

Beitrag zur Systematik der Lepidoptera.

Von

H. J. Kolbe in Berlin.

Die grosse Mittelzelle (*cellula discoidalis*) in den Flügeln der Lepidoptera ist bei den diurnalen Rhopaloceren und gewöhnlich auch bei den grossen Heteroceren aderlos. Aber bei genauerer Betrachtung, bei schräger Ansicht, sieht man Linien, die dem gewöhnlichen Verlaufe von Adern gleichkommen, jedoch keine Spur von solchen enthalten. Diese Linien (Falten) hat man längst gekannt, aber Herrn Dr. E. Adolph gebührt die Ehre, zuerst darauf hingewiesen zu haben, dieselben für die zurückgebliebenen Spuren von Adern (Venen) zu halten, welche letzteren bei den Urahnen derselben Formen noch wohlausgebildet gewesen seien. Demnach stehen die Lepidoptera Rhopalocera diurna auf der höchsten Entwicklungsstufe in der Ordnung der Lepidopteren; denn bei allen Vertretern derselben ist die Discoidalzelle gross, gut entwickelt und ohne Geäder, während unter den zahlreichen Schaaren der übrigen Macro- und der Micro-Lepidoptera die Discoidalzelle in ihrer Form und Grösse gewöhnlich nicht von den übrigen Zellen abweicht, also ein unausgebildetes Verhalten zeigt und in manchen Gattungen von wirklichen Längsadern durchzogen ist.

Nebenbei gesagt, lassen die Lepidoptera diurna gleichzeitig die Ahnung in uns aufkommen, dass schon ihre Farbenpracht, ihre Grösse und prächtige Entwicklung sie zu den vollendetsten ihrer Ordnung hinstellt. Ich glaube sogar, dass es die hesperophilen und nocturnen Lepidoptera sind (— diese grosse Mehrzahl der ganzen Ordnung —), die wir als directe Nachkommen der Urlepidopteren betrachten müssen, welch' letztere, wenn die Naturforscher uns über die atmosphärischen Verhältnisse der Urzeit recht berichten, in einer trüben, mit Kohlenstoffgas reichlich geschwängerten und dicht nebligen Atmosphäre, die wohl nur wenig das Sonnenlicht auf das reiche üppige Pflanzen- und Thierleben durchliess, gelebt haben, so dass die nächtliche Lebensweise der jetzt lebenden hesperinen und nocturnen Lepidopteren nur aus der Natur der Urzeit abzuleiten ist. Die diurnalen Lepidopteren werden erst ein Product der jüngeren Erdperioden sein, allmählich entstanden

unter dem Einflusse des sich klärenden Sonnenlichtes. Gewiss sind die sonderbaren Castnien die noch lebenden Typen der Uebergangsformen von den nocturnen zu den diurnalen Lepidopteren. Rössler stellt die Castnien zu den Diurnalen und setzt sie mit den Bombyciden in Beziehung, während man sonst gewohnt ist, sie den Heteroceren nahe zu bringen und von den Diurnalen abzutrennen. Für die Verwandtschaft der Castnien mit letzteren spricht die Keulenform ihrer Antennen, das bunte prächtige Farbenkleid und theilweise der äussere Habitus. Aber die Flügelnervatur, die Haftborste, die Organisation der Raupen, sowie die Lebensweise derselben, alle diese Charactere sind denen der Cossiden und Sesiiden analog.

Ferner erscheinen uns die kleinen und kleinsten Formen der Micro-Lepidoptera, eben wegen ihrer Kleinheit, als den ersten Anfängen des Lepidopteren-Stammbaums angehörend. Unter den diurnalen Lepidopteren sind die kleinsten Formen noch verhältnissmässig gross. Auch ist die Nervatur des Microlepidopterenflügels wenig differenzirt: der Verlauf der Venen ein gleichmässiger, ein für einfache Verhältnisse typischer.

Die Discoidalzelle ist namentlich bei den Hepialiden, dem Urtypus eines alten Lepidopterenstammes, mit denjenigen Venen versehen, an deren Stelle bei den diurnalen Lepidopteren nur die betreffenden Linien erscheinen. Die Hepialiden nebst den zugehörigen Cossiden bilden gleichzeitig den Ausgangspunkt einerseits für die Bombyciden, Cheloniariier, Zygaeniden und Sphingiden, andererseits für die Castniiden, die zu den Diurnalen hinüberleiten, während der ebenso unmittelbare Anschluss an die gewiss auf einer noch tieferen Stufe stehenden Psychiden auf die niedrigsten Entwicklungsstufen des Lepidopteren-Stammbaums hinweist.

Gleichwie bei den diurnalen Lepidopteren, so ist im Allgemeinen auch bei den Sphingiden, Zygaeniden, Cheloniariern, Bombyciden, Noctuiden und Geometriden das Discoidalfeld aller Flügel venenlos. In auffallender Allgemeinheit findet sich jedoch eine vollständige Gabelader, entsprechend der Gabelinie in der Discoidalzelle der Diurnalen etc. in jener der Hepialidae und Cossidae. Wir wollen diese beiden Familien zu einer Familie, genannt Hepialidae, zusammenfassen.

Fast bei allen Species von *Hepialus* ist die discoidale Gabelader vorhanden. Bei *Hepialus Australasiae* (Neuholland) findet sich nur eine einfache Ader; hingegen erblicken wir bei den nordamerikanischen Arten *argenteomaculatus* und einigen anderen aus Californien und Brasilien in ausgezeichneter Weise dieselben Verhältnisse wie bei den europäischen Species, gleichwie bei einer Art aus Caffraria und in der australischen Gattung *Fraais* (Hepialini). In den Bereich unserer

Betrachtungen fällt auch der phänomenale *Phassus giganteus* Boisd. aus Brasilien (Hepialini), der bezüglich der discoidalen Gabelader ganz mit *Hepialus* übereinstimmt, während eine zweite noch grössere und abenteuerlich gestaltete, spannbreite Species derselben Gattung und derselben Provenienz sogar an Stelle der oberen dritten Linie eine Vene zeigt, was ich in der That bei keinem anderen Lepidopteron entdeckt habe. Diese seltsame Species ist gewiss eine wenig veränderte Form aus einem sehr entlegenen Zeitalter. Wie *giganteus* verhalten sich auch die übrigen *Phassus*-Species aus Süd- und Mittelamerika, und ebenso die nahestehende Gattung *Aepytus* (Brasilien), *Oncopera intricata* (Neuholland), *Pielus* (Neuholland) u. a. Die Sphingiden-artige Gattung *Myelois* (Brasilien) gehört nicht zu den Hepialiden, der Habitus und die venenlose Discoidalzelle sprechen dagegen. Auch *Cossus* und die zunächst verwandten Gattungen (*Cossini*) besitzen die discoidale Gabelader, nämlich *Cossus*, *Zeuzera*, *Phragmatoecia*, *Hypopta*, *Stygia*, *Endagrion*, ferner *Xyleutes*, *Cryptobia* (Brasilien), *Langsdorfia* (Mexico, Brasilien) und *Culama* (Australien) nebst anderen. Spuren in Gestalt einer einfachen rudimentären Ader, welche auf die 5. Apicalzelle projicirt ist, finden sich hingegen bei den mit den *Cossini* verwandten *Limacodes testudinana* und *Heterogenea asellana*.

Diese Verhältnisse in der Flügelneratur finden sich in ihrer ganzen Allgemeinheit bei den Hepialiden aller Erdregionen. Ausserdem habe ich ähnliche oder dieselben Bildungen der Discoidaladern in anderen Gruppen aus der phylogenetischen Verzweigung der Bombyciden gefunden.

1. Die Castniiden: Wohl bei allen der zahlreichen *Castnia*-Arten wird die Discoidalzelle von einer deutlichen Längsader durchzogen, die z. B. bei *C. Pylades* Dalm. kräftig erscheint. Bei *C. heliconides* H. Sch. und *Cochrus* Fbr. ist auch die darüberliegende Längsader, die sich mit der ersteren zu einer langen Gabel vereinigt, vorhanden. Die zu den Castniiden gehörige Gattung *Cleoris* (orient. Region) besitzt keine Adern in der Discoidalzelle, hingegen *Synemon* (Australien) eine solche wie allgemein *Castnia*. Der obere Ast der Discoidalgabelader ist sehr fein, aber deutlich bei *Castnia acraeoides* Guérin.
2. Die Psychiden: Aehnlich wie die Hepialiden haben folgende Psychidengattungen eine discoidale Gabelader: *Oeceticus Kirbyi* (Brasilien), *Metura Saundersii* (Neuholland), *Animula* (Brasilien) und *Psycharium pellucens* (Capland). Indessen findet sich bei *Psyche* und den zunächst verwandten Gattungen nur eine Spur in Gestalt einer rudimentären Ader in dem Basaltheile der Discoidalzelle.

3. Die Cheloniarien: Eine einfache Discoidalader weisen Species der Gattungen *Aclytia*, *Epidesma* und *Eucereon* auf. Sonst habe ich bei den zahlreichen Gattungen und Arten nichts Derartiges entdeckt, soweit überhaupt das Schuppenkleid der Flügel oder zufällige Verletzungen ein Erkennen gestatteten.
4. Die Zygaeniden und Sesiiden: Nur bei wenigen Formen, z. B. bei *Sesia tipuliformis*, *Procris Statives*, *Zygaena Filipendulae* und *Aglaope* findet sich ein kleines Rudiment von einer Mittelader im Discoidalfeld.
5. Die Bombyciden: *Lagoa*, welche Gattung der neotropischen Region angehört und zahlreiche Species enthält, lässt in dem Discoidalfeld bei mehreren Arten eine einfache Ader erkennen, fast wie *Castnia*; ebenso *Ptilophora* (Europa). *Notodonta* und *Theosia* (Europa) haben im Discoidalfeld sogar eine kleine Gabel.
6. Bei den Microlepidopteren ist die Flügelnervatur gewöhnlich wenig differenziert und die Discoidalzelle in sehr vielen Fällen mit einer oder mehreren Adern versehen (Tineidae, Micropterygidae).

Sehr wohl gefallen uns die Gedankengänge Rössler's¹⁾.

Dr. Rössler stellt die Castniiden zu den diurnalen Lepidopteren und vergleicht sie mit den Bombyciden. Ferner findet er eine Ähnlichkeit zwischen manchen Cossiden und den Tortriciden und sagt von *Cossus ligniperda*, sie sei wie eine grosse *Carpocapsa*. In der That bieten auch die Raupen von *Cossus ligniperda* und *Carpocapsa pomonana* (Apfelwickler) viel Uebereinstimmung im Habitus und Naturell. In die Abtheilung der Tineiden-artigen Bombyciden, die in Rössler's System den Schluss der Bombyciden bildet, stellt dieser umsichtige Forscher die Hepialiden, Psychiden und die den Zygaeniden und Sesiiden nahestehende Gattung *Heterogynis* (Heterogynidae). Diese Idee ist gut. Man vergleiche nur die Flügelnervatur der Hepialiden mit der von *Euplocamus Fuesslinellus*, *Tinea pellionella*, *Ateliotum hungaricellum* und *Typhonia lugubris*, von denen Herrich-Schäffer in seiner „Systematischen Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa“, Bd. I. (Tafel X und XI der Microlepidoptera) Abbildungen liefert. Die Analogie der Cossiden mit *Euplocamus* (Tineidae) hebt auch schon Herrich-Schäffer l. c. Bd. 5, p. 3 hervor, wo es heisst: „Mit den

¹⁾ Dr. Adolph Rössler 1) „Versuch, eine Grundlage für eine natürliche Reihenfolge der Lepidopteren zu finden“ (Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde, 1880) und 2) „Die Schuppenflügler (Lepidopteren) des Königl. Regierungsbezirks Wiesbaden und ihre Entwicklungsgeschichte“ (ibidem 1882).

Cossiden stimmt die Gattung *Euplocamus* im Rippenverlaufe und durch die eingeschobene Zelle beinahe überein. Die kammzähnigen Fühler der Männer und die Lebensart so wie der Bau der Raupe geben weitere Aehnlichkeiten.“

Es gewinnt für mich einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, dass die verschiedenen sogenannten Microlepidopterenfamilien in einer späteren Zeit mit verschiedenen Familien der grösseren Heterocera (Bombycidae, Hepialidae, Noctuidae etc.) in Verbindung gebracht werden. Die geistvolle Arbeit des Dr. A. Rössler, die bezüglich unserer Anschauungen eine Fülle von grundlegenden Gedanken enthält, verdient in vollem Maasse gewiss mehr Würdigung, als ihr seitens des Herrn H. B. Möschler in der Stettiner Entomologischen Zeitung 1882 pag. 508 gezollt wird.

Um einen für unsere Anschauungen wichtigen Blick in die innere Anatomie der Lepidoptera zu thun, stehen uns die trefflichen vergleichend-systematischen Untersuchungen des Professor Dr. Eduard Brandt in St. Petersburg zur Verfügung¹⁾. Diese Untersuchungen haben allerdings nur die Verhältnisse des Nervensystems zum Gegenstande, sind jedoch für unsere Betrachtungen von unendlicher Wichtigkeit. Das Nervensystem der Lepidopterenlarven besteht aus 12 Knoten, nämlich 2 Kopfganglien, 3 weitgetrennten Brustknoten und 7 Bauchknoten. Beiden Imagines ist eine Reduction dieser Ganglienknoten eingetreten, indem benachbarte Ganglien zu einem einzigen Ganglion sich zusammenzogen und verwachsen. Daher sind bei den Lepidopteren im Allgemeinen zwar immer 2 Kopfganglien, aber meistens nur 2 isolirte Brustknoten und 4 Bauchknoten vorhanden. Wo nur 2 Brustknoten sich finden, ist der erste immer einfach, enthält nur ein Paar Heerde und giebt Nerven zum Prothorax und zum ersten Beinpaare ab; der zweite Brustknoten ist bedeutend grösser und sehr complicirt; er enthält 4 Paar Heerde und entsteht durch eine Verschmelzung vom zweiten und dritten Brustknoten und der beiden vordersten Bauchknoten der Raupe. Dieser Brustknoten giebt folgende Nerven: 1) Nerven für den Meso- und Metathorax, 2) Nerven für die beiden Flügelpaare, 3) Nerven für das 2. und 3. Beinpaar und 4) einige Nerven für den Basaltheil des Abdomens.

Die 7 Bauchganglien der Raupe sind bei den Imagines auf 4

¹⁾ Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Lepidopteren (Horae Societatis entomologicae rossicae. Bd. XV. 1879). Dieser Abhandlung sind alle in unserm vorliegenden Aufsätze bezüglich des Nervensystems angezogenen beschreibenden Details meist mit den Worten des Verfassers entlehnt.

reducirt, indem die 2 ersten mit dem letzten Brustknoten und die 2 letzten mit einander verschmolzen. Alle Bauchknoten der Lepidopteren, ausser dem letzten, sind einfach, enthalten nur je ein Paar Heerde und schicken je ein Paar Nerven zu den verschiedenen Bauchsegmenten. Der letzte Bauchknoten besitzt zwei Paar Heerde, weil er aus der Verschmelzung der beiden letzten Bauchknoten der Raupe entsteht.

Merkwürdige Ausnahmen, in denen eine Verschmelzung benachbarter Ganglien des Nervenstranges auf weniger Knoten, als eben angeführt, beschränkt bleibt, wodurch eine Annäherung dieser Formen an den embryonalen Typus der Raupe und der Puppe sich uns zeigt, finden sich in den Familien Zygaenidae, Sesiidae, Cossidae, Hepialidae, Notodontidae, Geometridae und Tineidae. In den einzelnen der diesen Familien angehörenden Species, welche Prof. Brandt untersuchte, sind nämlich 3 getrennte Brustganglien vorhanden. In diesem Falle ist der erste Brustknoten einfach, mit einem Paar Heerde versehen und giebt Nerven zum Prothorax und zum ersten Beinpaar; der zweite Brustknoten, der ebenfalls nur ein Paar Heerde besitzt, ist auch einfach und giebt Nerven dem Mesothorax, dem zweiten Beinpaare und dem ersten Paare der Flügel; endlich der dritte Brustknoten ist der grösste und complicirteste; er enthält 3 Paar Heerde und entsteht aus einer Verschmelzung von 3 Ganglien, nämlich des letzten Brust- und der beiden vordersten Bauchknoten der Raupe. Er giebt folgende Nerven ab: 1) Nerven für den Metathorax, 2) Nerven für das dritte Beinpaar, 3) Nerven für das zweite Flügelpaar und 4) Nerven für den Basaltheil des Abdomens. Nur bei *Hepialus humuli* findet Brandt in dem letzten oder dritten Brustknoten bloss 2 Paar Heerde, was darauf hinweist, dass er aus einer Verschmelzung des letzten Brustknotens und bloss des ersten (nicht der beiden) vordersten Bauchknoten der Larve resultirt, und daher sehen wir auch bei *Hepialus* einen Bauchknoten mehr als bei den anderen Schmetterlingen, nämlich fünf. Bei den von Brandt untersuchten Arten, welche drei Brustknoten haben, ist indessen die gegenseitige Annäherung des zweiten und des dritten eine sehr verschiedene. Entweder liegen diese beiden Brustknoten nahe an einander (*Phalera bucephala*, *Cossus ligniperda*) oder sie sind bedeutend von einander entfernt (*Sesia*, *Hepialus*), und es ist klar, dass die erstere dieser beiden Formen allmählig in diejenige mit 2 Brustganglien überführt. In der That ist die gegenseitige Entfernung der drei Brustknoten bei *Hepialus* (Imago) ähnlich wie bei den Raupen. Man vergleiche hierzu die von Brandt zu der obigen Abhandlung hinzugefügten Figuren auf T. XIV. Ausser der embryonalen Bildung der Brustganglien zeigen bei *Hepialus* auch die Bauchganglien eine primitive Einfachheit, was bereits oben auseinandergesetzt ist. Dieses

Verhältniss, dass ganz allgemein nur der erste Bauchknoten der Raupe mit dem letzten Brustknoten verschmolzen ist, findet sich ebenso noch in der Puppe während der letzten Zeit ihres Stadiums und, wie gesagt, in der Imago des *Hepialus humuli* (nach Brandt).

Wenn man die Gesetze der Phylogenie auf diese Art der inneren Organisation der *Hepialus*-Imagines anwenden will, so steht uns frei zu behaupten, dass *Hepialus* einen embryonalen Zustand repräsentire und sein Auftreten in der Lebewelt einer viel älteren Zeitperiode verdankt, als die meisten aller übrigen Schmetterlingsgattungen, dass jedoch die übrigen Hepialiden einschliesslich der Cossiden, Sesiiden u. s. w. zunächst sich an *Hepialus* anschliessen.

Leider haben unsere Kenntnisse über ähnliche oder dieselben Verhältnisse bei den vielen Microlepidopteren noch so wenig sich erweitert, dass man nur sehr vereinzelt Thatsachen kennt, die gleich erwähnt werden.

Bei manchen Lepidopteren, bei denen nur 2 getrennte Brustknoten vorhanden sind, erscheint der zweite, welcher nämlich aus dem zweiten und dritten zusammengezogen ist, durch eine Einschnürung doppelt und zeigt in diesen Beispielen deutlich, dass er aus zweien zusammengewachsen ist. Es ist dies der Fall bei einigen Bombyciden (*Orgyia antiqua*, *Notodonta camelina*), Noctuiden (*Cleophana linariae*), Geometriden (*Idaea dealbaria*, *Cabera orbicularia*) und Tineiden (*Adela Degeerella*). Diese Thatsachen sind erklärlicher Weise als Uebergangserscheinungen von der ursprünglichen elementaren Bildung zu dem Stadium, wo eine vollkommene Verwachsung der beiden letzten Brustganglien stattfindet, anzusehen. Bei den Pyraliden (5 Species), Tortriciden (2 Species) und Noctuiden (17 Species) ist der zweite Brustknoten compact, ausgenommen bei der schon erwähnten *Cleophana*, wo derselbe wie durch Einschnürung getheilt erscheint. Die diurnalen Lepidoptera (Rhopalocera) scheinen ausnahmslos die 2 letzten Brustganglien eng mit einander verwachsen und so auch auf Grund dieser Thatsachen die höchste Entwicklungsstufe unter den Lepidopteren zu besitzen. Brandt untersuchte 36 Species der Lepidoptera diurna, welche 10 Gattungen angehören. Auch die Hesperidae (7 Species) und Sphingidae (10 Species in 5 Gattungen) besitzen dieselbe Bildung der Brustganglien.

In eigentlich gar nicht wunderbarer Weise verknüpfen sich die aus der Betrachtung dieser anatomischen Verhältnisse resultirenden Ideen mit den aus der Configuration der Flügelnervatur gewonnenen Anschauungen zu einem harmonischen Ganzen. Beide Seiten betreffen dieselben Genera, beide gehen Hand in Hand und geben unseren Ge-

danken und Vorstellungen jetzt eine bestimmte Richtung. Folgende Tabelle bietet eine diesbezügliche vergleichende Uebersicht.

Einfache Discoidal- ader:	Discoidal- gabel:	Rudimen- täre Discoidal- adern:	3 Brust- knoten:	2 Brustknoten, d. letzte ein- geschnürt:	2 Brustknoten, der letzte compact:
Hepialidae	Hepialidae	—	Hepialidae	—	—
Cossidae	Cossidae	—	Cossidae	—	—
—	—	Cochliopod.			
—	—	Zygaenidae	Zygaenidae	—	—
—	—	Sesiidae	Sesiidae	—	—
Castniidae	Castniidae	—			
	* Psychidae	Psychidae			
* Cheloniar.					Cheloniariae
* Bombycid.	* Bombycid.	—	* Bombycid.	* Bombycid.	Bombycidae
			* Geometrid.	* Geometrid.	Geometridae
				* Noctuidae	Noctuidae
Tineidae	Tineidae	Tineidae	Tineidae	Tineidae	

Das Sternchen * bedeutet, dass nur einzelne auf die Rubrik bezügliche Fälle in der betreffenden Familie constatirt sind, während die Mehrzahl den Character des Gegentheils besitzt.

Betreffs der auch in anderer Hinsicht eigenthümlichen und interessanten Hepialiden sei hier auf die Abhandlung des Dr. Ph. Bertkau „Ueber den Duftapparat von *Hepialus Hecta* L.“ (Archiv. f. Naturg. XXXXVII. Jahrg. 1882, 1. Bd. p. 363 bis 370) verwiesen, wo u. a. auf Cholodkowsky's Mittheilungen über das ursprüngliche Verhalten der Hoden der Hepialiden aufmerksam gemacht wird.

Weitere Forschungen werden den Entdecker neuer Thatsachen und Verhältnisse von der mehr oder weniger grösseren Wahrscheinlichkeit der in dieser unserer Abhandlung ausgesprochenen Anschauungen überzeugen. Die Natur zeigt in der ganzen Organismenwelt die allmähliche Herausbildung aus einfacheren zu complicirteren Verhältnissen, die Entstehung des Grossen aus dem Kleinen, die Entwicklung des Vollkommenen aus dem relativ Unvollkommenen.

