

BRAUERIA (Lunz am See, Austria) 35:43-44 (2008)

On the migrations of *Ptilocolepus* through the Trichoptera system.

Hans MALICKY

Nowadays, changes in the zoological system are usually based on the results of cladistic studies. The cladistic (not phylogenetic !!) method is now the most estimable tool of taxonomists.

HOLZENTHAL & al. (2007) said that "Ptilocolepinae consistently grouped with other Hydroptilidae, making their elevation to family a redundant taxonomic change that adds no new information to our current understanding of family relationships...".

The cladistic method is a method like any other method, therefore susceptible to error. Remember a publication in which the genome of two individual men is said to correspond by 97%, and another in which between man and gorilla it was 98%. Or a publication in which the unusual carabid beetle *Omophron* was said to be the sister group of Lepidoptera + Trichoptera. Nevertheless it must be pointed out that a cladistic analysis always results in sister groups but never families or genera. It is only the decision of the author where to set the cut between the monophyletic (or not) groups, and this is often the reason for controversy.

When I had proposed the family status for *Ptilocolepus* (MALICKY 2001), I had referred to the very detailed and careful publication by THIENEMANN (1904). But Thienemann had hidden this paper in an obscure journal so that possibly only three persons have ever read it: Georg Ulmer (who transferred *Ptilocolepus* to the Hydroptilidae), Werner Sattler (in whose library I happened to find a copy) and myself. Obviously, my reference to this paper was unsuccessful. So I give here a copy of the second part of Thienemann's paper (the first part includes the detailed descriptions). For a full understanding of the text one should also know what the "biogenetisches Grundgesetz" meant which was a similar gospel as is now cladistics.

Unfortunately, Thienemann did not draw immediately the nomenclatorial consequences. If he had immediately erected Ptilocolepidae to family rank, nobody would have opposed, and everybody would have been happy until the present day.

III. Zur Stellung der Art im System.

Das von Kolenati (8) 1848 aufgestellte Genus *Ptilocolepus* umfaßt nach dem zweiten, 1859 erschienenen Teil der „Genera et species Trichopterorum“ (8) die drei, jetzt zu *Agapetus* gezogenen Species *fuscipes* Ct., *laniger* Pt., *comatus* Pt. und unsere Art *granulatus* Pt. (= *turbidus* Kol. = *funereus* Oliv.). Die Larvenbeschreibung (l. c. p. 202) — „larva capite et uno segmento corneo; pedibus anticis brevioribus, branchiis simplicibus (!?); theca adfixa. Amani torrentos“ — ist von Larven der modernen Gattung *Agapetus* genommen; nur das „branchiis simplicibus“ will nicht recht passen. Die Metamorphosestadien von *Ptilocolepus granulatus* Pt. hat Kolenati nicht gekannt.

Mac Lachlan (3, p. 438) behielt den Gattungsnamen *Ptilocolepus* nur für unsere Art (= *Rhyacophila granulata* Pictet). Die Gattungen *Glossosoma*, *Agapetus*, *Synagapetus*, *Pseudagapetus* und *Ptilocolepus* bilden seine Sektion III in der Familie der *Rhyacophilidae*, resp. II, da die Sektion I mit der Gattung *Chimarra* durch die Untersuchungen Fritz Müllers (9) zu den Hydroptiliden gezogen wurde, eine verwandtschaftliche Beziehung, die Mac Lachlan schon vermutet hatte. Nachdem *Beraca* und *Beracodes*, die Mac Lachlan ursprünglich als Sektion IV der Familie der *Rhyacophilidae* angegliedert hatte, von ihm im zweiten Nachtrag zu seinem Werk an die Spitze der *Leptoceridae* gestellt worden ist, wird nach Mac Lachlan die Familie der *Rhyacophilidae* aus nur zwei Sektionen gebildet, deren erste die Gattung *Rhyacophila*, deren zweite die oben genannten Genera umfaßt. Die letzte Gattung bildet hierbei *Ptilocolepus*, die sich so direkt an die *Hydroptilidae*, speziell an deren erstes Genus *Agraylea* anschließt. Die Metamorphosestadien von *Ptilocolepus* waren auch Mac Lachlan unbekannt. Später hat Ulmer (5), wie für die Sektion II (resp. I) Mac Lachlans den Namen „*Rhyacophilinae*“, so für die Sektion III (resp. II) den Namen „*Glossosomatinae*“ eingeführt. Die Neueinteilung der Familien, wie sie Klapálek (10) kürzlich vorgenommen hat, berührt diese Verhältnisse nicht.

Welche Stellung kommt nun dem Genus *Ptilocolepus* zu, wenn wir die Metamorphosestadien berücksichtigen?

Schon Mac Lachlans System gründete sich nicht allein — wenn auch hauptsächlich — auf die Imaginalcharaktere. So geschah z. B. die Ausscheidung der Gattung *Chimarra* und der *Beracinae* aus der Familie der *Rhyacophilidae* auf Grund der „preparatory conditions“. Die Einteilung der Familien und Sektionen berücksichtigte besonders auch Larven- und Puppenmerkmale.

Soviel ist ohne weiteres klar, daß *Ptilocolepus*, wenn er überhaupt bei den *Rhyacophilidae* belassen werden darf — was gleich untersucht werden soll —, sicher aus der Sektion der *Glossosomatinae* herausgenommen werden und eine eigene Sektion bilden muß. Man vergleiche die oben gegebene Beschreibung! Die Metamorphosestadien von *Glossosoma* und *Agapetus* — *Synagapetus* und *Pseudagapetus* sind in ihren Jugendformen noch unbekannt und können infolgedessen hier keine Berücksichtigung finden — ähneln sich in höchstem Maße. Mögen nun auch die Imagines dieser Gattungen zu *Ptilocolepus* unterschiedene Verwandtschaft zeigen, mögen auch in der Larven- und Puppenorganisation unserer Art immerhin gewisse Anklänge an diese *Glossosomatinae* vorhanden sein: schon das eigentümliche vegetabilische Gehäuse von *Ptilocolepus*, und vor allem der Mangel eines Puppenkokons genügen, um *Ptilocolepus* zum mindesten eine eigene Sektion zu sichern. Gehört nun aber unsere Gattung überhaupt noch zu den *Rhyacophiliden*?

Um es gleich vorwegzunehmen: *Ptilocolepus* paßt weder völlig zu den *Rhyacophiliden* noch zu den *Hydroptiliden*; in beiden Familien stört er die „systematische Ordnung“. Zweckmäßiger Gründe werden entscheiden müssen, ob *Ptilocolepus* zu den *Rhyacophiliden* oder den *Hydroptiliden* gestellt werden soll, oder ob es etwa ratsam ist, beide Familien zu einer zusammenzuführen.

Was den zweiten Punkt betrifft, so halte ich es nicht für angebracht, *Rhyacophiliden* und *Hydroptiliden* zu einer Familie zu vereinen. Wohl hat Mac Lachlan nach Eatons Vorgang auf Grund der Imagines an die *Rhyacophiliden* die *Hydroptiliden* angereiht. Fritz Müller hat später (11) durch Untersuchung der Metamorphosestadien veranlaßt, die *Hydroptiliden* als einen jüngeren, stärker differenzierten Zweig der Ur-*Rhyacophiliden* angesehen, eine Anschauung, die zweifellos richtig ist. Aber doch sind die typischen Formen in beiden Familien so charakteristisch different, daß man sie wohl als getrennte Abteilungen führen muß. Ich erinnere nur an die mottenähnlichen, kleinen, bunten *Hydroptiliden* auf der einen, an die statlichen *Rhyacophila*-Arten auf der anderen Seite, an die originellen Larvengehäuse der *Hydroptiliden*, an ihre frei im Gehäuse liegende Puppe und an die freilebenden *Rhyacophila*-Larven oder die rohen Steinhäuschen der Larven der *Glossosomatinae*, an den allseits geschlossenen Puppenkokon im Steingehäuse bei allen *Rhyacophiliden*. Die Entscheidung, mit welcher von beiden Familien *Ptilocolepus* näher verwandt ist, resp. in welcher von beiden Familien er am wenigsten „stört“, ist nicht leicht zu fällen; er steht eben fast völlig in der Mitte.

Mac Lachlan hat eine große Zahl von Imagines untersucht und eine ausgezeichnete Beschreibung gegeben; er stellte nach den Imaginalcharakteren die Gattung unbedenklich zu den *Rhyacophiliden*. Beachtenswert ist aber folgende Stelle in seiner Beschreibung: „The affinities are certainly with *Agapetus*, but the erect thickened hairs on the anterior-wings show an analogy in the direction of the *Hydroptilidae*.“ Sieht man sich Mac Lachlans Tabelle zur Bestimmung der Familien an, so findet man bei den Imagines der *Rhyacophiliden* und *Hydroptiliden* nur graduelle, nicht eigentlich scharfe Unterschiede. Daß im Gegensatz zu den *Hydroptiliden* das Larvengehäuse der *Rhyacophiliden* befestigt sein soll, ist nicht richtig. Haben die *Rhyacophiliden* überhaupt ein Larvengehäuse — wie bei *Glossosoma* und *Agapetus* —, so wird dies frei getragen. Ausschlaggebend dagegen ist der Satz: „the

pupa enveloped in a cocoon“, nämlich bei den *Rhyacophiliden*. Andererseits haben alle späteren Untersuchungen gezeigt, daß die *Hydroptiliden*-Puppe frei in ihrem Gehäuse liegt. Das Fehlen des geschlossenen Puppenkokons in dem eigentlichen Gehäuse scheint mir die systematische Stellung von *Ptilocolepus* zu bestimmen. Trotz vieler Ähnlichkeiten in den Imaginalcharakteren unserer Art mit den *Rhyacophiliden*, trotz ähnlicher Puppenorganisationen, und trotzdem das Larvengehäuse nicht auf der Kante, wie bei *Hydroptiliden*, sondern horizontal, also mit der einen flachen Seite auf dem Boden, getragen wird, muß *Ptilocolepus* doch zu den *Hydroptiliden* gezogen werden. Dazu führen neben wenigen Imaginalmerkmalen vor allem die Larvenorganisation und das Fehlen des Puppenkokons. Es bilden also jetzt die eigentlichen *Glossosomatinae* den Beschluß der *Rhyacophilidae*; *Ptilocolepus* ist das erste Genus der *Hydroptilidae*; an dieses schließt sich *Agraylea* — mit breiten Flügeln und vollständigem Geäder — an; darauf folgen dann, verbunden mit *Agraylea* durch *Allotrichia* — „neurulation tolerably complete“ — die übrigen *Hydroptiliden*, diese „*Microtrichoptera*“ mit ihrem stark reduzierten Geäder.

Die Überschrift „*Hydroptilidae*“ ist also nur um eine Gattung weiter zurückgeschoben worden; eine kleine Änderung, aber eine, meiner Ansicht nach, unbedingt notwendige! Nur so gewinnen wir ein scharfes Unterscheidungsmerkmal für *Rhyacophiliden* und *Hydroptiliden*, womit selbstverständlich die von Lauterborn schon festgestellte Tatsache nicht geleugnet werden soll, daß *Ptilocolepus granulatus* Pt. gewiß ein Bindeglied zwischen beiden Familien darstellt!

IV. Descendenztheoretische Erwägungen.

Die nahe Verwandtschaft von *Rhyacophiliden* und *Hydroptiliden* wird von allen Forschern anerkannt; ebenso sicher ist es, daß die *Rhyacophiliden*, die ursprünglicheren Formen sind, die *Hydroptiliden* die phyletisch jüngeren. Alle Erscheinungen in der Metamorphose, wie in der Morphologie der Imagines stellen dies als feste Tatsache hin. Ich verweise, was die Metamorphose anlangt, nur auf Fritz Müllers Ausführungen (11). Wer die Imagines kennt, wird ohne weiteres zugeben, daß die *Rhyacophiliden*, speziell die der Gattung *Rhyacophila*, ein recht ursprüngliches Geäder besitzen, während die stark reduzierte Nervatur des *Hydroptiliden*flügels durchaus den Charakter von

sekundärer Abänderung und Rückbildung trägt. Unsere heute lebenden Rhyacophiliden führen also ziemlich direkt zu den Ur-Rhyacophiliden, während die Hydroptiliden einen ganz divergenten und in durchaus spezifischer Weise differenzierten jüngeren Seitenzweig dieser alten Gruppe darstellen. Dies ist meiner Ansicht nach über jeden Zweifel erhaben.

Nun verlangt das biogenetische Grundgesetz, daß das Individuum in seiner Entwicklung die Entwicklung seines Stammes im großen und ganzen rekapitulieren soll. Die jüngeren Entwicklungsstadien in der Ontogenese sollten sich also den phylogenetisch älteren Zuständen nähern. Dies Gesetz hat sich — cum grano salis — im ganzen Tierreich als zutreffend erwiesen.

Bei meiner Beschreibung der Metamorphose von *Ptilocolepus granulatus* hat sich aber herausgestellt, daß alles in allem die Larve Hydroptiliden-Charaktere — also Merkmale der phyletisch jüngeren Familie — zeigt, während Puppe und Imago nach Rhyacophiliden-Typus gebaut sind, natürlich gewisse, oben schon erwähnte Differenzen abgerechnet. Gilt es nun als sicher, daß die Hydroptiliden stammesgeschichtlich jünger als die Rhyacophiliden sind: wie reimen sich die Tatsachen der Larvenorganisation mit dem biogenetischen Grundgesetz? Stehen sie nicht in direktem Widerspruch damit?

Anscheinend läßt sich beides nicht in Einklang bringen; aber auch nur anscheinend! Im folgenden möchte ich zeigen, wie ich mir diese Tatsachen erkläre; wobei ich ausdrücklich betonen will, daß es Hypothesen sind, rein subjektive Erwägungen, die mir allerdings einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheinen. Ich bin weit davon entfernt, sie vorläufig irgendwie verallgemeinern zu wollen.

Man mag zu den speziell darwinistischen Fragen stehen, wie man will, so viel wird zugegeben werden, daß eine Art sich um so eher in divergente Formen spalten wird, je verschiedenartiger die äußeren Faktoren sind, die auf sie einwirken. Es wird gleichgültig sein, ob man diesen äußeren Bedingungen nur eine selektive Wirkung auf vorhandene Variationen zuschreibt, oder ob man in diesen Existenzbedingungen selber direkt eine Ursache der Artbildung sieht. In beiden Fällen wird ein Wechsel, eine Verschiedenartigkeit der äußeren Einflüsse für die Neubildung der Art nicht nur von Nutzen, sondern fast notwendig sein. Je mannigfaltiger diese Faktoren, desto leichter eine Neubildung. Bleiben die äußeren Einflüsse in Zeit oder Raum die gleichen, so fehlt der Anstoß zur Weiterbildung oder wenigstens eine der Haupttriebfedern dazu, will man an dem Nügeli'schen Prinzip der Progression festhalten. — Wenden wir diese Betrachtungen auf die Insekten, und speziell auf die hier in Frage kommenden Trichopteren an, so ergibt sich folgendes:

Im geringsten Grade äußeren Einflüssen unterworfen ist die Puppe; im geschlossenen Gehäuse, ev. sogar noch von einem zweiten Kokon umgeben, tritt sie kaum mit der äußeren Umgebung in Berührung. Wir finden nun auch gerade im Bau der Puppen bei allen Trichopteren eine weitgehende Übereinstimmung. Die Lebensdauer der Imago ist eine ganz kurze; nach der Begattung die Eiablage, dann schnell darauf der Tod. In dieser kurzen Spanne Zeit scheint mir auch der Einfluß der äußeren Faktoren kein großer zu sein. Weitaußers die längste Zeit des Insektenlebens füllt das Larvenstadium aus; und auf die Larve mögen nun die äußeren Lebensbedingungen im höchsten Maße wirken. Die Larve hat den Veränderungen in umgebendem Medium zu begegnen, hat ihre Nahrung zu suchen, sich vor ihren Feinden zu schützen usw. Ich stelle mir nun vor, daß alle, oder wenigstens die weitaus bedeutendsten, Differenzierungen im Stamme der Trichopteren — und vielleicht gilt dies auch für die anderen Insekten — von den Larven ausgegangen sind. Hier haben die äußeren Faktoren — direkt oder vermittelst der Selektion — zuerst angegriffen und neue Formen geschaffen. Diese Differenzierungen sind dann auf die Imagines übergegangen, wobei die Puppe, als Durchgangsstadium, im wesentlichen unberührt blieb. Darwin sagt (Entstehung der Arten. Reclam S. 123): „Natürliche Zuchtwahl kann die Larve eines Insektes abändern und sie zwanzigerlei Bedürfnissen anpassen, alle verschieden von jenen, welche das gereifte Insekt betreffen; und diese Abänderungen können durch Wechselbeziehung auf die Struktur des reifen Insektes einwirken.“ Sie „können“ einwirken und werden es normalerweise tun; immerhin wird die durch die Vererbung festgelegte Konstitution der Imago diesen Einwirkungen einen gewissen, größeren oder geringeren Widerstand entgegenzusetzen. Sehr gut paßt zu dieser Anschauung, es habe, die Neubildung von Insektenarten bei den Larvenformen eingesetzt,

die Tatsache, daß bei den Trichopteren die Larven oft viel stärkere Unterschiede von Art zu Art, von Familie zu Familie zeigen als die Imagines! — Es mögen also auch die Larven der Ur-Rhyacophiliden sich zuerst in zwei Formreihen gespalten haben; bei den typischen Hydroptiliden sind diese Differenzen der Larvenorganisation auch auf die Imagines übergegangen, und so sind diese Microtrichopteren entstanden. Nur bei *Ptilocolepus granulatus* Pt. sind aus irgendeinem Grunde die Larvenveränderungen nicht auch auf die Imago übergegangen oder haben da wenigstens nur die genannten, ganz geringen Differenzierungen hervorgerufen, die nur einen schwachen Hinweis auf die Hydroptiliden bilden.

Auf diese Weise kann man es sich verständlich machen, daß eine Insektenimago die Charaktere der phyletisch älteren Familie trägt, während die Larvenorganisation auf eine Familie hinweist, die sich sicher erst sekundär aus dieser älteren gebildet hat. Und so erklärt sich diese scheinbare Durchbrechung des biogenetischen Grundgesetzes.

Literatur:

1. Lauterborn: „Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins.“ II. Faunistische und biologische Notizen. (Separat. a. „Mitteilungen der Pollichia, eines naturw. Vereins der Rheinpfalz“, Jahrg. 1904.)
2. Mac Lachlan: „Une excursion neuroptérologique dans la Forêt-Noire (Schwarzwald).“ („Revue d'entomologie“, Caen. 5. 1886.)
3. Mac Lachlan: „Revision and Synopsis of the Trichoptera of the European Fauna.“ 1874—80.
4. Klapálek: „Metamorphose der Trichopteren.“ I. und II. („Archiv f. naturw. Landesdurchforsch. von Böhmen“, VI., No. 5, und VIII., No. 6.) 1888 und 1893.
5. Ulmer: „Metamorphose der Trichopteren.“ („Abhandl. Naturw. Verein Hamburg“, Bd. VIII.) 1903.
6. Ulmer: „Über das Vorkommen von Krallen an den Beinen einiger Trichopterenpuppen.“ („Allg. Zeitschr. f. Entomologie“, 1903, p. 261—264.)
7. Siffrenius: „Metamorphose einiger Hydroptiliden.“ („Act. Soc. p. Fauu. et Flor. Fenn.“, 26. No. 6.) 1904.
8. Kolonati: „Genera et species Trichopterorum.“ Pars prior. Prag 1848. Pars altera. Moskau, 1859.
9. Müller, Fritz: „Die Larve von *Chimarra*.“ („Ent. Nachr.“, XIII., 1887, p. 289—290.)
— „Über die Gattung *Chimarra*.“ („Entom. Nachr.“, XIII., 1887, p. 225—226.)
10. Klapálek: „Die Morphologie der Genitalsegmente und Anhangs bei Trichopteren.“ („Bull. international de l'Acad. d. Sciences de Bohême“, 1903.)
11. Müller, Fritz: „Über Phryganiden.“ („Zoolog. Anzeiger“, 1879, p. 405—407.)
12. Ris: „Trichopteren des Kantons Tessin und angrenzender Gebiete.“ („Mitt. Schweiz. ent. Ges.“, I., Heft 1.)

This is the original text. But meanwhile we know more.

Hydroptilidae have evolved a strategy of distribution which is apparently lacking in other caddisflies. The presence of a species in a locality is often singular and unpredictable, and it happens often that species were found thousands of kilometres away from their usual range. *Hydroptila vichaspa*, described from Iran and common in the eastern Mediterranean region was found in Brittany and Madeira. *Hydroptila taurica*, known from the eastern Mediterranean region, was found in central Bohemia and Lower Austria. *Orthotrichia tragetti*, described from England, was found in Vietnam. On the other hand, one may sometimes find quite many species of hydroptilids together in a site where general conditions for hydroptilids are favourable, e.g. well insulated clear streams with plenty of filamentous algae. In most other caddis families is usually a well balanced diversity between related species, and the composition of the fauna of one stream is characteristic and constant. We do not know how this strategy works but we can see that it is so. On the other hand, Ptilocolepidae are an ancient group with relictary distribution, similar to e.g. *Larcasia*, *Thremma*, *Calamoceras* and related genera, etc. (MALICKY 2005, 2005a). Hydroptilidae and Ptilocolepidae were obviously separated early in their evolution, and were following their own ways.

References.

HOLZENTHAL, R.W.; BLAHNIK, R.J.; PRATHER, A.L.; KJER, K.M., 2007, Order Trichoptera KIRBY, 1813 (Insecta), Caddisflies. — Zootaxa 1668:639-698.

MALICKY, H., 2001, Notes on the taxonomy of *Rhadicoleptus*, *Ptilocolepus* and *Pseudoneureclipsis*. — Braueria 28:19-20.

MALICKY, H., 2005, Die Köcherfliegen Griechenlands. — Denisia 17:1-240.

MALICKY, H., 2005a, Ein kommentiertes Verzeichnis der Köcherfliegen (Trichoptera) Europas und des Mittelmeergebietes. — Linzer biol. Beiträge 37:533-596.

THIENEMANN, A., 1904, *Ptilocolepus granulatus* Pt., eine Übergangsform von den Rhyacophiliden zu den Hydroptiliden. — Allg.Z. Entomol. (Neudamm) 9:418-424, 437-441.