

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 sich 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 der 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 zunächst 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 der Nymphalidae (inkl. Satyridae) dar. Weiter unten in der Hierarchie - innerhalb der Nymphalidae - wurden die Charaxinae als die Schwestergruppe der Satyridae identifiziert (DeVRIES et al., 1985). Die relevanten Außengruppen besitzen also das Merkmal Stürzpuppe. Somit ist die "primitivere" 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., 1984). Für sie wurde die neue monotypische Gattung **Proterebia** geschaffen. Einleuchtend wird diese gezogene Schlußfolgerung bei Betrachtung präimaginaler Merkmale: Die Eistruktur von **P. phegea** erinnert an die von **Pararge-** und **Lasiommata**-Arten und unterscheidet sich somit von der aller bisher untersuchten Erebi. 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 zeigt das Puppenstadium. Von der Struktur besitzt

Tab. 1		Einteilung der <u>Satyrinae</u> nach Puppentypen	
<u>Stürzpuppen</u>		<u>Erdpuppen</u>	<u>Intermediärtypen</u>
Coenonymphini		Erebiini	<u>Gattung</u> <u>Tribus</u>
Euptychiini		Satyrini	
Hypocystini		Melanargiini	Proterebia ???
Dirini			Aphantopus Maniolini
Pronophilini			Heteronympha Hypocystini
Ypthimini			Oreixenica Hypocystini
Maniolini			Dira Dirini
Den Stürzpuppentyp besitzen auch alle anderen Unterfamilien der Satyridae (Biinae, Elymniinae, Haeterinae, Eritinae & Ragadiinae).			

Tab. 2	Erebia	Proterebia	Ypthima	Strabena	Hipparchia
L1	Lo	Lei	Lei	Lei	Lo
L2	Lo	Lei	Lo + B	Lo	Lo
L3	Lo	Lei	Lo + B	Lo	Lo
Larvale Oberflächenstruktur der Kopfkapsel einiger Satyriden-taxa in den Larvalstadien L1 - L3. Lo = Lochstruktur, Lo + B = Lochstruktur mit Mikroborsten, Lei = Leistenstruktur.					

Tab. 3		Das Satyridensystem nach MILLER (1968)	
Biinae:	Anthirrini Biini Melanitini	Satyrinae:	Coenonymphini Dirini Erebiini
Elymniinae:	Elymniini Lethini Mycalesini Zetherini		Euptychiini Hypocystini Maniolini Melanargiini
Eritinae:	Eritini		Pronophilini
Haeterinae:	Haeterini		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 Leistenstruktur 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 Leistenstruktur. 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-

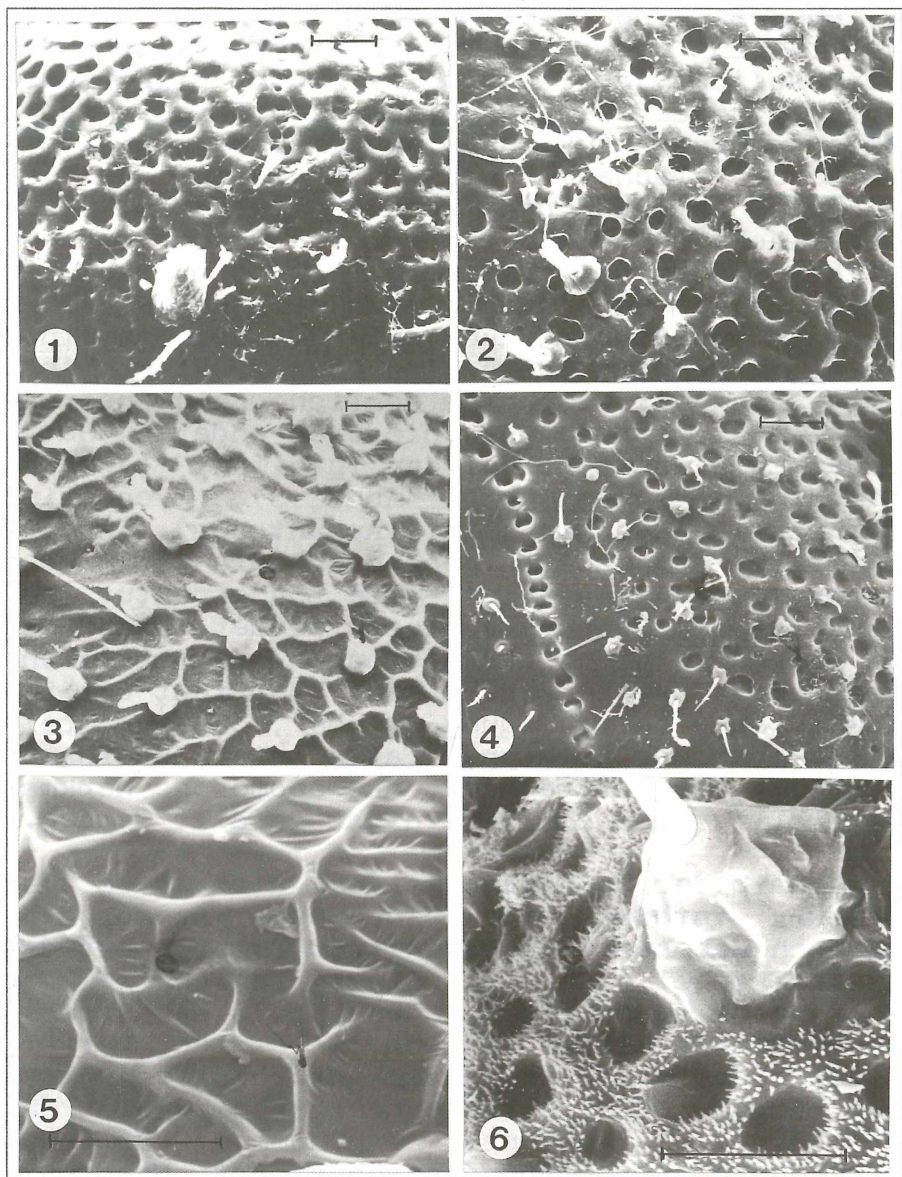


Abb. 1 - 6: Rasterelektronenmikroskopische Darstellung larvaler Kopfkapseloberflächen verschiedener Satyriden-Taxa: 1. L1 *Erebia hispania* BUTLER (Erebiini). 2. L2 *Erebia meolans* DEPRUNNER (Erebiini). 3. L2 *Proterebia phegea* BORKHAUSEN (Tribus ?). 4. L2 *Henotesia narcissus* FABRICIUS (Mycalesini). 5. L1 *Pseudonympha* spec. (Ypthimini). 6. L2 *Ypthima kalelonda* WESTWOOD (Ypthimini). |————| = 50 µm.

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 Ypthimiini. Auch diese Frage bleibt zunächst unbeantwortet.

Trotz der Schwierigkeiten, die sich bei der phylogenetischen Merkmalsbewertung ergeben, lassen sich natürlich definitive (Syn-) Apomorphien innerhalb verschiedener Satyriden-Taxa nachweisen. Hier einige Beispiele: (1) Mandibelschaukeln 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 zu Fehlschlüssen führen können, soll hier nicht näher erläutert werden. Diese Sachverhalte sind schon instruktiv von anderen Autoren (z.B. HENNIG, 1982) dargestellt worden. Indessen scheint es mir um so wichtiger klarzustellen - und dies scheint sich auch gedanklich langsam durchzu-

setzen -, 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 **An-tirrhea** 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 family-level 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 antimachegulina**, **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 Erebi- en, 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 out-group 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 *](#)
[307-315](#)