freie Teil der Hinterapophysen ist kurz. Das Segment 8 ist in eigenartiger Weise modifiziert. Sein Dorsalrand ist vollständig membranös. Der Ventralbereich des Segmentes 8 ist sklerotisiert und verfügt über ein medianes Fenster. Auf dem Gebiet dieser weichhäutigen Zone befindet sich die Begattungsöffnung. Die Vorderapophysen sind kurz und gehen von dem dorsolateralen sklerotisierten Teil des Segmentes ab. Das Segment 7 ist umfangreich. Die Intersegmentalmembran zwischen dem 7. und 8. Segment ist mit tiefen, querlaufenden Falten versehen.

### **Die Muskeln von *Panthea coenobita* ESP. (Abb. 17)**

Folgende Muskeln wurden beim Weibchen von *Panthea coenobita* in den Abdominalsegmenten 7 bis 9 entdeckt:

M1 sind musculi tergaes intersegmentales longitudinales. Ursprung: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: intersegmentale pleurale Falte unweit von der Basis der Vorderapophysen. Außerdem gehen von den Vorderapophysen feine Muskelfasern nach oben ab, die am Tergit befestigt sind.

M2 sind musculi apophysales anteriores 7-8. Ursprung: Mitte des Tergites 7. Ansatz: Enden der Vorderapophysen.

M4 sind musculi apophysales anteriores 7-9. Ursprung: Apex der vorderen Apophysen. Ansatz: Spitze der hinteren Apophysen.

M5 sind musculi interapophysales 8-9. Ursprung: Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Basis der Hinterapophysen.

M3a, M3b, M6a, M6b sind musculi apophysales posteriores.

M3 (M3a, M3b) sind musculi apophysales posteriores 7-8. Ursprung von M3a: Hinterrand des Tergites 7. Ursprung von M3b: intersegmentale pleurale Falte vor Segment 8. Ansatz von M3a und M3b: Enden der Vorderapophysen.

M6 (M6a und M6b) sind musculi apophysales posteriores 8-9. Ursprung von M6a: Oberseite des Segmentes 8. Ursprung von M6b: Unterseite des Segmentes 8. Ansatz von m6a und m6b: Enden der Hinterapophysen.

M7 sind musculi sternales intersegmentales longitudinales. Ursprung: Mitte des Sternits 7. Ansatz: Basis des ductus bursae.

M10 sind musculi apophyso-sternales 8-9. Sie fehlen bestimmt.

M12 sind musculi apophyso-oviductales. Ursprung: Ende der Vorderapophysen. Ansatz: Oviductus communis.

M.pl. Das sind die dorsoventralen pleuralen Muskelfasern im Segment 7.

### **Die Skeletteile von *Trichosea ludifica* L. (Abb. 18)**

Die Weibchen von *Trichosea ludifica* besitzen ähnlich den Weibchen von *Panthea coenobita* einen verhältnismäßig kurzen teleskopartigen Legeapparat. Mit seiner Hilfe legen sie gewöhnlich ihre Eier auf die Blattoberfläche von Bäumen und Sträuchern von Rosales. Hinter- und Vorderapophysen sind verhältnismäßig kurz und schlank. Das Segment 8 ist modifiziert. Sein Dorsalrand ist vollständig membranös. Der Ventralbereich des Segmentes 8 ist sklerotisiert und schließt die Begattungsöffnung (Ostium bursae) ein.

### **Die Muskeln von *Trichosea ludifica* L. (Abb. 18)**

Die Muskulatur der Weibchen dieser Arte wurde schon früher untersucht (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004).

M1 sind musculi tergaes intersegmentales longitudinales. Sie bestehen aus 2 parallelen Bündeln. Ursprung: Tergit 7. Ansatz: Vorderrand des Tergites 8. Die Ansatzstelle dieser Bündel ist oberhalb der Basen der Apophysen.

M2 sind musculi apophysales anteriores 7-8. Ursprung: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: Enden der Vorderapophysen.

M4 (M4a und M4b) sind musculi apophysales anteriores 7-9. Ursprung von M4a: Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Enden der Hinterapophysen. Ursprung von M4b: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: Enden der Vorderapophysen (neben M2).

M5 sind musculi interapophysales 8-9. Ursprung: Enden der Vorderapophysen. Ansatz: die Basis der Hinterapophysen.

M3a, M3b, M6a, M6b sind musculi apophysales posteriores.

M3 (M3a, M3b) sind musculi apophysales posteriores 7-8. Ursprung: Hinterrand des Segmentes 7 (sein Tergit und Sternit). Ansatz: Enden der Vorderapophysen.

M6 (M6a und M6b) sind musculi apophysales posteriores 8-9. Ursprung von M6a: Hinterrand der Oberseite des Segmentes 8. Ursprung von M6b: Hinterrand der Unterseite des Segmentes 8. Ansatz von M6a und M6b: die Enden der Hinterapophysen.

M7 sind muscoli sternales intersegmentales longitudinales. Ursprung: das hintere Gebiet des Sternits 7. Ansatz: Hinterrand des Sternits 7 neben dem ductus bursae.

M10 sind muscoli apophyso-sternales 8-9. Ursprung: die Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Falte unterhalb der Analpapillen.

M12 sind muscoli apophyso-oviductales. Ursprung: die Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Oviductus.

### **Die Skeletteile von *Diloba caeruleocephala* L. (Abb. 19-21)**

Das weibliche Abdomen ist zylindrisch, mit stumpfem abgerundetem Ende, das von einer dichten Schicht schwarzer Schuppen bedeckt ist (Afterwolle, sog. Coretrogyn). Die Schuppen bedecken die hintere Hälfte des Segmentes 7 und die Intersegmentalmembran des Segmentes 8 oben und lateral. Auf der Unterseite des Abdomens fehlt die Afterwolle. Die Oberfläche der Viszeralsegmente des Hinterleibes ist schwach sklerotisiert. Die Weibchen legen die Eier in Häufchen an Zweige der Futterbäume ab und bedecken sie oberseits mit den abgelösten Schüppchen der Afterwolle.

Das Segment 7 ist das größte, mit einer umfangreichen faltigen Pleuralmembran. Seine hintere Hälfte ist vollständig desklerotisiert, aber ein schwach entwickelter Tergit ist im Vorderteil des Segmentes entwickelt. Die den Endteil des Segmentes 7 bedeckende Afterwolle verbirgt das kleine Segment 8 völlig. Im Unterschied zu den Viszeralsegmenten bildet dieses Segment einen vollständig sklerotisierten schmalen Ring. Von seinem Vorderrand gehen die peroral gerichteten gekrümmten Vorderapophysen aus. Auf der Ventralseite dieses Segmentes liegt die Kopulationsöffnung.

Die Analpapillen (Segment 9) sind mit kleinen Börstchen besetzt. Vom Vorderrand der Analpapillen gehen peroral die hinteren Apophysen ab. Sie sind etwas länger als die Vorderapophysen. Die Gelenkmembran zwischen den Analpapillen und Segment 8 ist verhältnismäßig kurz.

### **Die Muskeln von *Diloba caeruleocephala* L. (Abb. 19-21)**

13 Muskelpaare (M1a, M1b, M1c, M2, M3a, M3b, M4, M5, M6a, M6b, M7, M10, M12) wurden in den Segmenten 7 bis 9 entdeckt. Von diesen 13 Muskelpaaren sind 8 im Segment 7 ausgebildet. Fast alle diese Muskeln sind zum Segment 8 hin gerichtet.

M1 sind muscoli tergaes intersegmentales longitudinales. Es sind 3 Paare eigenständiger Muskeln unterscheidbar. Ursprung (für das ursprüngliche Muskelpaar - M1a): Vorderphragmalfalte des Segmentes 7. Ansatz (ebenfalls für das ursprüngliche Muskelpaar): Vorderrand des Segmentes 8 direkt über der Basis der Vorderapophysen. Ursprung (für die beiden abgespaltenen Muskelpaare M1): dorsomediales Gebiet des Tergites 7. Ansatz: Apex der Vorderapophysen (erstes Paar – M1b), Vorderrand des 8. Segmentes dorsal von der Basis dieser Apophysen (zweites Paar – M1c).

M2 sind muscoli apophysales anteriores 7-8. Ursprung: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: Enden der Vorderapophysen.

M4 sind musculi apophysales anteriores 7-9. Ursprung: Vorderrand des Tergites 7. Ansatz: Enden der Hinterapophysen.

M5 sind musculi interapophysales 8-9. Ursprung: Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Basis der Hinterapophysen.

M3 (M3a, M3b) sind musculi apophysales posteriores 7-8. Ursprung: Hinterrand des Tergites 7. Ansatz: Enden der Vorderapophysen.

M6 (m6a und m6b) sind musculi apophysales posteriores 8-9. Ursprung: Hinterrand des Segmentes 8. Ansatz: Enden der Hinterapophysen.

M7 sind musculi sternales intersegmentales longitudinales. Ursprung: Nahe der spinalen Vorderfalte. Ansatz: Vorderrand der Ventralseite des Segmentes 8 vor der Kopulationsöffnung.

M10 sind musculi apophyso-sternales 8-9. Ursprung: Enden der Vorderapophysen. Ansatz: Die verdichtete Intersegmentmembran unter den Analpapillen. Diese Muskeln besorgen die Neigung der Analpapillen nach unten.

M12 sind musculi apophyso-oviductales. Ursprung: Vorderrand der Ventralseite des Segmentes 8. Ansatz: Oviductus communis. Dies sind sehr mächtige Muskelbündel. Ihre Kontraktion dehnt den Oviductus communis beim Austritt der Eier aus.

## Diskussion

Vorbemerkung: In der Großsystematik der Noctuiformes wird nicht nur die Benennung, sondern auch der Rang der einzelnen Familiengruppen (Familie, Unterfamilie, Tribus) sehr verschieden gehandhabt. Die Rangzuteilung ist willkürlich und nur historisch begründet – daher mag hier ein und dasselbe Familiengruppen-Taxon in unterschiedlichen Zitatzusammenhängen einmal als Familie, ein anderes Mal als Unterfamilie aufscheinen, obgleich es denselben Bedeutungsinhalt hat. Die Umsetzung phylogenetischer Verwandtschaftshypothesen in ein System (die sog. Systematisierung) läßt oft verschiedene Möglichkeiten zu. Wechselnde Verwandtschaftshypothesen und auch veränderte Systematisierungen haben bei den Noctuiformes innerhalb von wenigen Jahren zu einer erheblichen Destabilisierung des Systems geführt (vgl. FIBIGER & LAFONTAINE, 2005, MITCHELL et al., 2006. LAFONTAINE & FIBIGER, 2006). Diese publizierten Systementwürfe stellen durchaus nicht sicher eine Verbesserung des herkömmlichen Systemes dar. Sie widersprechen im Detail auch den hier vorgelegten Ergebnissen. Es mag zusätzlich erwähnt werden, dass nach diesen neuen Systemen zum Beispiel halbspannerartige L1-Raupen in drei völlig verschiedenen postulierten „Familien“ oder Ästen der Noctuiformes auftreten: den „Erebidae“, „Micronoctuidae“ und Noctuidae (im engeren Sinne) und nach den zugrunde liegenden verwandtschaftlichen Hypothesen ein mindestens zweimaliges Entstehen dieses Merkmals anzunehmen wäre. Auch die Verteilung anderer Merkmale lassen die Monophylie einiger hauptsächlich auf molekulargenetischen Ergebnissen beruhender Großgruppen zweifelhaft erscheinen. Für eine zwingende Aufspaltung der Noctuidae in zwei Großgruppen, die „Erebidae“ und Noctuidae (im engeren Sinne) und die Verwandtschaft der Erebidae mit den Lymantriidae und Arctiidae konnten von uns keine sicheren Anhaltspunkte gefunden werden. Die mögliche Monophylie der Noctuidae (s. 1.)

bleibt aber weiterhin schwach begründet (SPEIDEL et al., 1996, zusätzlich siehe Punkt 3 unten). Eine Ursache liegt wahrscheinlich in der außerordentlichen Artenfülle und der daraus folgenden morphologischen Plastizität dieser Gruppe, die keine Regel ohne Ausnahme zuläßt. In der vorliegenden Studie wurden Merkmale gefunden, die die häufig als Mitglied der Noctuidae (s. str.) aufgefaßten „Pantheidae“ mit den Lymantriidae verknüpfen. Bei Herausnahme der „Pantheidae“ und der mit ihnen zusammenhängenden Lymantriidae stellen die Noctuidae möglicherweise kein Monophylum mehr dar, aber auch eine Aufspaltung in Noctuidae und „Pantheidae“+ Lymantriidae ist denkbar, und daher führen wir hier keine neue Systematisierung ein. Für eine Ausgliederung der „Pantheidae“ und Lymantriidae aus den Noctuidae könnte sprechen, dass die Jungrauen dieser beiden Gruppen keine Halbspanner (semilooper) sind. Nach eigenen Beobachtungen verfügt sowohl *Panthea coenobita* als auch *Colocasia coryli* im L1-Stadium bereits über voll ausgebildete Abdominalfüße (prolegs) wie dies auch bei den Lymantriidae generell der Fall zu sein scheint. Innerhalb der Noctuidae ist allerdings der Zustand der Abdominalfüße bei den Jungrauen nicht überall bekannt, und auch hier sind besonders bei den ursprünglicheren Gruppen voll ausgebildete Abdominalfüße bei den Jungrauen zu erwarten. Wir konnten innerhalb der „Pantheidae“ eine so große Variabilität der Muskelmerkmale im männlichen und weiblichen Genital feststellen, dass ihre Monophylie, zumindest in der klassischen Umgrenzung, weiterhin fraglich bleibt oder sogar unwahrscheinlich ist; daher haben wir die Familie stets in Anführungszeichen gesetzt. Eindeutig weist jedoch die Muskulatur des weiblichen Genitalbereichs auf eine Verwandtschaft mit den Lymantriidae hin. Diese Verwandtschaftsbeziehung kann erhärtet werden durch das Auftreten sekundärer Setae in den ersten Larvenstadien, das bei anderen Noctuidformen unbekannt ist (KITCHING & RAWLINS, 1999).

Für den Anschluß der um die „Pantheidae“ erweiterten Lymantriidae an die Noctuidae (im traditionellen Umfang) spricht auch das Vorhandensein einer schlauchförmigen Cervikaldrüse, einem Adenosma, bei den meisten „Pantheidae“. Das Auftreten von Cervikaldrüsen bei tropischen Lymantriidae-Raupen, z. B. bei *Sarsina* WALKER, 1855 (KITCHING & RAWLINS, 1999), könnte deren Einordnung bei den Noctuidae erhärten, obgleich nicht klar ist, ob ihre Cervikaldrüsen Adenosma-Struktur haben oder mehr den völlig anders gearteten Notodontiden-Drüsen ähneln. In jedem Fall müßte man bei sehr vielen Lymantriidae-Raupen den Verlust des Adenosmas postulieren, vielleicht weil die langhaarigen Raupen diese Wehrdrüse nicht mehr benötigen.

Auch von LAFONTAINE & FIBIGER (2006) wurden die Lymantriidae (und Arctiidae) in ihr erweitertes Konzept der Noctuidae einbezogen. Allerdings beruht dies auf einer ganz anderen Verwandtschaftshypothese, die hauptsächlich auf molekulargenetischen Ergebnissen begründet ist. Der wesentliche Unterschied zu unserer Hypothese besteht darin, dass bei den molekulargenetischen Analysen ein sog. LAQ-Ast postuliert wird, bestehend aus Lymantriidae, Arctiidae und quadrifinen Noctuidae, während die „Pantheidae“ zu einem anderen Ast, den trifinen Noctuidae, gestellt werden (MITCHELL et al., 2006). Wir hingegen haben Synapomorphien für die Lymantriidae und „Pantheidae“ festgestellt, also zwischen zwei von MITCHELL et al. (2006) auf verschiedenen Ästen untergebrachten Gruppen, was also keineswegs eine Bestätigung, sondern eher einen Widerspruch zu den molekulargenetischen Ergebnissen darstellt.

Sowohl *Trichosea*, *Panthea*, *Colocasia*, als auch *Diloba* haben bei der Untersuchung ihrer Muskelkonfiguration im Genitalbereich in beiden Geschlechtern überraschende

Ergebnisse gebracht. Keine der Gattungen stimmt mit den trifinen, noch weniger mit den quadrifinen Noctuiden ganz überein. Vielmehr ergaben sich im weiblichen Genitalbereich der ersten 3 Gattungen erstaunliche und unerwartete Ähnlichkeiten (Synapomorphien!) mit den Lymantriidae.

Möglicherweise ist die Ansicht, dass die trifinen Noctuidae als eine höhere und damit ziemlich junge Gruppe anzusehen sei, gar nicht richtig. Einige wenige quadrifine Gruppen sind mit den trifinen Noctuiden nämlich phylogenetisch eng verbunden und wurden daher schon lange auf dem trifinen Ast geführt (siehe u. a. SPEIDEL et al., 1996), so dass noch nicht einmal das Auftreten eines abgeleiteten trifinen Geäders die erweiterte Gruppe kennzeichnen kann. Letzten Endes ist also die Entdeckung relativ ursprünglicher Merkmale (bes. in der Muskulatur des Genitalbereiches, z. B. Vorhandensein der Extensoren der Valven m3 (2)) bei dieser im Geäder als abgeleitet geltenden Gruppe gar nicht so überraschend. Diese ursprünglichen Merkmale fehlen den quadrifinen Noctuiden (im engeren Sinne - Herminiinae, Hypeninae, Catocalinae s. l. etc.) hingegen durchweg. Bei zwei auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehenden Ästen ist ohnehin prinzipiell keiner von beiden als höher stehend als der andere bewertbar.

Am Ende des vorigen Jahrhunderts gab es die Prognose, dass die Heranziehung morphologischer Merkmale der Weibchen gute Perspektiven für die Erarbeitung der Eulenklassifikation eröffnen wird (RJABOV, 1973). Diese Prognose erwies sich später am Beispiel der Muskelmerkmale des teleskopartigen Legeapparates der Noctuiiformes als richtig (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004). Es zeigte sich, daß die Zusammensetzung und die Anordnung der Muskeln in den weiblichen Terminalien innerhalb der Großgruppen wenig variabel sind und praktisch von den adaptiven Formumgestaltungen des Legeapparates nicht abhängen. Aber gerade die Verbindung von Konservatismus des funktional-morphologischen Systemes des Legeapparates und der nicht adaptiven Evolutionsveränderungen der Muskulatur erlaubt es, die Muskelmerkmale in den groß-systematischen stammesgeschichtlichen Forschungen (und in der Taxonomie) bevorzugt zu benutzen (STEKOLNIKOV, 1965; KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2001). So wurden von KUZNETZOV & STEKOLNIKOV (2004) Synapomorphien in der Muskulatur des Legeapparates für einige der höchsten Taxa der Noctuiiformes gefunden:

- 1 - Reduktion der sternalen longitudinalen Muskeln (M7) des siebenten Segmentes von Arctiidae und Syntomidae;
- 2 - die interapophysale Lage der Protraktoren der Analpapillen (M4) von Lymantriidae und „Pantheidae“;
- 3 - das gleichzeitige Auftreten der Protraktoren der Analpapillen (M10) und der äußeren Muskeln des Oviductes (M12) der Noctuidae (im klassischen Sinn, außer Hypeninae und Rivulinae).

Die Merkmale des Skelettmuskelsystemes der männlichen Genitalien sind im Gegensatz zum funktionalen System der Weibchen sehr variabel und wurden in stammesgeschichtlichen Untersuchungen bei verschiedenen Lepidopteren-Familien, zum Beispiel bei den Tortricidae (RAZOWSKI, 1983; KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 1984), bei den Papilionidae (STEKOLNIKOV & KUZNETZOV, 2003) und bei anderen Taxa (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2001) verwendet. Muskelmerkmale der Männchen wurden in der taxonomischen Forschung der Noctuoidea zum erstenmal bei der Revision des Systemes der Lithosiinae (BIRKET-SMITH, 1965) und dann in der Klassifikation der

Notodontidae und Arctiidae und besonders ausführlich und produktiv in der Noctuoidea-Taxonomie (TIKHOMIROV, 1979 a, b, c, d) herangezogen. Unlängst wurden die Muskelmerkmale der männlichen Genitalien kritisch besprochen und bei der Konstruktion des Kladogrammes der Familie Noctuidae (SPEIDEL et al., 1996) verwendet.

### **Die taxonomische Stellung von *Panthea*, *Colocasia* und *Trichosea***

Die Gattung *Panthea* reihte sich zusammen mit einigen anderen nahen Gattungen, einschliesslich *Trichosea*, in die Familie Noctuidae ein, entweder als eine separate Subfamilie Pantheinae (HAMPSON, 1903, als Mominiae bezeichnet, AUBERT & BOURSIN, 1953), oder als Teil der Subfamilie Acronictinae. Außerdem wurden Pantheinae manchmal auch in den Rang einer eigenen Familie Pantheidae aufgewertet, die den Lymantriidae nahe steht (KITCHING & RAWLINS, 1999). Vor kurzem wurden vorläufige Angaben (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004) über die Ähnlichkeit der Muskulatur der weiblichen Terminalia der Gattungen *Trichosea* und *Colocasia* mit der Muskulatur der Lymantriidae gemacht. *Trichosea* und *Colocasia* werden häufig mit *Panthea* in einer Unterfamilie zusammengefaßt, deren Zusammensetzung und Monophylie jedoch umstritten ist. Diese Feststellung, die die Nähe der „Pantheidae“ und Lymantriidae bereits indirekt bestätigt, hat das Problem der taxonomischen Stellung von *Panthea* selbst in den Brennpunkt des Interesses rücken lassen. Man braucht nur daran zu erinnern, dass KOZHANCHIKOV (1950) diese Gattungen schon früher, von anderen Überlegungen ausgehend, als Tribus Momini in der Subfamilie Acronictinae untergebracht hat, die von ihm als untergeordnetes Taxon der Familie Orgyidae (= Lymantriidae) betrachtet wurde. Wegen der entstandenen Widersprüchlichkeiten haben die Autoren des Artikels versucht, das Dilemma zu lösen: Ist *Panthea* (und andere ihr nahe stehende Gattungen) mit den Noctuidae oder mit den Lymantriidae näher verwandt?

Die durchgeführte Untersuchung hat die Identität der Muskulatur des Legeapparates von *Panthea coenobita* und *Lymantria monacha* und der schon früher untersuchten Lymantriiden aufgezeigt: *Lymantria dispar* (LINNAEUS, 1758), *Sphrageidus similis* (FUESSELY, 1775), *Leucoma salicis* (LINNAEUS, 1758), *Orgyia antiqua* (LINNAEUS, 1758) und *Teia antiquoides* (HÜBNER, [1822]) (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004). Dies ist in der Tabelle 1 dargestellt. In dieser Tabelle sind für die stammesgeschichtliche Bewertung der aufgeführten Muskelmerkmale (Lesrichtung) die Angaben über die Terminalmuskulatur der altertümlichen Familie Oenosandridae und der abgeleiteten Familien Noctuidae und Notodontidae vergleichend aufgeführt.

	M1	M2	M3	M4a	M4 b	M5	M6	M7	M10	M12	M13
Oenosandriidae	++	+	+	+	-	(+)	+	+	+	-	-
Notodontidae	+	+	+	+	-	(+)	++	+	+	-	-
	++		++	-			+	-	-		+
Lymantriidae: <i>Euproctis</i> , <i>Leucoma</i> , <i>Orgyia</i>	+	+	+	(+)	-	(+)	++	+	-	+	-
Lymantriidae: <i>Lymantria dispar</i>	+	+	+	(+)	-	(+)	++	+	-	+	+
Lymantriidae: <i>Lymantria monacha</i>	+	+	+	(+)	-	(+)	+++	+	-	+	+
Pantheidae: <i>Panthea coenobita</i>	+	+	++	(+)	-	(+)	++	+	-	+	-
“Pantheidae”: <i>Colocasia coryli</i>	+	+	+	+	(+)	(+)	++	+	+	+	-
“Pantheidae”: <i>Trichosea ludifica</i>	++	+	++	(+)	+	(+)+	++	+	+	+	-
Noctuidae	+	+	+	+	-	(+)	++	+	+	+	-

	M1	M2	M3	M4a	M4 b	M5	M6	M7	M10	M12	M13
	++		++					—			
Noctuidae: <i>Diloba caeruleocephala</i>	+++	+	++	+	—	(+)	++	+	+	+	—

+ – bedeutet 1 Muskelpaar

++ – bedeutet 2 Muskelpaare

+++ – bedeutet 3 Muskelpaare

(+) – kennzeichnet die interapophysale Lage der Muskeln

— – die Muskeln fehlen

Die zweizeiligen Angaben innerhalb einer Spalte bedeuten, dass die Muskelkonfiguration bei den vorliegenden Taxa in zwei verschiedenen Varianten auftritt

Tabelle 1. Gegenüberstellung einiger Muskeln des Ovipositors der untersuchten Arten mit den Muskeln der Notodontidae, Noctuidae und Lymantriidae (nach KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004 und Angaben in dieser Arbeit)

Es ist bekannt, daß die folgenden Muskeln in den Terminalien der Weibchen zum Grundbauplan der Papilionomorpha gehören: M1-M7 und M10 (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2001).

M1 - tergale intersegmentale Längsmuskeln (Retraktoren des Segmentes 8) verbinden die Ränder des siebenten und achten Segmentes. Diese Situation geht in den Grundbauplan der Lepidoptera insgesamt ein. M1 wird gewöhnlich von einem (*Panthea coenobita*, *Trichosea ludifica*), seltener von zwei Paaren von Muskelbündeln (*Lymantria monacha*) gebildet. Das Vorhandensein von dorsoventralen Muskelfasern, die an den Vorderapophysen befestigt sind, bei *Panthea coenobita* ist eine individuelle adaptive Besonderheit des Afterwolle tragenden Legeapparates. Ähnliche Muskelfasern sind bei *Traumatocampa pinivora* (TREITSCHKE, 1834) (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004) und bei *Diloba caeruleocephala* gefunden worden. Bei der letzteren Art sind diese Fasern zu starken Muskeln umgewandelt.

M2 - vordere apophysale Retraktoren des Segmentes 8 verbinden den Vorderrand des siebenten Tergites mit dem Apex der Apophysen des achten Segmentes. Die Lage der Muskeln ist außerordentlich konstant innerhalb der Noctuiiformes und ist keinen apomorphen Veränderungen unterworfen.

M4 - vordere apophysale Retraktoren des Segmentes 9 verbinden den Vorderrand des siebenten Tergites mit dem Apex der Apophysen des neunten Segmentes. Diese Lage der Muskeln ist innerhalb Papilionomorpha, mit nur wenigen Ausnahmen, praktisch unveränderlich. Doch verletzt die interapophysale Lage der Muskeln M4, die bei *Panthea coenobita* entdeckt wurde, die plesiomorphe Monotonie in der Anordnung der Muskeln

in den Terminalien. Eine solche abgeleitete Lage der vorderen apophysalen Retraktoren des neunten Segmentes wurde bei *Lymantria monacha* und ausnahmslos bei allen früher untersuchten Lymantriidae festgestellt (Tabelle 1). Außerhalb der Noctuidae und Lymantriidae wurde die interapophysale Lage von M4 bei keiner anderen Faltergruppe festgestellt. Damit ist eine deutliche Synapomorphie für Lymantriidae und *Panthea coenobita* aufgezeigt!

Die Anordnung der Muskeln M4 bei *Colocasia coryli* (LINNAEUS, 1758) und *Trichosea ludifica* weicht vom Grundbauplan der Muskulatur des Legeapparates der Lepidoptera auch ganz bedeutend ab (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2004). Bei *Trichosea ludifica* sind die apophysalen Retraktoren des neunten Segmentes M4 in 2 Muskeln (M4a und M4b) aufgeteilt. Die Muskeln M4a verlaufen von den Spitzen der hinteren Apophysen zu den Spitzen der Vorderapophysen, eine interapophysale Lage einnehmend, wie bei den Lymantriidae. Außerdem gehen 2 Muskeln von jeder Spitze der Vorderapophysen zu der intersegmentalen Falte des siebenten Segmentes ab. Falls einer von ihnen mit Sicherheit ein apophysaler Retraktor des neunten Segmentes (M2) ist, so ist der zweite Muskel wahrscheinlich als homolog zum apophysalen Retraktor des achten Segmentes (M4b) zu identifizieren. Es wird angenommen, daß die Retraktoren des neunten Segmentes M4 bei *Trichosea ludifica* eine zusätzliche Befestigung auf den Spitzen der Vorderapophysen erworben haben und sich im Ergebnis als in 2 Fragmente gespalten erweisen. Das distale Fragment (nochmaliger interapophysaler Muskel) verbindet die Enden der Apophysen, und das proximale Fragment verbindet den siebenten Tergit mit dem Ende der Vorderapophysen. *Colocasia coryli* hat den interapophysalen Teil des Muskels M4 auch, aber der Distalabschnitt dieses Muskels geht nicht vom Apex der Vorderapophyse ab, sondern von den Spitzen der hinteren Apophysen zur intersegmentalen Falte des 7. Segmentes, wie im ancestralen Zustand.

Beide Varianten der Differenzierung von M4 führen zur Bildung des für *Panthea* und Lymantriidae ganz charakteristischen interapophysalen Muskelsystemes. Es ist zu vermuten, dass bei der *Trichosea*-Variante eine Verschmelzung des basalen Fragmentes der Muskeln M4 mit den Retraktoren der Vorderapophyse oder seine völlige Reduktion erfolgt. Bei der *Colocasia*-Variante reicht die Reduktion des Distalfragmentes M4 für die Umwandlung des Muskelsystemes in den Lymantrientyp. Die Verwandtschaft von *Panthea* und *Colocasia* nach dem apomorphen Merkmal der interapophysalen Anordnung von M4 wird von den neuen molekulargenetischen Forschungen an Noctuiden [Noctuoidea] (MITCHELL et al., 2006) bestätigt, bei denen die enge Verwandtschaft zwischen *Panthea* und *Colocasia* mit einem hohen Zuverlässigkeitsgrad bekräftigt ist, allerdings nicht die mit den Lymantriidae.

M5 - die interapophysalen Muskeln verbinden gewöhnlich die Spitzen der Vorderapophysen mit der Basis der Hinterapophysen, aber in einigen Fällen wird die Muskel-Befestigungsstelle von den Spitzen der Vorderapophysen an ihre Basen verlagert. Diese Veränderung ist wahrscheinlich ein Beispiel von Homoplasie und kann nicht als sicheres Kriterium für die apomorphe Übereinstimmung dieser Taxa dienen. Die Lage der interapophysalen Muskeln entspricht bei den untersuchten Arten dem Grundbauplan der Lepidoptera.

M3 - die hinteren apophysalen Protraktoren des achten Segmentes verbinden die Spitzen der Vorderapophysen mit dem Hinterrand von Segment 7. Diese Muskeln bestehen aus 1 oder 2 Paaren, wobei dieser Unterschied innerhalb einer einzigen Familie festgestellt

worden ist, zum Beispiel bei Noctuidae oder Notodontidae. Dies ist ein gutes Beispiel von Homoplasie.

M6 - die hinteren apophysalen Protraktoren des neunten Segmentes verbinden die Spitzen der Hinterapophysen mit dem Tergit des achten Segmentes. Sie bestehen gewöhnlich aus 2 Muskelpaaren. Das Vorhandensein von 3 Paaren M6 bei *Lymantria monacha* ist das Ergebnis einer zusätzlichen Teilung von M6a und ist eine artspezifische Autapomorphie.

M7 sind die sternalen intersegmentalen längsläufigen Muskeln. Sie verlaufen gewöhnlich vom Sternit 7 zur gelenkigen Falte zwischen den Segmenten 7 und 8 neben dem Vaginalgebiet und erledigen die Retraktion des Segmentes 8 oder besorgen das Dehnen des Vaginalgebietes bei der Kopulation. Es gibt praktisch keine Unterschiede in der Befestigung dieser Muskeln bei den untersuchten Arten.

M10 sind apophysosternale Muskeln. Sie verbinden die Vorderapophysen und die Membranfalte unter den Analpapillen. Diese Muskeln sind konstant und treten in den Grundbauplan der Lepidoptera ein. Ihr Fehlen wird äußerst selten festgestellt und ist nur innerhalb der Noctuiformes entdeckt worden. Bei insgesamt 43 studierten Arten von Noctuiformes fehlt M10 zum Beispiel bei allen studierten Lymantriidae-Arten (6 Arten, einschließlich *Lymantria monacha*) und nur bei 2 Arten aus anderen Familien (Notodontidae - *Pterostoma palpina* (CLERCK, 1759); Arctiidae - *Mitochrista miniata* (FORSTER, 1771)).

Daher wird das festgestellte Fehlen der Depressoren der Analpapillen M10 bei *Panthea coenobita* als eine Synapomorphie dieser Art und der Lymantriidae gewertet.

Nicht alle Muskeln des Legeapparates von Noctuiformes treten in den Grundbauplan der Lepidoptera ein. Bei den Noctuidae, einschließlich *Panthea coenobita* und die Lymantriidae, sind die äußerlichen Muskeln des Oviducts M12 entwickelt. Diese Muskeln sind außerhalb der Noctuiformes bei *Hyles euphorbiae* (LINNAEUS, 1758) (Sphingidae) und *Dendrolimus pini* (LINNAEUS, 1758) (Lasiocampidae) entdeckt worden, wurden aber bei Cossidae nicht gefunden und wären folglich in den Grundbauplan der Papilionomorpha oder der Noctuiformes nicht einzuschliessen. Es ist anzunehmen, dass diese Muskeln parallel und unabhängig in verschiedenen Gruppen der höheren Lepidoptera entstanden sind.

Die Muskeln M12 funktionieren als Dilatatoren des Oviducts. Außerdem versetzt ihre Zusammenziehung den Oviduct in einen gespannten Zustand, was bei der Eiablage wichtig ist. Die Muskeln M12 gehen von den Vorderapophysen zum Oviduct und sind wahrscheinlich als Derivate der Retraktoren der Analpapillen M10 entstanden. Wahrscheinlich sind sie das Ergebnis der Teilung von M10, wobei die Befestigungsstelle eines dieser Muskeln vom Ventralgebiet der Analpapillen auf den Oviduct verlagert wurde. Dabei sind bei den Noctuidae gleichzeitig M10 und auch M12 erhalten. Die Depressoren der Analpapillen M10 sind vermutlich bei den Lymantriidae reduziert. Das Auftreten von M10 und M12 kann man als den plesiomorphen Zustand bei den Noctuidae betrachten im Vergleich zu dem der Lymantriidae, bei denen eine Reduktion von M10 (apomorpher Zustand) beobachtet wird.

Der einzige bemerkenswerte Unterschied zwischen der Muskulatur von *Panthea coenobita* und *Lymantria monacha* ist das Vorhandensein des dorsoventralen Muskels M13 am Tergit 8 bei *L. monacha*. Doch tritt dieser Muskel in verschiedenen

Lepidopteren-Familien auf. Unter den Noctuiiformes ist er bei einem Teil der Notodontidae und Arctiidae, und außerhalb der Noctuiiformes bei einigen Sphingidae, Saturniidae, Cossidae und sogar bei Yponomeutidae entdeckt worden (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 2001). Bei den Lymantriidae wurde der Muskel M13 außer bei *Lymantria monacha* nur bei *L. dispar* gefunden. Daher kann dieses Merkmal nur den Status einer Apomorphie der Gattung *Lymantria* beanspruchen.

Das zweite Merkmal, in dem sich *Panthea coenobita* und *Lymantria monacha* unterscheiden, ist die Lage der Begattungsöffnung. Bei *P. coenobita* ist sie auf Sternit 8, und bei *L. monacha* auf Sternit 7 gelegen. Daher wurde die innerhalb einer und derselben Familie variable Lage der Begattungsöffnung in die Analyse nicht eingeschlossen.

Es wurden also 2 Synapomorphien für Lymantriidae und „Pantheidae“ gefunden, obwohl die Mehrheit der aufgeführten Muskelmerkmale der Weibchen bei Lymantriidae und *Panthea coenobita* dem plesiomorphen Zustand entspricht, was den funktionalen und morphologischen Konservatismus des Ovipositors widerspiegelt:

- 1 - die interapophysale Lage der Muskeln M4;
- 2 - das Fehlen der Depressoren der Analpapillen M10.

Die männlichen Genitalmerkmale von *Panthea coenobita*, *Trichosea ludifica* und *Lymantria monacha* beinhalten viel eindeutigere Indizien für die Präzisierung der verwandtschaftlichen Stellung dieser Taxa. Wie bei der Mehrzahl der Noctuoidea besitzen die ventralen Extensoren der Valven (m8 (3)) bei diesen Arten eine juxtovalvale Position und die intravalvalen Muskeln (m5 (7)) sind gut entwickelt. Die Unterschiede in der Lage der Protraktoren des Aedoeagus (m6 (5)) (das heißt, die Befestigung an den Valven bei *Lymantria monacha* und *Trichosea ludifica* oder am Annulus bei *Panthea coenobita*) haben wegen oftmalig auftretender Homoplasie dieses Merkmales innerhalb der Großgruppen und der phylogenetisch jungen Gruppen eine geringe Aussagekraft.

Einen wesentlich höheren Wert für die stammesgeschichtliche Analyse der Noctuoidea hat das Auftreten von Paratergalskleriten in den männlichen Genitalien (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 1997). Diese Sklerite sind Derivate des doppelten Vinculums, das ein Ergebnis der Sklerotisation darstellt, die mit dem Vorderrand des neunten Segmentes verbunden ist. Ein solches doppelwandiges Vinculum findet sich praktisch bei allen höheren Lepidoptera, zum Beispiel bei Bombycoidea oder Papilionoidea. Eine gleichartige Sklerotisation der Intersegmentalmembran sorgt für die zweite Schicht des Vinculums, die zweifellos eine mechanische Rolle spielt. Das zweischichtige rinnenartige Vinculum dient als eine effiziente Stütze für die Valven.

Die doppelte Articulation zwischen dem Tegumen und Vinculum im lateralen Bereich des Genitalsegmentes findet sich fast in allen Familien der Noctuoidea. Hier werden in der Gelenkregion von Vinculum mit dem Tegumen Paratergalsklerite gebildet. Als typisches Beispiel für eine solche doppelte Artikulation und dem Vorkommen von Paratergalskleriten kann die Skelettkonstruktion der männlichen Genitalien von *Trichosea ludifica* (Abb. 10) dienen. Auf der Abbildung kann man die Artikulation des Vinculums mit dem Tegumen (a) und die Sklerotisation des doppelten Vinculums, gelenkig verbunden mit dem Tegumen, den sogenannten Paratergalsklerit (b) sehen. Obwohl das doppelte tegumino-vinculäre Gelenk und die Paratergalsklerite nicht bei allen Noctuoidea entwickelt sind, kann dieses Merkmal wahrscheinlich als dem

Grundbauplan der Noctuoidea zugehörig betrachtet werden. Diese Zuordnung zum Grundbauplan erfolgt aufgrund der Verteilung des Merkmales in den Familien der Noctuoidea: die Paratergalsklerite mit den daran befestigten Muskeln m4 sind den primitiven Taxa eigen. So sind sie innerhalb der Familie Arctiidae bei der archaischen Subfamilie Lithosiinae, bei den Callimorphinae und einigen Arctiinae entwickelt, aber fehlen bei den morphologisch abgeleiteteren Gattungen dieser Subfamilie, zum Beispiel bei *Arctia* SCHRANK, 1802, *Spilosoma* CURTIS, 1825, *Spilarctia* BUTLER, 1875, *Diaphora* STEPHENS, 1827 (TIKHOMIROV, 1979 b). Bei den Syntominiinae sind Paratergalsklerite bei *Dysauxes ancilla* (LINNAEUS, 1767) und in der Gattung *Amata* FABRICIUS, 1807 (Subgenus *Syntomis* OCHSENHEIMER, 1898) entwickelt. Hingegen sind die Paratergalsklerite bei der stark abgeleiteten neotropischen *Calonotos plumulata* KLAGES, 1906, einem Mitglied der Ctenuchinae, ganz mit dem Tegumen zusammengewachsen (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 1997). Die Befestigungsstelle von m4 geht in diesem Fall nochmalig auf das Tegumen über. Paratergalsklerite sind auch für Aganaidae (KUZNETZOV & STEKOLNIKOV, 1989) beschrieben.

Auch für die Familie Noctuidae ist die Entstehung des beweglichen tegumino-vinculären Gelenkes und der Paratergalsklerite charakteristisch, an denen die Muskeln m4 ansitzen. Bei den primitivsten Eulen, beispielsweise bei der Nolinae-Serie (Nolinae, Chloephorinae, Sarrothripinae, etc.), sind Paratergalsklerite entwickelt, aber m4 ist mit ihnen noch nicht verbunden, sondern inseriert am Vinculum.

Dieser Zustand der Paratergalsklerite ohne Ansatz von m4 wird als Plesiomorphie betrachtet, als Apomorphie hingegen die Verlagerung der Befestigungsstelle von m4 auf die Paratergalsklerite. Paratergalsklerite mit Muskeln m4 sind auch auf dem quadrifinen phylogenetischen Zweig der Noctuidae entwickelt (Hypeninae, Hermininae und Rivulinae), mit Ausnahme der Catocalinae. Bei 24 untersuchten Catocalinae-Gattungen fehlen die Paratergalsklerite, aber bei einigen Arten (*Pangrapta vasava* (BUTLER, 1881), *Hypostrotia cinerea* (BUTLER, 1878) und *Mecodina subviolacea* (BUTLER, 1881)) sind sie auch abgetrennt und bilden die Ansatzstelle von m4 (TIKHOMIROV, 1979c), was das Fehlen der Paratergalsklerite bei vielen Catocalinae als eine Konvergenz erkennen läßt. Bei den trifinen Noctuidae sind Paratergalsklerite mit nur ganz wenigen Ausnahmen entwickelt.

Die folgenden Ergebnisse können also formuliert werden:

1. Das Vorhandensein von Paratergalskleriten ist ein bei allen Subfamilien der Noctuidae vorkommendes Merkmal, während die Befestigung von m4 an den Paratergalskleriten eine Synapomorphie nur für den Teil der Noctuidae außer der Nolinae-Serie ist.
2. Das Fehlen der Paratergalsklerite bei einigen Eulen und Befestigung von m4 auf dem Tegumen kann man innerhalb der Noctuidae als den apomorphen Zustand (Reduktion) betrachten.

Falls die aufgeführten Ergebnisse richtig sind, so ist das Fehlen des Paratergalsklerites bei *Panthea* und *Colocasia* ebenfalls der apomorphen Zustand, wie auch das Fehlen des tegumino-vinculären Gelenkes bei Lymantriidae. Im Gegensatz dazu werden das gut entwickelte tegumino-vinculäre Gelenk und die großen Paratergalsklerite bei *Trichosea ludifica* im Unterschied zur ungeteilten lateralen Zone des Genitalsegmentes bei *Panthea* und *Colocasia*, als der plesiomorphe Zustand betrachtet. Doch geschieht die Reduktion

der Paratergalsklerite oder ihre Verschmelzung mit dem Tegumen, wie schon bemerkt wurde, unabhängig in verschiedenen Gruppen der Noctuoidea und kann nicht zu einem ersten Grund für die zwingende Abtrennung von *Trichosea* von den anderen „*Pantheidae*“ dienen.

Also gehören die Gattungen *Panthea*, *Colocasia* und *Trichosea* (und vermutlich eine ganze Anzahl weiterer Gattungen, die nicht untersucht werden konnten und die gewöhnlich als Subfamilie Pantheinae der Noctuidae oder als eine besondere Familie Pantheidae aufgefaßt werden) eher zu den Lymantriidae und nehmen eine vermittelnde Stellung zu den Noctuidae ein. Diese Annahme entspricht den stammesgeschichtlichen Erkenntnissen von KITCHING & RAWLINS (1999) am besten, und wir folgen diesen Autoren vorläufig in der Anerkennung einer eigenen Familie „*Pantheidae*“.

### **Die taxonomische Stellung von *Diloba***

Die Gattung *Diloba* nimmt ebenfalls eine instabile Position im System ein. Diese Gattung wurde als eine eigene Familie Dilobidae (KIRIAKOFF, 1970) innerhalb der Notodontoidea betrachtet oder auch direkt in die Familie Notodontidae eingereiht (NYE, 1975). Zu Anfang des 19. Jahrhunderts betrachteten die Systematiker die Gattung als Mitglied der Familie Noctuidae (HAMPSON, 1913), entweder als eine Gattung in der Subfamilie Acronictinae, oder öfter als eine eigenständige monotypische Subfamilie Dilobinae (SPEIDEL et al., 1996, etc.). Schließlich war die Gattung *Diloba* auch zusammen mit Acronictinae und Pantheinae in der Familie Orgyidae (= Lymantriidae) untergebracht (KOZHANCHIKOV, 1950). Es stellt sich also in diesem Fall die komplizierte Aufgabe, welche der drei stammesgeschichtlichen Stellungen (Verwandschaft mit Notodontidae, Noctuidae oder Lymantriidae) die korrekte ist. Die Stellung von *Diloba* bei den Thyatiridae [„*Cymatophoridae*“] (SEITZ, 1912) muß nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse gewiß abgelehnt werden.

Die phylogenetische Verknüpfung der Gattung *Diloba* mit den Notodontidae wird von der Tympanalorgan-Morphologie nicht bestätigt, und die Entwicklung der Bedeckung mit Afterwolle (Coretrogyn) bei *Diloba caeruleocephala* und *Traumatocampa pinivora* (Notodontidae) und das Auftreten der Muskelfasern m1, die die Kuppel des Tergites des siebenten Segmentes mit den Vorderapophysen verbinden, stellen gewiß gute Beispiele von Homoplasie dar. Die Coretrogyn bei *Diloba* und *Traumatocampa* haben verschiedene Lage, wie auch die Topologie der Muskeln m1 unterschiedlich ist. Die Befestigung von m1 direkt am Uncus, nicht aber an der Gnathos (sichere Autapomorphie der Familie Notodontidae!) widerspricht der Annäherung der Gattung *Diloba* an diese Familie durch KIRIAKOFF (1970) auch.

Verwandschaftlichen Beziehungen von *Diloba* mit den Lymantriidae haben sich ebenfalls nicht bestätigt. Die apomorphen Merkmale, die bei Lymantriidae und „*Pantheidae*“ im Aufbau der Muskulatur des Legeapparates beobachtet worden sind (siehe oben), befinden sich bei *Diloba* im plesiomorphen Zustand. Das sind:

- 1 - der Depressor der Analpapillen M10, bei den Lymantriidae fehlend, existiert hier neben M12;
- 2 - eine typische tergo-apophysale Lage beider Muskelpaare M2 und M4 ist vorhanden, aber in keinem Fall eine interapophysale Anordnung.

Die Topographie der Hauptmuskeln des Legeapparates ist mit der Topographie der Muskeln bei den Noctuidae identisch. Man kann eine bedeutende symplesiomorphe Ähnlichkeit der Muskulatur der weiblichen Terminalien von *Diloba* und den Noctuidae feststellen. Die einzige ernsthafte Synapomorphie im Aufbau des Legeapparates von *Diloba* und den übrigen Noctuidae ist das gleichzeitige Auftreten gut entwickelter Muskeln M10 und M12. Gleichzeitig verbinden die tergalen längsläufigen Muskeln M1 im siebenten Segment das Tergit mit dem Ende der Vorderapophysen. Es ist dies eine einzigartige Autapomorphie, die die Ursprünglichkeit dieser Art demonstriert.

Fast alle Merkmale der männlichen und weiblichen Terminalien zeigen den plesiomorphen Zustand und erlauben es nicht, Licht auf die Position des Taxons im Noctuoidea-System zu werfen außer das Vorhandensein der Depressoren der Analpapillen M10, die die Noctuiden-Natur von *Diloba* aufzeigen. Das System der Valven-Muskeln, das innerhalb der Familie Noctuidae ziemlich variabel ist und bei der stammesgeschichtlichen Analyse (TIKHOMIROV, 1979c) verwendet wurde, könnte sogar zum Ausschluß der Gattung aus den Noctuidae dienen.

Die valvalen Muskeln, die Flexoren der Valven m4 und die dorsalen Extensoren der Valven m3 (2), treten in den Grundbauplan der Papilionomorpha ein. Die Muskeln m3 (2) beginnen auf dem Vorderrand des Tegumens paramedial und verlaufen ventral zu den Apodemalstrukturen an der Basis des Costalrandes der Valven. Diese Lage der Muskelbefestigungspunkte ist in den basalen Gruppen der Papilionomorpha außerordentlich konstant. Eine solche plesiomorphe Lage von m3 (2) ist unter den Noctuiformes bei *Oenosandra boisduvalii* NEWMAN, 1856 beschrieben (SPEIDEL et al., 1996; KUZNETZOV et al., 2004). Die Flexoren der Valven m4 verlaufen im plesiomorphen Zustand vom Vinculum dorsal zu den speziellen Apodemen an der Basis des Costalrandes der Valven. Eine ähnliche Lage der dorsalen Flexoren der Valven m4 ist bei der Nolinae-Serie bekannt.

Innerhalb der Noctuoidea unterliegt das Ausgangsschema der Anordnung und des Funktionierens der valvalen Muskeln bemerkenswerten Veränderungen. Es existieren 2 Hauptthesen der Evolution dieser Muskeln bei Noctuoidea.

Nach TIKHOMIROV (1979a,b,c) werden die tergalen Extensoren der Valven m3 (2) bei Arctiidae, Lymantriidae und quadrifinen Noctuidae, einschließlich der Pantheinae, reduziert, aber bei trifinen und einigen anderen Noctuidae beibehalten.

Nach einer anderen Hypothese (SPEIDEL et al., 1996) ist die Reduktion der Extensoren der Valven m3 (2) eine Synapomorphie für die überwiegende Mehrheit der Noctuiformes [Noctuoidea], ausschließlich nur der Oenosandridae. Die Anwesenheit von 2 Paaren valvaler Muskeln wird bei den trifinen Noctuidae als das Ergebnis einer Aufspaltung von m4 bewertet. Diese Bewertung geschah aufgrund der Merkmalsverteilung, die eine Homologisierung von m3 (2) bei den nicht zu den Noctuiformen gehörenden Taxa und den abgeleiteten trifinen Noctuiden nicht zuläßt, ohne eine mehrfache Reduktion anzunehmen. Die Tendenz, m3 (2) zurückzubilden, ist aber innerhalb der Lepidoptera weit verbreitet. Mehrmalige Reduktion ist also nicht außergewöhnlich. Zwei valvale Muskeln treten sowohl bei *Trichosea* als auch bei *Diloba* und den trifinen Eulen (TIKHOMIROV, 1979a, c) auf, während bei *Panthea* nur ein valvaler Muskel vorhanden ist. Bei den „Pantheidae“, Lymantriidae, quadrifinen Noctuidae und Notodontidae fehlt m3 (2). Die Reduktion von m3 (2) kann sicher nicht als eine aussagekräftige

Synapomorphie der besagten Gruppen herangezogen werden, mindestens einmal (bei den Notodontidae) ist bei den Noctuiformes diese Reduktion aller Wahrscheinlichkeit nach konvergent erfolgt, bei den übrigen Gruppen ist noch zu klären, ob m3 (2) auch wirklich in allen Fällen homolog ist.

Von ihren Ansatzstellen her sind die Muskeln m3 (2) in den einzelnen Gruppen durchaus verschiedenartig.

Bei *Trichosea ludifica* inseriert m3 (2) sowohl am Tegumen als auch am Paratergalskerit.

Ganz ähnlich ist die Situation bei den trifinen Noctuidae, wo ebenfalls 2 Paare valvaler Muskeln vorhanden sind. Eines von ihnen inseriert an den Paratergalskleriten und ist den Flexoren der Valven m4 homolog. Das zweite Muskelpaar inseriert am Vorderrand des Tegumens in bedeutendem Abstand von seinem medialen Gebiet und dieser Muskel ist nach TIKHOMIROV wirklich m3 (2), funktioniert aber offenbar als Synergist zu m4. Von SPEIDEL et al. (1996) wird dieser Muskel als m4-2 bezeichnet.

Bei *Diloba* entspricht die dorsomediale Befestigung von m3 (2) auf dem Tegumen und das antagonistische Funktionieren mit m4 ganz genau dem Grundbauplan bei den Papilionomorpha, und wurde bei den Noctuiformes nur bei der Nolinae-Serie und *Oenosandra* bisher festgestellt! Morphologisch wäre dieser Muskel also ganz eindeutig als homolog mit m3 (2) anzusprechen und verleiht *Diloba* eine ganz ursprüngliche Stellung bei den Noctuidae.

### Danksagung

Die Forschung wurde mit finanzieller Unterstützung des russischen Fonds für Grundlagenforschung (Projekt 05-04-48179 und 08-04-00295) und des Programmes des Präsidenten der Russischen Föderation "Führende wissenschaftliche Schulen" (Projekt № 7130.2006.4 und IIII-963.2008.4) durchgeführt. Die Autoren sind den Kollegen V. V. DUBATOLOV (Nowosibirsk) und N. A. SCHAPOVAL (St.-Petersburg) für das in der Natur gesammelte und zur Untersuchung überlassene Material dankbar. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) danken wir für ihre Unterstützung in einem früheren Forschungsabschnitt (Na 90/17-1). Außerdem waren uns Thomas J. Witt (München) und Amy Junnila (Quebec) bei der Abfassung des Textes behilflich.

### Literatur

- AUBERT, J. F. & C. BOURSIN (1953): Les Phalénides (Noctuelles) du Jura (Revision de la nomenclature et introduction à la faune des Macrolépidoptères du Jura). — Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. **22**: 115-126.
- BECK, H. (1960): Die Larvalsystematik der Eulen (Noctuidae). — Akademie Verlag, Berlin. 406 S.
- BIRKET-SMITH, S. J. R. (1965): A revision of the West African eilemic moths, based on the male genitalia (Lep. Arctiidae: Lithosiinae, incl. gen. Crocosia, Eilema, Lithosia, Pelosia, Phryganopsis). — Papers from the Faculty of Science. Haile Sellassie I University. Addis Ababa (Series C) **1**: 1-161.

- COMMON, I. F. B. (1990): Moths of Australia. — Melbourne. 535 S.
- FIBIGER, M. & J. D. LAFONTAINE (2005): A review of the higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera) with special reference to the Holarctic fauna. — *Esperiana*. **11**: 7-92.
- HAMPSON, G. F. (1903): Catalogue of the Noctuidae in the collection of the British Museum. **4**. — London, xx + 689 pp.
- HAMPSON, G. F. (1913): Catalogue of the Noctuidae in the collection of the British Museum. **13**. — London, xiv + 609 pp.
- HEPPNER, J. B. (1998): Classification of Lepidoptera. Part 1. Introduction. — *Holarctic Lepidoptera*, Gainesville, **5** (Suppl. 1). 148+6 S.
- KIRIAKOFF, S. G. (1970): Die Stellung von *Diloba caeruleocephala* (L.) im Lepidopteren-System. — *Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen* **19**: 101-104.
- KITCHING, I. J. (1984): An historical review of the higher classification of the Noctuidae. — *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology series)* **49** (3): 153-234.
- KITCHING, I. J. & J. E. RAWLINS (1999): Noctuoidea. — *In*: N.P. Kristensen (ed.). *Handbook of Zoology*. **4**. Arthropoda: Insecta. Pt. 35. Lepidoptera, Moths and Butterflies. **1**: Evolution, systematics and biogeography. Berlin, New York. S. 356-401.
- KOZHANCHIKOV, I. V. (1950): Volnyanki (Orgyidae). — *Fauna SSSR, nov. ser.* **42**. *Nasekomye cheshuekrylye*. **13**. Moskva, Leningrad, 482 S. (In Russisch).  
Кожанчиков И.В. Волнянки (Orgyidae). — Фауна СССР, нов. сер. **42**. Насекомые чешуекрылые. **13**. Москва, Ленинград. 482 с.
- KRISTENSEN, N. P. (ed.) (1999): *Handbook of Zoology*. **4**. Arthropoda, Insecta. Pt.35. Lepidoptera: Moths and Butterflies. **1**. Berlin, New York, 491 S.
- KUZNETZOV, V. I., NAUMANN, C. M. (†), SPEIDEL, W. & A. A. STEKOLNIKOV, A. (2004): The skeleton and musculature of male and female terminalia in *Oenosandra boisduvalii* Newman, and the phylogenetic position of the family Oenosandridae (Lepidoptera). — *Shilap. Revista de Lepidopterologica*. **32**: 297-313.
- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV (1984): The evolution and system of higher taxa of tortricid moths (Lepidoptera, Tortricidae) of the world fauna with reference to the comparative morphology of genitalia. — *Papers at the 36<sup>th</sup> Annual N.A. Holodkovsky Memorial Lecture*: 51-96. (In Russisch).  
Кузнецов В.И., Стекольников А.А. (1984): Эволюция и система высших таксонов листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) мировой фауны с учетом сравнительной морфологии гениталий. — Докл. на 36 ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского 1 апреля 1983 г.: 51-91.
- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV (1989): Position of the tropical family Aganaidae in the system of the Noctuoidea (Lepidoptera) according to the results of a study of functional morphology of the male genitalia. — *Proceedings of the Zoological Institute, Akademy of Sciences of the USSR, Leningrad*. **202**: 200-210. (In Russisch).  
Кузнецов В.И., Стекольников А.А. (1989): Положение тропического семейства Aganaidae в системе Noctuoidea (Lepidoptera) по результатам изучения функциональной морфологии гениталий самцов. — Труды Зоологического института АН СССР, Ленинград. **202**: 200-210.

- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV (1997): Position of Nyctemerini, Ctenuchinae, Syntominae, Agaristine in the system of Noctuoidea (Lepidoptera) according to the results of study on the functional morphology of the male genitalia. — Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta (Serija 3, Biologija), **2**: 3-14 (In Russisch).
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. (1997): Положение Nyctemerini, Ctenuchinae, Syntominae, Agaristine, в системе Noctuoidea (Lepidoptera) по результатам исследования функциональной морфологии гениталий самцов. — Вестник СПб гос. ун-та (Сер. 3, биология), **2**: 3-14.
- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV (2001): New approaches to the system of Lepidoptera of world fauna (on the base of the functional morphology of abdomen). — Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, "Nauka"), **282**. 462 S. (In Russian).
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. (2001): Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). — Труды Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, «Наука»). **282**. 462 с.
- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV (2004): Musculature of female terminal segments and its significance in systematics of the superfamilies Notodontoidea and Noctuoidea (Lepidoptera: Noctuiformes) — Entomologicheskoe Obozrenie **83** (2): 286-307. [engl. Übersetzung in Entomological Review, **84** (2): 154-171]
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. (2004): Мускулатура терминальных сегментов самок и ее значение в систематике надсемейств Notodontoidea и Noctuoidea (Lepidoptera: Noctuiformes) — Энтомологическое обозрение. **83** (2): 286-307.
- LAFONTAINE, J. D. & M. FIBIGER (2006): Revised higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). — Canadian Entomologist **138**: 610-635.
- MITCHELL, A., MITTER, C. & J. C. REGIER (2006): Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): evidence from two protein-coding nuclear genes. — Systematic Entomology **31**: 21-46.
- NYE, I. W. B. (1975): The generic names of moths of the world. **1**. Noctuoidea (part): Noctuidae, Agaristidae, and Nolidae. — British Museum, London, 568 S.
- РЯБОВ, М. А. (1973): A review of morphology of the noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae). — Horae Societatis Entomologicae Unionis Sovieticae. **56**: 234-264 [in Russisch].
- Рябов М. А. (1973): Обзор основных морфологических признаков совок. — Труды Всесоюзного Энтомологического общества. **56**: 234-264.
- RAZOWSKI, J. (1983): Motyle (Lepidoptera) Polski. Cz.VI - Olethreutinae: Olethreutidii. — Monografie fauny Polski. Warszawa, Kraków (Panstw. Wydawn. Nauk) **13**. 177 S.
- SEITZ, A. (1912): *Diloba*. In SEITZ, A. (ed.) ([1907]-1913): Die Gross-Schmetterlinge der Erde. **2**. Die Palaearktischen Spinner & Schwärmer. — Stuttgart, vii+479 S., 56 Taf.
- SPEIDEL, W., FÄNGER, W. & C. M. NAUMANN (1996): Phylogeny of the Noctuidae (Lepidoptera). — Systematic Entomology **21** (3): 219-251.
- SPEIDEL, W. & C M. NAUMANN (1995): Further morphological characters for a phylogenetic classification of the Noctuidae (Lepidoptera). — Beiträge zur Entomologie. Berlin. **45** (1): 119 – 135.
- SPEIDEL, W. & C. M. NAUMANN (†) (2005): A survey of family-group names in noctuid moths (Insecta: Lepidoptera). — Systematics and Biodiversity. **2**: 191 – 221.

- СТЕКOLNIKOV, A. A. (1965): Functional morphology of the copulative apparatus in some Lepidoptera. — *Entomologicheskoe Obozrenie*. **44** (1): 258-271 [engl. Übersetzung in *Entomological Review*. **44**: 143–149].
- Стекольников А.А. (1965): Функциональная морфология копулятивного аппарата некоторых Lepidoptera. — *Энтомологическое обозрение*. **44** (1): 258-271.
- СТЕКOLNIKOV, A. A. & V. I. KUZNETZOV (2003): The evolution of male genitalia, phylogeny, and systematic position of the subfamilies Baroniinae Salvin, 1893, Luehdorfiinae Tutt, 1896 stat. n., and Zerynthiinae Grote, 1899 in the family Papilionidae (Lepidoptera). — *Entomologicheskoe Obozrenie*. **82** (3): 548-565. [engl. Übersetzung in *Entomological Review*, **83** (4): 436–450].
- Стекольников А.А., Кузнецов В.И., (2003): Эволюция гениталий самцов, филогенез и положение подсемейств Baroniinae Salvin, 1893, Luehdorfiinae Tutt, 1896 stat. n. и Zerynthiinae Grote, 1899 в семействе сем. Papilionidae (Lepidoptera). — *Энтомологическое обозрение*. **82** (3): 548-565.
- СТЕКOLNIKOV, A. A. & V. I. KUZNETZOV (2005): The evolution of the skeleton and musculature of the male genitalia in family Lycaenidae (Lepidoptera,). I. Sections *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. — *Entomologicheskoe Obozrenie*. **84** (4): 738-760. [engl. Übersetzung in *Entomological Review*, **85** (9): 1055–1073]
- Стекольников А.А., Кузнецов В.И., (2005): Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). I. Секции *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. — *Энтомологическое обозрение*. **84** (4): 738-760.
- ТИХОМИРОВ, А. М. (1979a): Phylogenetic relationships in the family Noctuidae (Lepidoptera) on the base of study of functional morphology of male genital apparatus. — *Proceedings of the Zoological Institute, Akademy of Sciences of the USSR, Leningrad*. **82**: 75-99. (in Russisch).
- Тихомиров А.М. (1979a). Филогенетические связи в семействе Noctuidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов. — *Труды Зоологического института АН СССР, Ленинград*. **82**: 75-99.
- ТИХОМИРОВ, А. М. (1979b): The phylogenetic relationships and classification of European Arctiidae (Lepidoptera,.) as indicated by the the functional morphology of the male genitalia. — *Entomologicheskoe Obozrenie*. **58** (1): 116-127. [engl. Übersetzung in *Entomological Review*, **58**: 63-69]
- Тихомиров А.М. (1979b). Филогенетические отношения и классификация медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) европейской фауны на основе функциональной морфологии гениталий самцов. — *Энтомологическое обозрение*. **58** (1): 116-127.
- ТИХОМИРОВ, А. М. (1979c): The system and phylogeny of the Palearctic Noctuidae (Lepidoptera) as indicated by the functional morphology of the male genitalia. — *Entomologicheskoe Obozrenie*. **58** (2): 373-387. [engl. Übersetzung in *Entomological Review*, **58**: 119-133.]
- Тихомиров А.М. (1979c). Система и филогения палеарктических совков (Lepidoptera, Noctuidae) на основе функциональной морфологии гениталий самцов. — *Энтомологическое обозрение*. **58** (2): 373-387.
- ТИХОМИРОВ, А. М. (1979d): The functional morphology of the male genital apparatus and taxonomic division of the European Notodontidae (Lepidoptera). — *Proceedings of the Zoological Institute, Akademy of Sciences of the USSR, Leningrad*. **83**: 104-119 [in Russisch].

Тихомиров А. М. (1979d): Функциональная морфология гениталий самцов и таксономическое деление европейских хохлаток (Lepidoptera, Notodontidae). — Труды Зоологического института АН СССР, Ленинград. Т. **83**: 104-119.

ТИХОМИРОВ, А. М. (1981): Taxonomic structure of the family Notodontidae and its position in the system of Lepidoptera with regard of functional morphology of genitalia of species from the Far East. — Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR, Leningrad. **103**: 62-72 [in Russisch].

Тихомиров А. М. (1981): Таксономическая структура семейства Notodontidae и его положение в системе чешуекрылых (Lepidoptera,) с учетом функциональной морфологии гениталий дальневосточных видов. — Труды Зоологического института АН СССР, Ленинград. **103**: 62-72.

### **Erklärungen zu den Abbildungen 1-21**

Muskeln der männlichen Genitalien: m1, m2 (10), m3 (2), m4 [m4a und m4b], m5 (7), m6 (5) [m6 (5)a und m6 (5)b], m7 (6), m8 (3)

Muskeln der weiblichen Terminalien: M1 [M1a, M1b, M1c], M2, M3 [M3a und M3b], M4 [M4a und M4b], M5, M6 [M6a, M6b], M7, M10, M12, M13 und Mpl

Sklerite, Gelenkstrukturen und innere Organe:

A - Anus

a – Artikulation des Vinculums mit dem Tegumen

A.a – Vorderapophyse

A.C – Tuba analis

A.p – Hinterapophyse

Ae – Aedoeagus

b – Artikulation des Vinculums mit dem sekundären Vinculum (Sklerotisation der Intersegmentalmembran)

C – Coecum Penis (Basalauswuchs des Aedoeagus)

Ju – Juxta

O.b – Ostium bursae

Ov – Oviductus

PS – Paratergalsklerit

S – Saccus

SP – Subanalplatte

T – Tegumen

Tr – Transtilla

U - Uncus

Va – Valva

Vi – Vinculum

Vis – sekundäres Vinculum

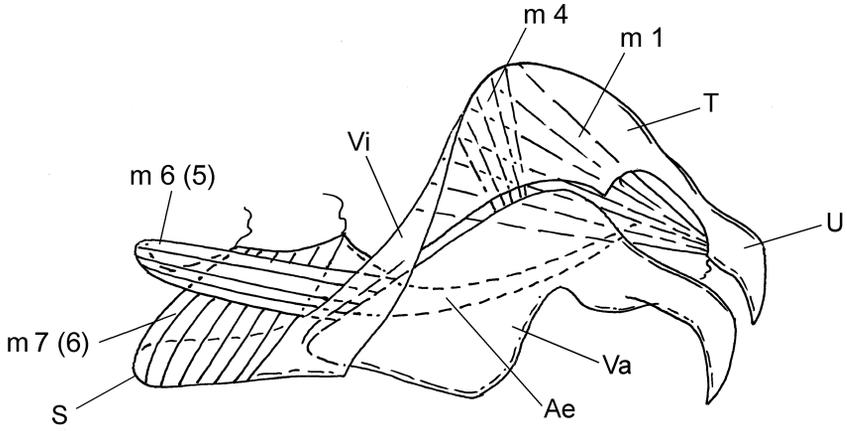


Abb. 1. *Lymantria monacha* L., ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Lateralansicht.

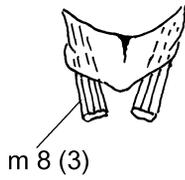


Abb. 2. *Lymantria monacha* L., ♂, Juxta mit den Muskeln, Hinteransicht.

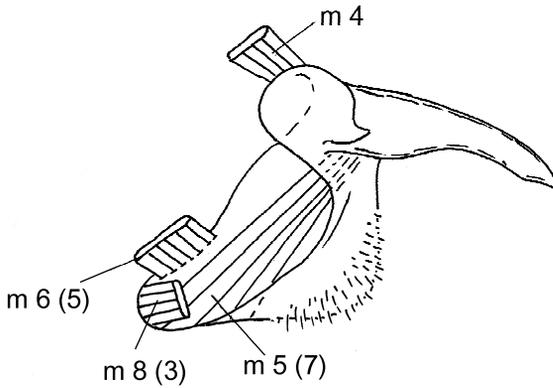


Abb. 3. *Lymantria monacha* L., ♂, Valve mit den Muskeln, Medialseite.

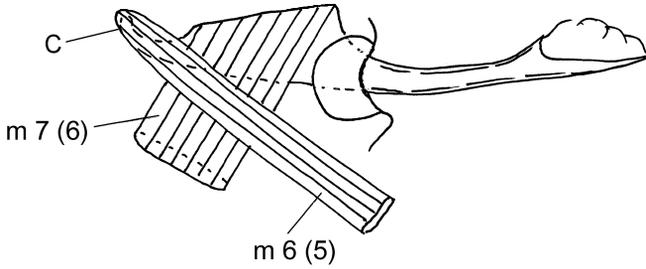


Abb. 4. *Lymantria monacha* L., ♂, Aedoeagus mit den Muskeln, Lateralansicht.

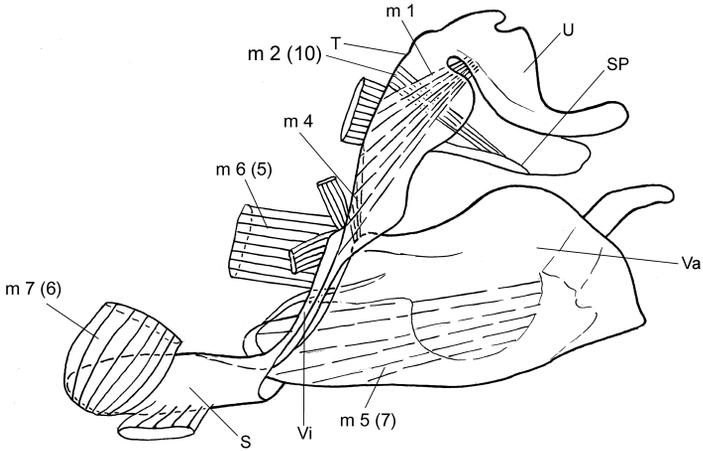


Abb. 5. *Panthea coenobita* ESP. ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Lateralansicht.

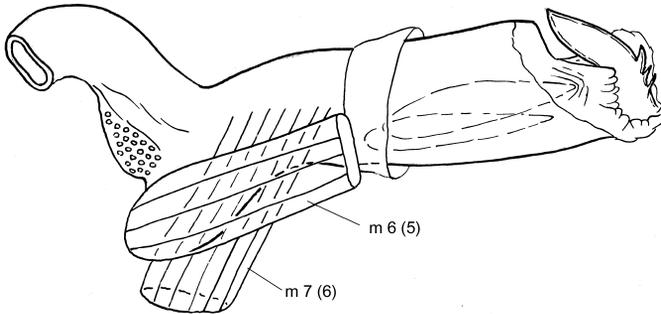


Abb. 6. *Panthea coenobita* ESP. ♂, Befestigung der Muskeln am Aedoeagus, Lateralansicht.

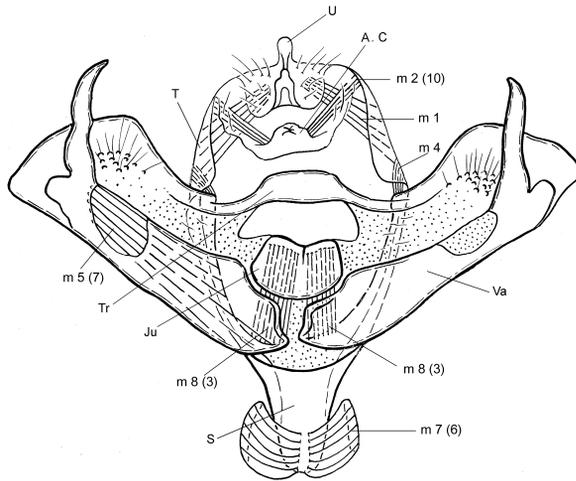


Abb. 7. *Panthea coenobita* ESP. ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Hinteransicht.

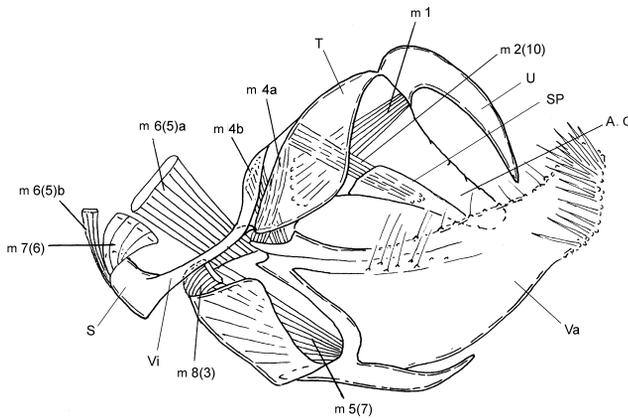


Abb. 8. *Trichosea ludifica* L. ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Lateralansicht (die vordere Valve und der Aedoeagus sind nicht dargestellt).

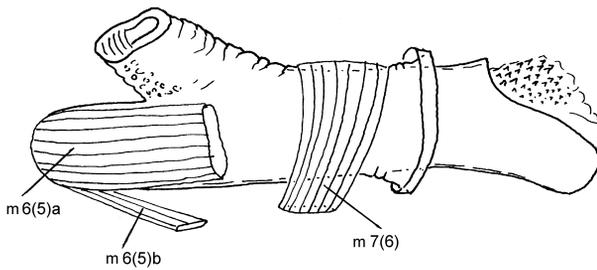


Abb. 9. *Trichosea ludifica* L. ♂, Befestigung der Muskeln am Aedoeagus, Lateralansicht.

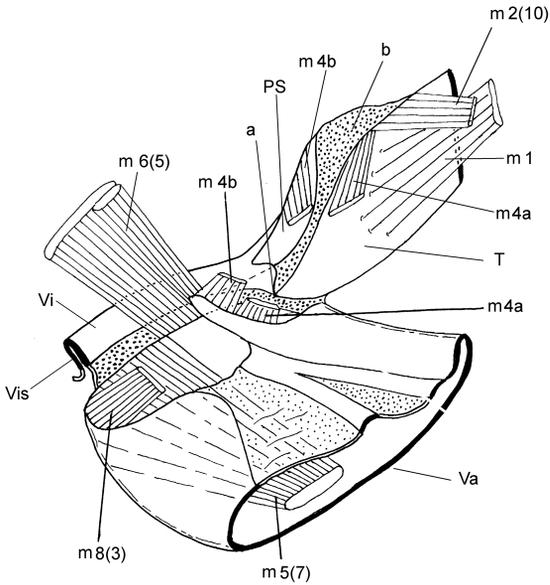


Abb. 10. *Trichosea ludifica* L. ♂, Befestigungspunkte der Valvalmuskeln, ein Fragment der Genitalien: Teil des Tegumens, Teil des Vinculum und Basis der Valve.

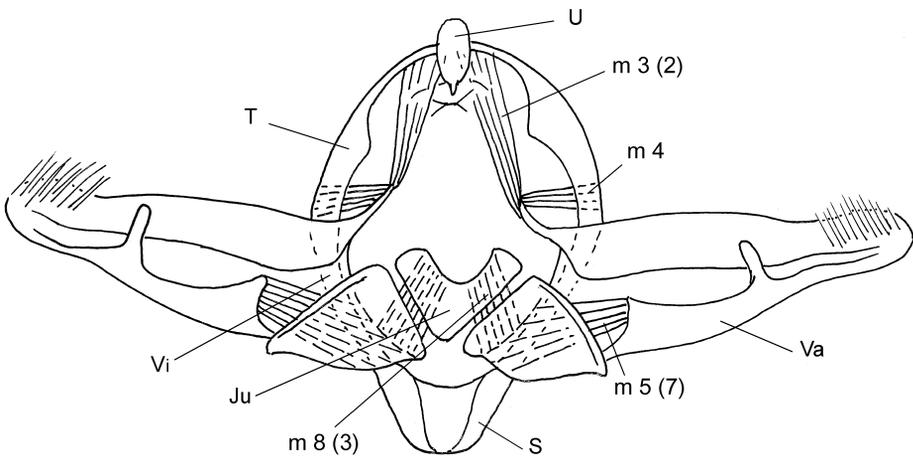


Abb. 11. *Diloba caeruleocephala* L., ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Lateralansicht. Aedoeagus und m5 (7) sind nicht dargestellt.

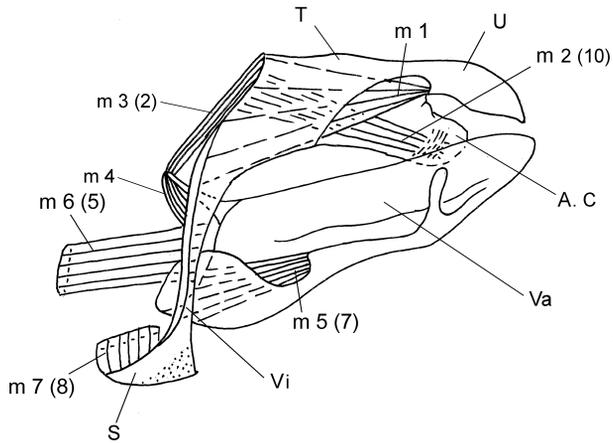


Abb. 12. *Diloba caeruleocephala* L., ♂, Lage der Muskeln in den Genitalien, Lateralansicht. Aedeagus, m1 und m2 (10) sind nicht dargestellt.

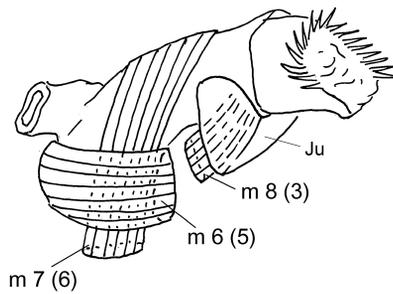


Abb. 13. *Diloba caeruleocephala* L., ♂, Befestigung der Muskeln am Aedeagus, Lateralansicht.

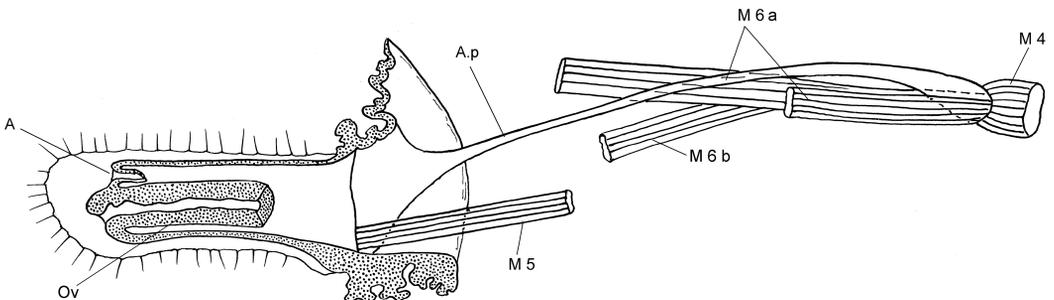


Abb. 14. *Lymantria monacha* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 9, Sagittalschnitt.

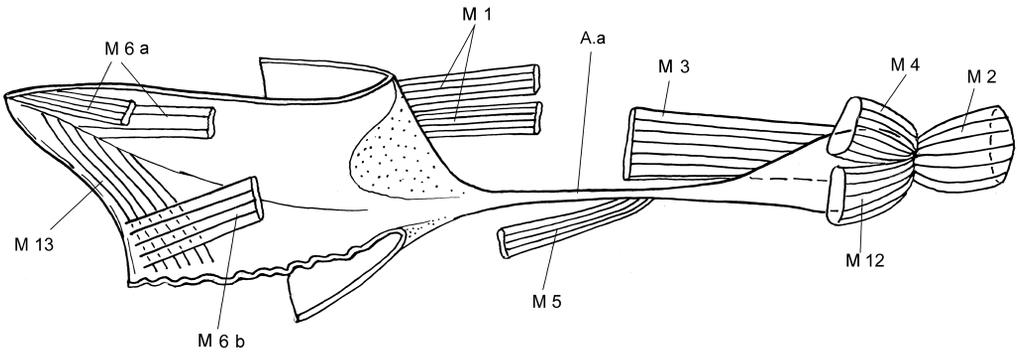


Abb. 15. *Lymantria monacha* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 8, Sagittalschnitt.

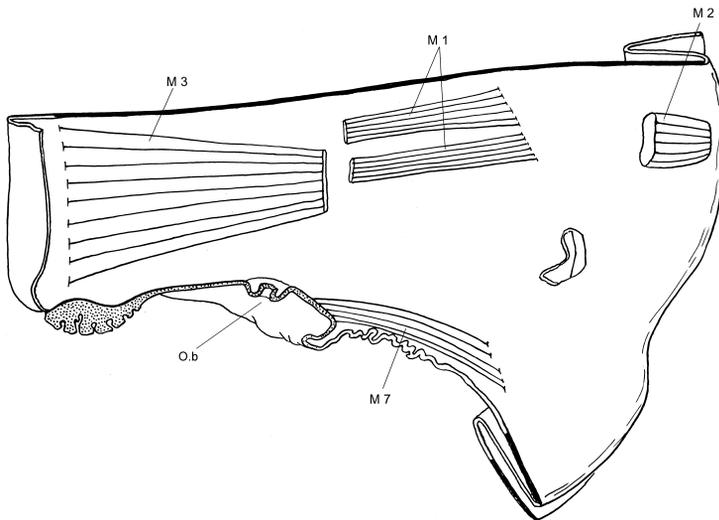


Abb. 16. *Lymantria monacha* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 7, Sagittalschnitt, die pleuralen Muskelfasern nicht gezeichnet.

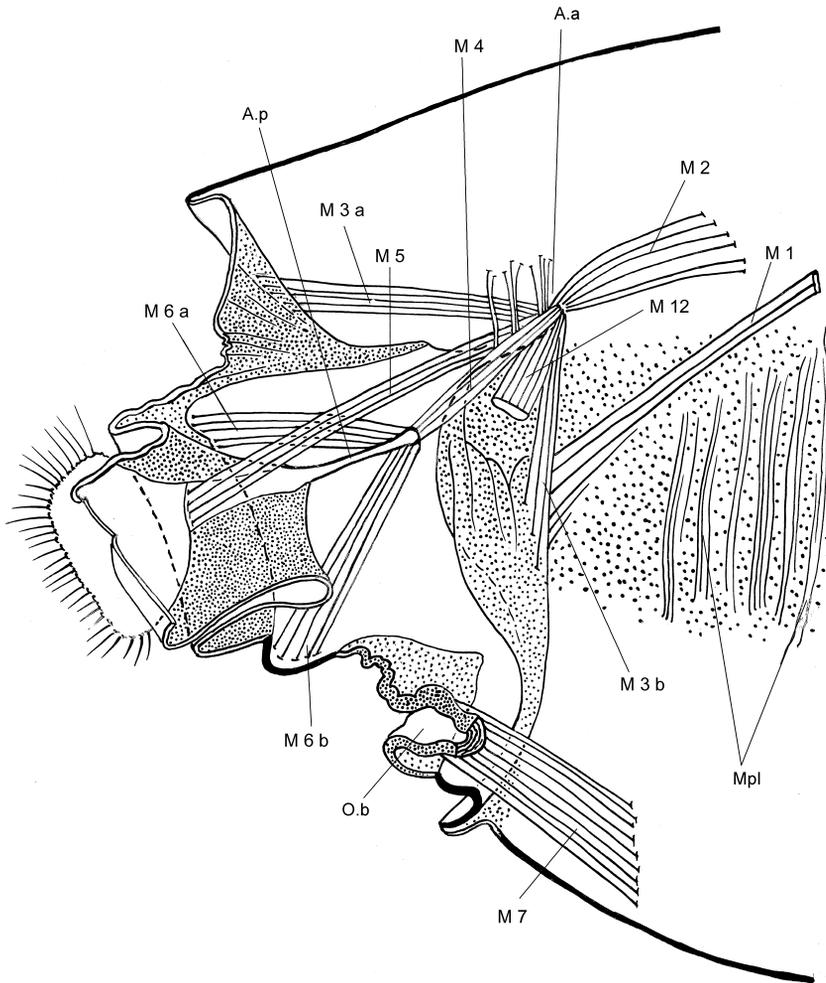


Abb. 17. *Panthea coenobita* ESP., ♀, Lage der Muskeln in den Terminalien, Sagittalschnitt.

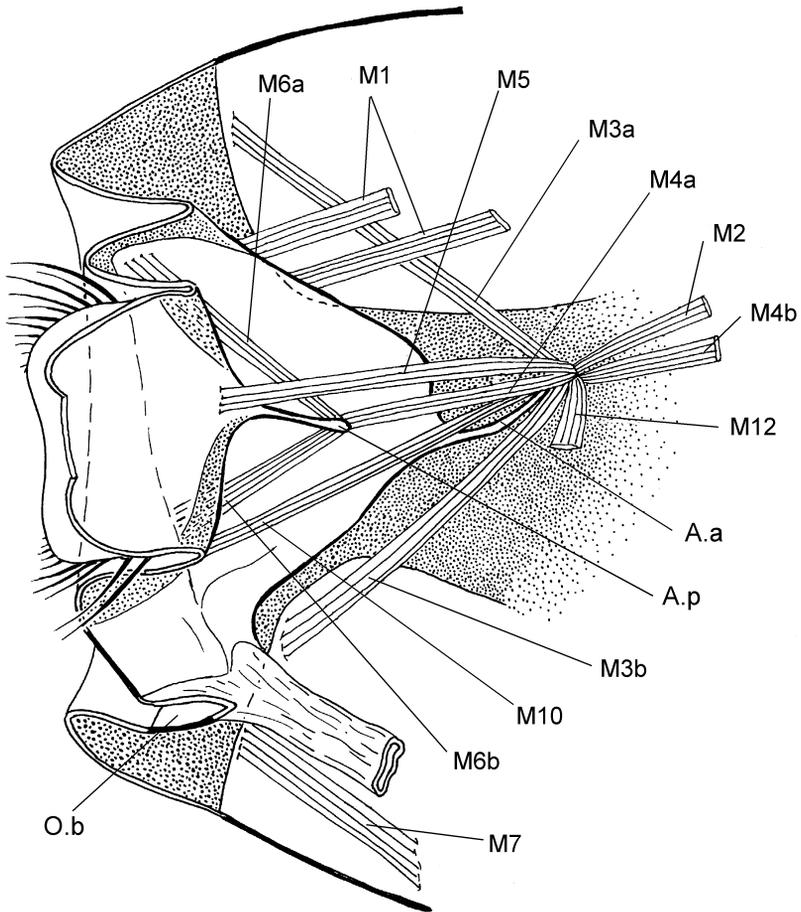


Abb. 18. *Trichosea ludifica* L., ♀, Lage der Muskeln in den Terminalien, Sagittalschnitt. Nach KUZNETZOV & STEKOLNIKOV (2004) mit Veränderungen.

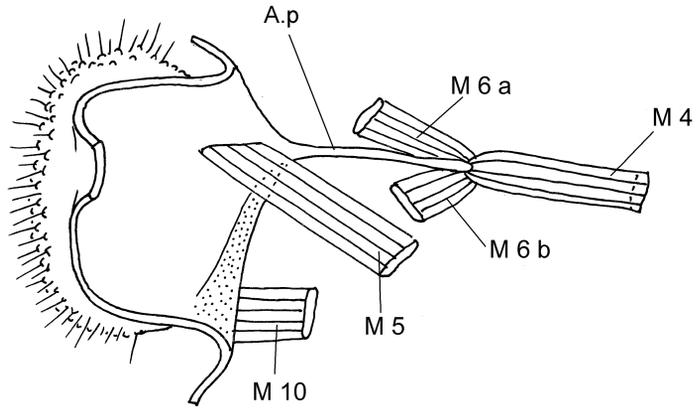


Abb. 19. *Diloba caeruleocephala* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 9, Sagittalschnitt.

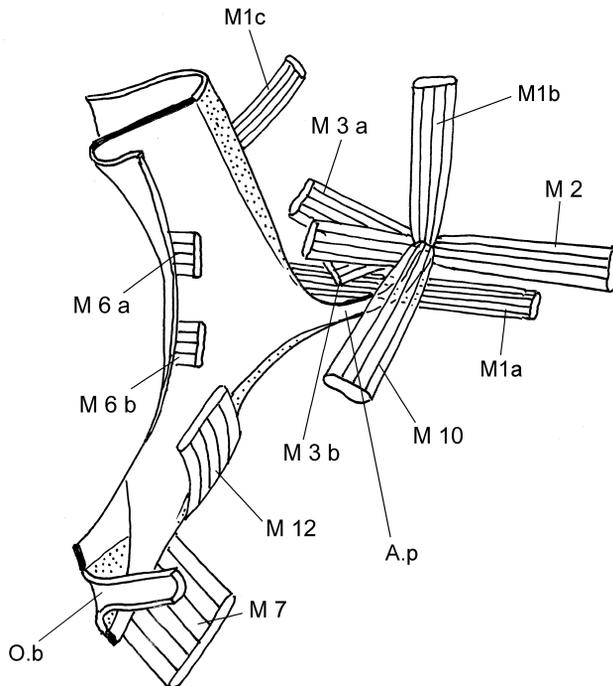


Abb. 20. *Diloba caeruleocephala* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 8, Sagittalschnitt.

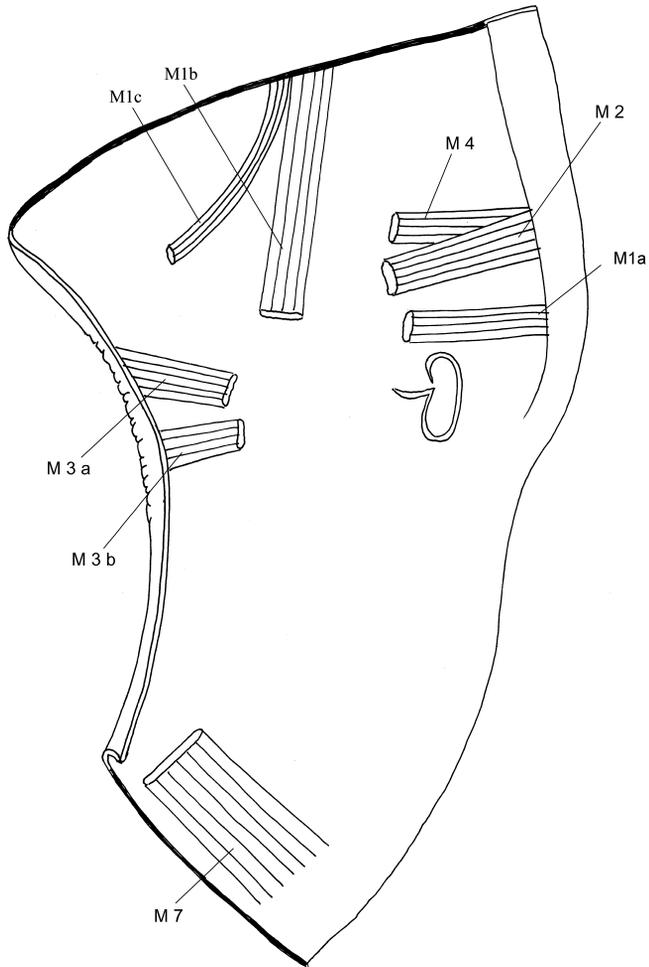


Abb. 21. *Diloba caeruleocephala* L., ♀, Lage der Muskeln im Segment 7, Sagittalschnitt.

Anschrift der Autoren:

Prof. Dr. Anatoly A. STEKOLNIKOV  
Department of Entomology  
Saint Petersburg State University  
Universitetskaya emb. 7/9  
199034 Saint Petersburg, Russia  
E-Mail: [Sesia@as8258.spb.edu](mailto:Sesia@as8258.spb.edu)

Dr. Wolfgang SPEIDEL  
Museum Witt  
Tengstr. 33  
D-80796 München  
Germany  
E-Mail: [speidel@witt-thomas.com](mailto:speidel@witt-thomas.com)

## Buchbesprechungen

**GOZMÁNY, László (2008): *Symmocidae*.** In GAEDIKE, R. (Herausgeber): *Microlepidoptera Palaearctica*. 13. – GOECKE & EVERS, Keltern, 538 S. (einschließlich 174 Tafeln, davon 61 exzellente Farbtafeln von František GREGOR). 17 x 24 cm. ISBN 978-3-937783-34-5. Preis 390,- € bei Einzelabnahme und 348,- € bei Abnahme des Gesamtwerkes.

Ein weiterer Band der bewährten Serie, der seinen Vorgängern in nichts nachsteht!

Alle 248 palaearktischen *Symmociden*-Arten werden behandelt und meist farbig abgebildet. Dabei handelt es sich nicht um einfache Abbildungen, sondern bei jedem einzelnen abgebildeten Individuum um ein aquarellistisches Meisterwerk! Zusätzlich sind meist die männlichen und weiblichen Genitalien in Strichzeichnungen dargestellt. Der Text folgt dem bewährten Schema der Serie. Bei den einzelnen Gattungen gibt es Darstellungen der Kopfstruktur und des Geäders.

Die Beschreibung von 7 neuen Gattungen, 54 neuen Arten und die Feststellung von 39 neuen Synonymen allein schon bezeugt die große Wichtigkeit dieser neuen Bearbeitung. Darüber hinaus wurden 40 Taxa in andere Gattungen versetzt.

Die *Symmocidae* sind in Europa und der westlichen Palaearktis sehr gut vertreten. Sie charakterisieren besonders die trockenen und wüstenartigen Gebiete des Mittelmeerbeckens, einige Arten bewohnen die europäischen Alpen, Pyrenäen und die Hochgebirge des Balkans, andere, wie zum Beispiel die *Oegoconia*-Arten, sind weit verbreitet und finden sich auch häufig in menschlichen Siedlungen, auch in Mitteleuropa. Aus diesem Grund ist der vorliegende Band nicht nur für den spezialisierten Exoten-Sammler von Bedeutung, sondern für alle an unserer heimischen Insektenwelt interessierten Naturliebhaber! Besonders bei der Bestimmung mediterraner und eremischer Lepidopteren ist er unverzichtbar.

Obendrein ist das Buch noch außerordentlich preiswert, wenn man bedenkt, dass die Drucklegung ohne die bisherige finanzielle Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft erfolgen mußte. Es ist schade, daß so grundlegende Beiträge wie das vorliegende Buch finanziell nicht mehr gefördert werden, weil sie vermeintlich nicht mehr in die moderne Forschungswelt zu passen scheinen. Die Herausgabe ist nur durch private Initiative noch möglich, wofür Herausgeber und Verlag zu beglückwünschen sind! Die fehlende Unterstützung spiegelt den momentan äußerst geringen Stellenwert der Speziellen Zoologie in der deutschen Wissenschaftswelt wider. Die Original-Aquarelle verblieben bisher immer in öffentlichen Institutionen (Museum für Naturkunde Karlsruhe, Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, jetzt Müncheberg, und Naturhistorisches Museum Wien). Die Aquarelle für Band 13 mussten verkauft werden, um zumindest den Künstler bezahlen zu können. Auch hier ist dieses Werk von einem Privatmann durch großzügigen Ankauf wesentlich gefördert worden.

Wolfgang SPEIDEL

**ELSNER, Gustav, Peter HUEMER & Zdenko TOKÁR (1999): Die Palpenmotten (Lepidoptera, Gelechiidae) Mitteleuropas. Bestimmung - Verbreitung - Flugstandort Lebensweise der Raupen.** – Verlag František SLAMKA, Bratislava, 208 S. Hardcover. ISBN 80-967540-5-X. Zu beziehen z. B. über Antiquariat GOECKE & EVERS für 46,- Euro (inkl. Mehrwertsteuer).

Diese monographische Darstellung der mitteleuropäischen Palpenmotten (Gelechiidae) ist eine gute Ergänzung der Kleinschmetterlingsbände der Serie “Die Tierwelt Deutschlands”, begründet von Friedrich Dahl, in der die Darstellung der Gelechiidae leider noch fehlt. Der geographische Rahmen ist in der vorliegenden Bearbeitung sogar noch etwas weiter gesteckt und umfaßt Deutschland, Österreich, Schweiz, Polen, die Tschechische Republik, Ungarn und die Slowakei. Die Illustration der Falter ist mustergültig und wesentlich besser als in der deutschen Serie: Sämtliche 362 behandelte Arten sind in Farbe sowohl in natürlicher Größe als auch in starker Vergrößerung dargestellt. Auch die männlichen und weiblichen Genitalien sind auf guten Zeichnungen dargestellt.

Auch Daten über Biologie, Habitate und Verbreitung innerhalb Mitteleuropas sowie die Gesamtverbreitung werden bei fast allen aufgeführten Arten angegeben, ebenso eine Liste der larvalen Futterpflanzen.

Eine neue Art, *Chrysoesthia verrucosa* TOKÁR, aus Böhmen, der Slowakei und Österreich wird beschrieben. Außerdem wird *Monochroa mediterranea* NEL & LUQUET, 1997 als neues Synonym von *Monochroa parvulata* GOZMANY, 1957 und *Syncopacma schoenmanni* (GOZMANY, 1957) als neues Synonym von *Syncopacma linella* (CHRETIEN, 1904) erkannt. Auch zwei neue Gattungskombinationen werden im Rahmen der Bearbeitung vorgenommen: *Caulastrocecis pudicella* (MANN, 1861) und *Chilopselaphus lagopellus* (HERRICH-SCHÄFFER, 1860) werden ihren richtigen Gattungen zugeordnet.

Der Führer ermöglicht erstmals die Determination dieser außerordentlich schwierigen Gruppe (mit den Großgattungen *Bryotropha*, *Gelechia* und *Scobipalpa*), von der es bisher keine andere moderne monographische Darstellung für Mitteleuropa gibt. Mit der Bearbeitung wird also taxonomisches Neuland betreten, bisher war die Bestimmung von Gelechiidae nur nach Museumssammlungen und zerstreuten Revisionen möglich und die Familie daher häufig gänzlich von faunistischen Bearbeitungen ausgeschlossen.

Wolfgang SPEIDEL

---

Druck, Eigentümer, Herausgeber, Verleger und für den Inhalt verantwortlich:

Maximilian SCHWARZ, Konsulent f. Wissenschaft der Oberösterreichischen Landesregierung, Eibenweg 6, A-4052 Ansfelden, E-Mail: [maximilian.schwarz@liwest.at](mailto:maximilian.schwarz@liwest.at).

Redaktion: Erich DILLER, ZSM, Münchhausenstraße 21, D-81247 München;  
Fritz GUSENLEITNER, Lungitzerstr. 51, A-4222 St. Georgen/Gusen;  
Wolfgang SCHACHT, Scherrerstraße 8, D-82296 Schöngeising;  
Wolfgang SPEIDEL, MWM, Tengstraße 33, D-80796 München;  
Thomas WITT, Tengstraße 33, D-80796 München.

Adresse: Entomofauna, Redaktion und Schriftentausch c/o Museum Witt, Tengstr. 33, 80796 München, Deutschland, E-Mail: [thomas@witt-thomas.com](mailto:thomas@witt-thomas.com); Entomofauna, Redaktion c/o Fritz Gusenleitner, Lungitzerstr. 51, 4222 St. Georgen/Gusen, Austria, E-Mail: [f.gusenleitner@landesmuseum.at](mailto:f.gusenleitner@landesmuseum.at)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomofauna](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [0030](#)

Autor(en)/Author(s): Stekolnikov Anatoly A., Speidel Wolfgang

Artikel/Article: [Taxonomische Stellung der Gattungen Panthea, Trichosea und Diloba \(Lepidoptera, Noctuoidea, "Pantheidae" und Noctuidae\) unter Berücksichtigung der stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den Lymantriidae 61-104](#)