Verh. Westd. Entom. Tag 1988, S. 307 - 315, Düsseldorf 1989

Satyridae: ontogenetische und evolutive Entwicklung *

von Peter H. Roos

Einleitung:

Thema der vorliegenden Arbeit soll nicht die Auseinandersetzung mit dem biogenetischen Grundgesetz von E. Haeckel sein (Ontogenie = geraffte Rekapitulation der Phylogenie). Eine Verknüpfung zwischen Ontogenie und Evolution folgt hier zunächst praktischen Erwägungen, nämlich der Nutzbarmachung eines möglichst großen Merkmalumfangs zur Erstellung eines phylogenetischen Systems der Satyriden. Erst vor dem Hintergrund eines solchen phylogenetischen Systems lassen sich Aussagen über die evolutive Entwicklung bestimmter Merkmale machen, deren Ausprägungen dann im Sinne adaptiver Veränderungen interpretierbar werden.

Prinzipiell besteht zur Begründung phylogenetischer Beziehungen nicht die Notwendigkeit, möglichst viele Merkmale zu untersuchen; theoretisch genügt eine gesicherte Apomorphie pro Artspaltung. Aber genau hier liegt die Schwierigkeit: Auf niedrigstem taxonomischen Niveau, d.h. auf Gattungs- und Artebene, lassen sich nur mit Mühe stichhaltige (Syn-) Apomorphien festmachen. Man muß suchen und hierzu sollte

^{*} Veröffentlichung aus dem Institut zur Erforschung und Erhaltung der Schmetterlinge e.V. (Bochum), Nr. 9

jede Möglichkeit genutzt werden, d.h. Einbeziehung aller Entwicklungsstadien, Untersuchung mit verschiedensten Techniken und Koordinierung von Ergebnissen aus den unterschiedlichen biologischen Teildisziplinen (Morphologie, Biochemie, Ethologie...). Bereits publizierte Arbeiten zur Phylogenetik von Rhopaloceren-Taxa auf Gattungs- und Artniveau, z.B. HANCOCK (1983) und SHIROZU u. SCHIMA (1979), können nicht über die geschilderten Schwierigkeiten hinwegtäuschen. Bei kritischer Prüfung erweisen sich nämlich die dort genannten Apomorphien zum großen Teil als unbegründet oder sogar falsch (ROOS, in Vorb.).

Ergebnisse und Diskussion:

Entsprechend der Fülle von ca. 3000 Arten zeigen die Satyriden eine Vielfalt präimaginaler Erscheinungsformen. Bezüglich Ei-Form, -Oberflächenstruktur, -Größe und -Farbe lassen sich keine Familiencharakteristika erkennen. In den Larvalstadien - zumindest ab L2 - zeigen die "typischen" Analspitzen. Daß diese Bildungen gar nicht so typisch sind, verdeutlicht ihre Präsenz in den anderen Familien der Satyromorpha: Morphidae, Brassolidae, Amathusiidae (YOUNG u. MUYSHONDT, 1973) und in einigen Nymphaliden-Taxa, z.B. Charaxinae (RYDON, 1971; MUYSHONDT, 1976). Interessant ist das Vorkommen zweier grundsätzlich verschiedener Puppentypen innerhalb der Satyridae. Fast alle Satyriden-Arten besitzen Stürzpuppen, nur einige paläarktische Tribus der Unterfamilie Satyrinae bilden Erdpuppen aus. Tab. 1 zeigt eine Zuordnung verschiedenen Satyriden-Taxa (nach MILLER. 1968) zu den genannten Puppentypen.

Wie läßt sich nun das Vorkommen der Puppentypen innerhalb der Satyridae phylogenetisch interpretieren? Mit anderen Worten: Welches ist der apomorphe, welches der plesiomorphe Puppentyp? Die Theorie der phylogenetischen Systematik

liefert hierzu verschiedene Entscheidungskriterien. Die morphologische Komplexität der Stürzpuppe und das damit verbundene komplexere Verpuppungsverhalten der Raupen implizieren nächst als Lösung: Stürzpuppe = Apomorphie, Erdpuppe = Plesiomorphie. Aber ein Außengruppenvergleich (WATROUS u. WHEELER, 1981) beweist genau das Gegenteil: Nach KRISTENSEN (1976) stellen die Lycaenidae die Schwestergruppe Nymphalidae (inkl. Satyridae) dar. Weiter unten in der Hierarchie - innerhalb der Nymphalidae - wurden die Charaxinae als die Schwestergruppe der Satyridae identifiziert (DeVRIES et 1985). Die relevanten Außengruppen besitzen also das Merkmal Stürzpuppe. Somit ist die mitivere" Erdpuppe einiger Satyrinae-Tribus aus der komplexeren Stürzpuppe entstanden.

Hinter der Rubrik "Intermediärtypen" aus Tab. 1 verbergen sich eine Reihe interessanter Phänomene, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Es soll hier nur die Problematik der Proterebia phegea (Borkhausen) im Kontext mit präimaginalen Merkmalen der Erebiini und Ypthimini etwas beleuchtet werden.

Eine eingehende Untersuchung imaginaler und präimaginaler Merkmale der Art P. phegea legte eindeutig dar, daß sie nicht der Gattung Erebia (wie bislang geschehen) zugeordnet werden kann (ROOS u. ARNSCHEID, 1980; ROOS et al., Für sie wurde die neue monotypische Gattung Proterebia geschaffen. Einleuchtend wird diese gezogene Schlußfolgerung bei Betrachtung präimaginaler Merkmale: Die Eistruktur von P. gea erinnert an die von Pararge- und Lasiommata-Arten und unterscheidet sich somit von aller bisher untersuchten Erebien. Im Gegensatz zu allen Erebia-Arten finden sich bei P. phegea larvale Kopfkapselzeichnungen, ähnlich wie sie bei den Satyrini (Hipparchia, Chazara etc.) auftreten. Die deutlichsten Unterschiede das Puppenstadium. Von der Struktur besitzt

Tab. 1	Einteil	ung der <u>Satyrina</u> e	nach Puppentype	en
Stürzpuj	ppen	Erdpuppen	Intermedia	ärtypen
Coenony Euptych:	iini	Erebiini Satyrini	<u>Gattung</u> Proterebia	Tribus
Hypocyst Dirini Pronoph:	ilini	Melanargiini	Aphantopus Heteronympha	??? Maniolini Hypocystini
Ypthimin Maniolin			Oreixenica Dira	Hypocystini Dirini
		besitzen auch all lymniinae, Haeter		

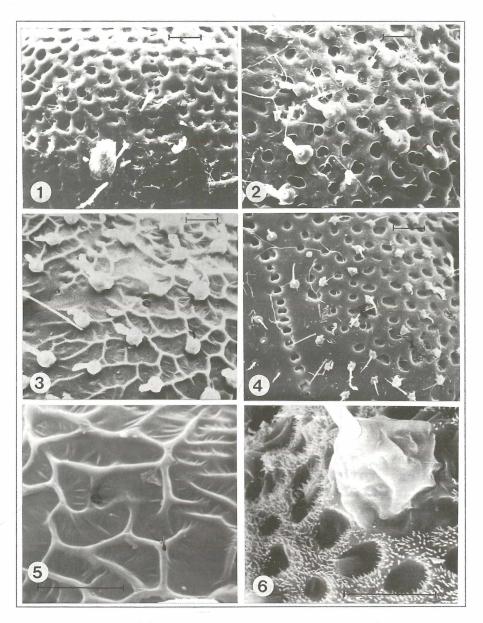
Erebia	Proterebia	Ypthima	Strabena	Hipparchia
Lo	Lei	Lei	Lei	Lo
Lo	Lei	Lo + B	Lo	Lo
Lo	Lei	Lo + B	Lo	Lo
	Lo Lo Lo	Lo Lei Lo Lei Lo Lei Oberflächenstruktur de	Lo Lei Lei Lo Lei Lo + B Lo Lei Lo + B Oberflächenstruktur der Kopfkapse	Lo Lei Lei Lei Lo Lei Lo + B Lo

Lochstruktur mit Mikroborsten, Lei = Leistenstruktur.

Biinae:	Anthirrini	Satyrinae:	Coenonymphini
DITHUE.	Biini	Sacyrinae.	Dirini
	Melanitini	1	Erebiini
Elvmniinae:	Elymniini	ļi.	Euptychiini
22,	Lethini		Hypocystini
	Mycalesini	H	Maniolini
	Zetherini		Melanargiini
Eritinae:	Eritini		Pronophilini
Haeterinae:	Haeterini	1	Satyrini
Ragadiinae			Ypthimini

P. phegea eine Stürzpuppe, deren reduzierte Ausstattung mit gekrümmten Kremasterborsten für eine solide Anheftung allerdings nicht ausreicht. Neuere rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur larvalen Borsten- und Kopfkapseloberflächenstruktur unterstützen die bisherigen Befunde und Schlußfolgerungen. Die Oberfläche der L1-Kopfkapsel von P. phegea besteht aus einem Netzwerk von Chitinleisten (Abb. 3). Im Gegensatz hierzu zeigen die Arten der Gattung Erebia (aber auch die der Satyrini) in allen Larvalstadien eine Lochstruktur (Abb. 1,2). Eine der P. phegea ähnliche Leistenstruk-tur findet sich in verschiedenen anderen Satyriden-Taxa, so z.B. bei den Ypthimini (Ypthima Strabena, Pseudonympha, Abb. 5), Mycalesini (Henotesia) und Maniolini (Aphantopus). Ab L2 tritt bei den zuletzt genannten Taxa - wie bei Erebia und den Satyrini - die Lochstruktur auf (Abb. 4). Im Gegensatz hierzu findet sich bei P. phegea in allen Larvalstadien die Leisten-struktur. Tabelle 2 gibt eine Übersicht der Befunde. Eine Entscheidung darüber, ob der Leisten- oder der Lochtyp, falls dies überhaupt homologe Charaktere sind, das apomorphe Merkmal darstellt, kann zur Zeit nicht gefällt werden.

Innerhalb der Ypthimini zeigen die Arten der Gattung Ypthima eine eindeutige Apomorphie, nämlich die Ausbildung winziger Borsten auf der L2-Kopfkapsel (Abb. 6). Diese fehlen in der Gattung Strabena (ROOS, unveröff.). Mit Strabena gemeinsam bildet Ypthima im letzten Larvalstadium dorsale, thorakale Mikroborstenfelder aus (ROOS, 1986), evtl. eine Autapomorphie der Ypthimini, wie zunächst angenommen. Untersuchungen an der madegassischen Art Henotesia narcissus zeigten aber hier ähnliche Bildungen. Henotesia gehört nach dem MILLERschen Satyridensystem (Tab. 3) zum Tribus Mycalesini der Unterfamili Elymniinae, soll also mit den Ypthimini nur entfernt verwandt sein. Die Frage nach der Deutung des Befundes ergibt zwei Ant-



wortmöglichkeiten: Konvergenz oder Synapomorphie? Mit anderen Worten: Entweder hat sich das
Merkmal unabhängig voneinander in zwei Gruppen
ausgebildet oder aber das MILLERsche System ist
in diesem Punkt falsch, d.h. die Mycalesini
rücken phylogenetisch in die Nähe der Ypthimini. Auch diese Frage bleibt zunächst unbeantwortet.

Trotz der Schwierigkeiten, die sich bei der phylogenetischen Merkmalbewertung ergeben, lassen sich natürlich definitive (Syn-) Apomorphien innerhalb verschiedener Satyriden-Taxa nachweisen. Hier einige Beispiele: (1) Mandibelschaufeln der Satyrini. (2) Larvale Stirnfortsätze in der Erebia tyndarus-Gruppe. (3) Geknickte D1- und D2-Borsten der L1-Stadien der Gattung Melanargia.

Schlußbemerkung:

Sinn und Zweck der vorliegenden Arbeit ist es nicht, fertige, schlüssige Ergebnisse vorzulegen. Vielmehr geht es darum, offene Fragen und Problemkreise darzustellen, zum einen die spezielle Systematik der Satyridae zum anderen die Methodiken und Denkweisen der modernen Systematik betreffend. Für wesentlich halte ich (1.) die Durchsetzung einer konsequent phylogenetischen Systematik und (2.) den Versuch, die Ergebnisse verschiedener biologischer Teildisziplinen (Biochemie, Morphologie, Ethologie etc.) in einem phylogenetischen Gesamtkonzept zu vereinigen. Solch ein Konzept bedarf noch einer Menge theoretischer und praktischer Vorarbeit. In welcher Art und Weise auf phenetischer Ähnlichkeit beruhende Verwandtschaftsnachweise Fehlschlüssen führen können, soll hier näher erläutert werden. Diese Sachverhalte sind schon instruktiv von anderen Autoren (z.B. HEN-NIG, 1982) dargestellt worden. Indessen scheint es mir um so wichtiger klarzustellen - und dies scheint sich auch gedanklich langsam durchzusetzen -, daß eine ganze Reihe biochemischer Untersuchungsmethoden - wie z.B. die Allozymanalyse - zu rein phenetischen Klassifizierungen, nicht aber zu einem phylogenetischen System führen (ROOS, in Vorb.). Leider ist hier nicht der Raum für eine eingehende Erörterung dieser Probleme gegeben. Von einer Interpretation biochemischer Ergebnisse im Sinne der HENNIGschen phylogenetischen Systematik (HENNIG, 1982) sind wir noch weit entfernt.

Literatur:

- DevRIES, P.J., KITCHING, I.J. u. VANE-WRIGHT, R.I. (1985): The systematic position of **Antirrhea** and **Caerois**, with comments on the classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). Syst. Ent. 10, 11-32.
- HANCOCK, D.L. (1983): Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): A phylogenetic approach. Smithersia 2, 1-48.
- HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Berlin, Hamburg.
- KRISTENSEN, N.P. (1976): Remarks on the familylevel phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). - Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 14, 25-33
- MILLER, L.D. (1968): The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). Mem. Am. ent. Soc. 24, 1-174.
- MUYSHONDT, A. (1976): Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VIII. Archaeoprepona antimache gulina, Siderone marthesia, Zaretis callidryas and Consul electra (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 30, 159-168.

- ROOS, P. (1986): **Ypthima pandocus** Moore, 1857: Präimaginale Merkmale und ihre phylogenetische Bedeutung (Satyrinae, Ypthimini). Nota lepid. **9**, 236-248.
- ROOS, P. u. ARNSCHEID, W. (1980): Die systematische Stellung von **Erebia phegea** (Borkhausen, 1788). Beiträge zur Kenntnis der Erebien, XII. Mitt. Münch. ent. Ges. **80**, 1-14.
- ROOS, P., ARNSCHEID, W., STANGELMAIER, G. u. BEIL, B. (1984): Präimaginale Merkmale in der Gattung **Proterebia** Roos u. Arnscheid: Beweise für die phylogenetische Distanz zur Gattung **Erebia** Dalman (Satyridae). Nota lepid. 7, 361-374.
- RYDON, A.H.B. (1971): The systematics of the Charaxidae (Lepidoptera: Nymphaloidea). Entomologist's Rec. J. Var. 83, 219-233, 283-287, 310-316, 336-341, 384-388.
- SHIROZU, T. u. SHIMA, H. (1979): On the natural groups and their phylogenetic relationship of the genus **Ypthima** Hübner mainly from Asia (Lepidoptera: Satyridae). Sieboldia **4**, 18-71.
- WATROUS, L.E. u. WHEELER, Q.D. (1981): The outgroup comparison method of character analysis. Syst. Zool. 30, 1-11.
- YOUNG, A.M. u. MUYSHONDT, A. (1973): Notes on the morphology of **Morpho peleides** in Central America. Carib. J. Sci. **13**, 1-49.

Dr. Peter H. Roos Am Alten Knapp 15d D-4322 Sprockhövel 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen

Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 1988

Autor(en)/Author(s): Roos Peter H.

Artikel/Article: Satyridae: ontogenetische und evolutive Entwicklung *

<u>307-315</u>