

## Ein phylogenetischer Blick auf die Larven der Minierfliegen (Diptera: Agromyzidae)

Dempewolf, M.

### Abstract

For a SEM study of the cuticle surface and of the cephalopharyngeal skeleton of agromyzid larvae, four species with different lifestyles were selected: *Agromyza anthracina* Meigen, 1830 and *Phytomyza lappae* Goureau, 1851 are leaf miners, *Melanagromyza lappae* (Loew, 1850) lives as internal stem miner, *Phytomyza continua* Hendel, 1920 was found in midribs and the external part of the stem of *Arctium lappae*. Some characters of the mouthparts and the posterior spiracles suggest a leaf mining origin of the Agromyzidae.

### 1. Einleitung

Innerhalb der Gruppe der acalypraten Dipteren, die sich größtenteils aus Taxa kleiner schwer unterscheidbarer Arten zusammensetzt, gehören die Agromyziden zu den bekannteren Familien. Zum einen, weil einige Spezies dieser ausschließlich phytophagen Dipteregruppe bei der Nutzung von Kulturpflanzen zu Konkurrenten des Menschen werden können (Zusammenfassung: SPENCER 1973), andererseits aber auch, weil die Larven der meisten Arten in den Blättern ihrer Wirtspflanzen auffällige Spuren hinterlassen, die schon früh von Naturbeobachtern beschrieben wurden. Die als Blattminen bekannten Fraßgänge geben mitunter durch ihre Form, Farbe und Anordnung wertvolle diagnostische Hinweise, welche in einigen Fällen zusammen mit der Kenntnis der Wirtspflanze eine Artbestimmung des Minenerzeugers ermöglichen. Blattminierer kommen in mehreren Dipterenfamilien sowie den Ordnungen Lepidoptera, Coleoptera und Hymenoptera vor und zeigen eine faszinierende Vielfalt von Formen und Lebensweisen. Die "Bestimmungstabellen der Blattminen Europas" von E.M. HERING (1957), ein Werk, welches das gesamte Spektrum blattminierender Insekten berücksichtigt, inspirierte daher die Ausarbeitung von regionalen Blattminenfaunen.

Ein Grund dafür, daß es zur heutigen Zeit etwas still um die klassische Minenkunde geworden ist, könnte die unzureichend geklärte Taxonomie der Larvenstadien sein. Sie behindert die in der Faunistik übliche Aufstellung von Artenlisten. Es existiert eine große Zahl von Gruppen schlecht unterscheidbarer sehr ähnlicher Arten auf der gleichen Wirtspflanzenart, entsprechend ungenau bleibt oft die Bestimmung nach Blattminen und Larven. Die Identifikation von gezüchteten Imagines ist oft nur Spezialisten der jeweiligen Gruppe möglich.

Der Autor beschäftigt sich in Zusammenarbeit mit Dr. Michael von TSCHIRNHAUS (Bielefeld), Spezialist für Agromyziden, mit der Larvalmorphologie der Agromyziden, welche nicht nur eine der wichtigsten Gruppen der Blattminierer ist, sondern

auch zahlreiche Spezies umfaßt, die endophytisch auch andere Pflanzenteile bewohnen. Zahlreiche Arten leben als Stengel- und Wurzelminierer, einige als Samen- und Blütenkopffparasiten. Die Angehörigen der Gattung *Phytobia* minieren im Kambium von Laubbäumen. Von wenigen Arten werden Gallen gebildet. Ziel des Projektes wird sein, die Phylogenie der Agromyziden mit Hilfe der Larvalmerkmale zu rekonstruieren. In diesem Beitrag werden anhand einiger charakteristischer Vertreter von Blatt- und Stengelminierern Adaptationen an das jeweilige Substrat vorgestellt und die vermutliche Lebensweise der ursprünglichsten Agromyziden diskutiert.

## 2. Blattminierer

Die Larven der blattminierenden Agromyzidae sind von anderen Dipterenlarven durch ihre vertikal verlängerten Mundwerkzeuge (Mandibeln) (Abb. 6) mit jeweils mehreren übereinander angeordneten Zähnen (Mundhaken) zu unterscheiden. Da die Larven in der Mine stets auf der Seite liegen, können sie mit bogenförmigen dorsoventralen einem Sensenschlag ähnlichen Bewegungen des Vorderkörpers Pflanzenzellen losreißen und aufbrechen. Während dieser Bewegungen wird der Nahrungsbrei in die zwischen den Mandibeln oder etwas seitlich davon liegende Mundöffnung aufgenommen. Einmalig unter den Dipterenlarven ist auch, daß ein Großteil der blattminierenden Spezies rechts und links unterschiedlich große Mandibeln besitzen. Entsprechend stehen die einzelnen Zähne nicht nebeneinander, sondern alternieren (Abb. 2). Dadurch wird ein engeres Zusammenrücken der Mandibeln und ein behutsameres Ausminieren der oft sehr dünnen Parenchym-schicht ermöglicht, da bei den sensenartigen Bewegungen der obere einzeln stehende Zahn vor den übrigen zu neuen Zellverbänden vordringt. Beim folgenden Strich kann die entstehende Mine mit den weiter unten befindlichen und nebeneinander operierenden Zähnen (Mundhaken) erweitert werden. Dies ist auch bei *Phytomyza lappae* Goureau, 1851 der Fall, die in Blättern heimischer Klettenarten (*Arctium*) miniert. *Agromyza anthracina* Meigen, 1830, ein Brennesselminierer, verkörpert dagegen einen ursprünglicheren Typ mit gleichlangen Mandibeln und direkt nebeneinander liegenden Mundhaken (Abb. 1).

Die Blattminierer sind in der Regel vor allem vorn lateral zusammengedrückt, um die sehr dünnen Zellschichten des Blattes zu erreichen, ohne die Epidermis zu beschädigen. Die Mine wird dann je nach Beschaffenheit der Epidermis durch den hinteren Teil des Körpers ausgebeult. Als weitere Anpassung an das Kriechen auf der Körperseite haben die Larven auf den Lateralseiten ihrer Körpersegmente jeweils Dörnchenfelder (Lokomotionsfelder), welche die Fortbewegung in der Mine erleichtern oder überhaupt erst ermöglichen. Im Vergleich mit saprophagen Dipterenlarven sind Agromyzidenlarven recht nackt, es fehlen mit Ausnahme des Vorderkörpers längere Haare sowie Schuppen- und kammartige Strukturen, die normalerweise einer Verunreinigung des Integumentes entgegenwirken (vergl. MEIER

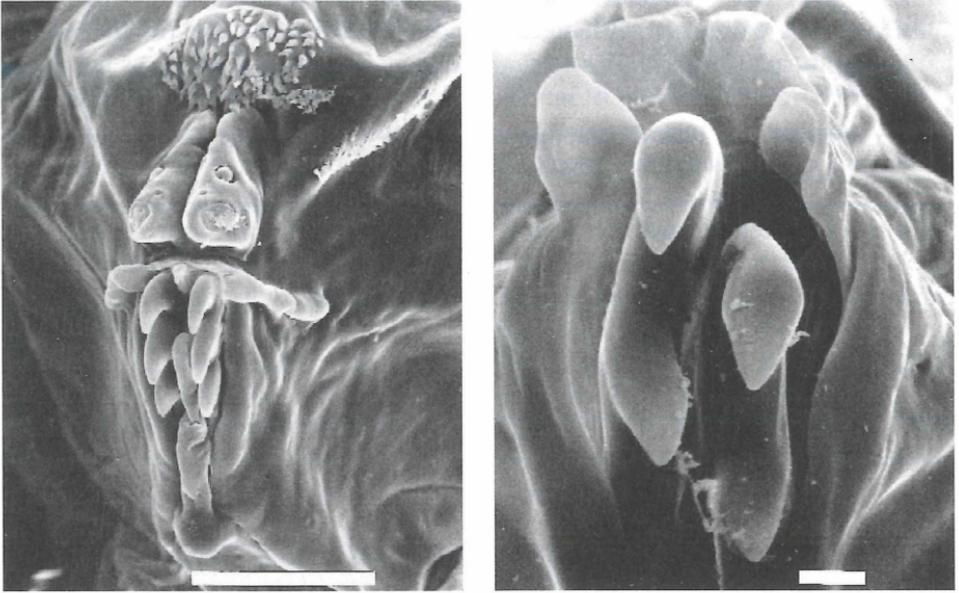


Abb. 1-2: REM-Aufnahmen von Agromyzidenlarven: 1: Vorderkörper von *Agromyza anthracina* Meigen, 1830; 2: Mandibeln von *Phytomyza lappae* Goureau, 1851; Maßstriche: 1 = 50  $\mu\text{m}$ ; 2 = 5  $\mu\text{m}$ .

1996).

Die für höhere Dipterenlarven charakteristischen Antennensinnesorgane sowie der Maxillarsinneskomplex auf der sog. "Gesichtsmaske" über den Mandibeln sind maximal nach vorne gerückt und ihre Paare liegen normalerweise nur geringfügig weiter auseinander als die zwei Mandibeln. Nur so kommen sie mit der Nahrung - oft nur eine dünne Schicht innerhalb des Blattes - in Berührung. Die Sinnesorgane sind auch wesentlich kleiner als bei vielen sapro- und mikrophagen Dipterenlarven, die in höherem Maße die Möglichkeiten haben müssen, ungünstigen Bedingungen auszuweichen. Die Reduktion von Sinnesorganen bei Insekten mit minierender Lebensweise, die sich ihre Nahrung und ihren Aufenthaltsort kaum noch aussuchen können, ist schon von HERING (1953) festgestellt worden. Agromyziden sind im Gegensatz zu manchen anderen Minierern nicht in der Lage, das Blatt, in dem sie minieren, zu wechseln.

Über den Mandibeln von *Ph. lappae* sind seitlich zwei häutige Lappen zu erkennen (Abb. 2), welche höchstwahrscheinlich den Nahrungsbrei zur Mundöffnung leiten. Die gleiche Funktion hat vermutlich bei *A. anthracina* der einzelne mittlere Fortsatz über den Mandibeln (Abb. 1).

Ein weiteres phylogenetisch bedeutsames Merkmal ist die Gestalt der

Hinterstigmen. Das Grundmuster bei den höheren Fliegen besteht aus zwei Platten, auf denen sich je drei Atemöffnungen befinden, umgeben von vier Büscheln sogenannter Spirakularfortsätze. Zahlreiche Abbildungen dieses Stigmentyps hat SMITH (1989) publiziert. Dieser Typ ist innerhalb der Agromyzidae ausschließlich bei wenigen Arten der Gattung *Agromyza* vollständig erhalten, so auch bei *A. anthracina* und einer weiteren Art an Brennesselblättern. Die Beobachtung von Brennesselminen liefert eine mögliche Erklärung dafür: Die sehr weichen Blätter werden fast vollständig ausgehöhlt und verwelken im Bereich der Minen sehr schnell. Bei feuchter Witterung ist die Mine vielfach mit verunreinigtem Wasser gefüllt, in welchem die Larve überleben muß. Die Spirakularfortsätze schützen die Atemöffnungen vor Verunreinigung und vor dem Eindringen von Flüssigkeit in die Tracheen. In den meisten anderen von Agromyziden verursachten Minen - wie etwa *Ph. lappae* - werden nicht alle Zellschichten konsumiert. Die Lebensfunktionen des Blattes bleiben im wesentlichen erhalten, so daß es zu weniger Verunreinigungen kommt und die Wasserregulation innerhalb des Blattes weiterhin funktioniert. Die Larve befindet sich stets in einer feuchten, aber luftigen und sauberen Umgebung.

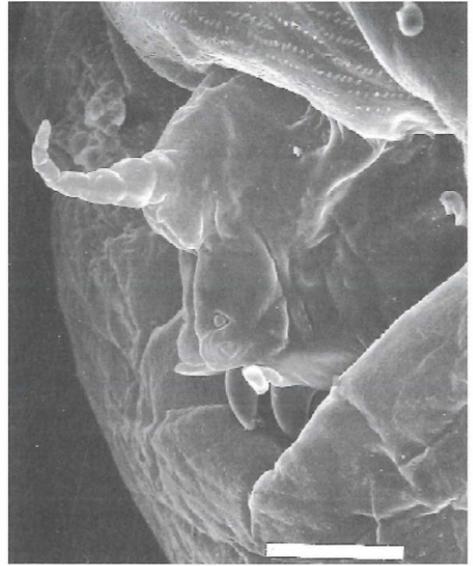
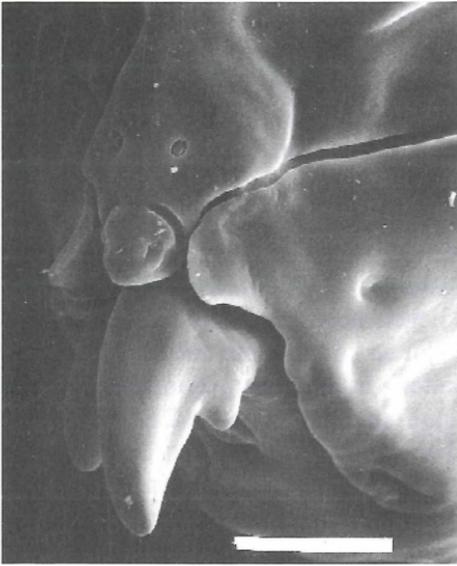


Abb. 3-4: REM-Aufnahmen von Agromyzidenlarven: 3: Gesichtsmaske und Mandibeln von *Melanagromyza lappae* (Loew, 1850) 4: Gesichtsmaske und Mandibeln von *Phytomyza continua* Hendel, 1920. Maßstriche: = 50 µm.

Bei den meisten Agromyzidenlarven sitzen die hinteren Atemöffnungen - manchmal je drei, oft aber erheblich mehr - auf vom Körper abstehenden Knospen. So wird verhindert, daß die Atemöffnungen von den Epidermisschichten der Pflanze

zugeschränkt werden; die Sauerstoffversorgung der Larve wird damit gesichert.

### 3. Ein zentraler Stengelminierer

Arten der Gattung *Melanagromyza* leben in der Regel zentral im Stengelmark oder in dickfleischigen Blättern. Die Verpuppung findet stets in der Mine statt. *M. lappae* (Loew, 1850) lebt in großer Zahl in den Stengeln von Kletten und miniert darin ohne erkennbare Orientierung vertikal hin und her. Die angelegten Gänge sind zylindrisch und etwa so breit wie die Larven selbst. Diese haben demzufolge keine laterale Abflachung im Thoraxbereich, sondern sind drehrund. Die lateralen Lokomotionsfelder sind stark reduziert. Die Mandibeln sind bei diesem Vertreter der Agromyzidae wie bei Blattminierern der Unterfamilie Phytomyzinae, zu der auch *Ph. lappae* gehört, ebenfalls asymmetrisch und unterschiedlich hoch. Hier ist jedoch nicht die rechte sondern die linke Mandibel größer (Abb. 3). *M. lappae* hat einen verstärkten Mundhaken ausgebildet, der offensichtlich den Hauptanteil der Miniertätigkeit übernimmt. Die übrigen Mundhaken sowohl der rechten als auch der linken Mandibel sind stark reduziert. Die Gesichtsmaske liegt nicht in der Mitte über beiden Mandibeln, sondern direkt über der linken. Auch in anderer Hinsicht unterscheidet sich *M. lappae* deutlich von den bisher betrachteten Arten: Eine Mittelfurche, die das Gesicht in zwei annähernd gleiche Hälften teilt, fehlt, statt dessen ist der untere Teil, auf dem die noch stärker reduzierten Maxillarsinnesorgane sitzen, verkleinert und vom übrigen Teil abgeschnürt. Der Abstand der darüber liegenden Antennensinnesorgane ist geringer als die Breite allein der linken Mandibel allein. Die Betrachtung des Cephalopharyngealskeletts, einem aus ehemaligen Bestandteilen des Kopfes bestehender Komplex, der von Thorakalsegmenten umgeben ist, zeigt tiefgreifende Unterschiede. (Abb. 5,6).

Die stark sklerotisierten Hinterstigmen bestehen aus je einem Kreis mit zahlreichen knospenförmigen Atemöffnungen und einem massiven zentralen Horn, das vermutlich der Fortbewegung und dem Abstoßen von den weichen Seitenwänden der Mine dient (Abbildung bei SMITH 1989, S. 214). Ein analoges Organ ist an der Seite der Hinterstigmen von *Temnostoma vespiforme* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Syrphidae) ausgebildet (STAMMER 1933), anscheinend hat es die gleiche Funktion. Bei anderen Agromyzidengattungen sind ebenfalls stark sklerotisierte Hinterstigmen mit seitlichem Kranz von Atemknospen evolviert, allerdings ohne zentrales Horn. Am häufigsten findet man sie in Samenkapseln und Blütenböden.

### 4. Ein "Neueinwanderer" in den peripheren Bereich des Stengels

Beim Sammeln von *M. lappae* an *Arctium minor* stieß ich zufällig auf eine weitere Agromyzide in den langen und dicken Blattstielen der Pflanze. Diese war während des ganzen Sommers so zahlreich, daß die mittelalten und alten Stiele vor allem an der Basis völlig ausgehöhlt waren, doch fanden sich dort weder Ausbohrlöcher noch Puparien. Weitere Beobachtungen ergaben, daß die Larven vom Blattstiel aus

in den äußeren Bereich des Stengels einwandern, wo sie noch unterschiedlich weit minieren und sich anschließend unmittelbar unter der Rinde verpuppen. Ausschließlich im Stengel sich entwickelnde Larven konnten nicht beobachtet werden. Aus eingesammelten Stengeln schlüpfte im Labor schon nach 2 Wochen eine Fliege, welche von M. von Tschirnhaus als *Phytomyza continua* Hendel, 1920 bestimmt wurde, eine Art aus der *Phytomyza robutella*-Gruppe, deren Arten sich in Blattrippen und Blattstielen entwickeln. Bisher waren nur *Cirsium* und *Carduus* als Wirte dieser Art bekannt (SPENCER 1976).

*Ph. continua* ist wie die zentrale Stengelminierer *M. lappae* eher zylindrisch geformt und hat nur noch mikroskopisch kleine Lokomotionsfelder. Die Gesichtsmaske mit den seitlichen Mundlappen ist dagegen den meisten anderen *Phytomyza*-Arten auffallend ähnlich. Über der Gesichtsmaske befindet sich ein einzelner langer Fortsatz, der "Frontalprozess", der auch noch bei einer Reihe anderer nicht nah verwandter Arten vorkommt.

An den nur wenig alternierenden Mandibeln befinden sich die oberen zwei Mundhaken unterhalb der Gesichtsmaske, die unteren zwei sind nach hinten versetzt und auf Abbildung 4 verdeckt, weil der Mundbereich etwas eingezogen ist. Sie sind aber anhand eines präparierten larvalen Cephalopharyngealskeletts nachweisbar (Abb. 7). Der Vergleich der Mundwerkzeuge von beiden *Phytomyza*-Arten (Abb. 6,7) zeigt, daß neben dem Ausmaß der Asymmetrie der Mandibeln vor allem der Winkel des Mandibularkomplexes zum darauf folgenden "Mittelstück" des Cephalopharyngealskeletts verändert ist. Bei *Ph. continua* kommen die hinteren Mundhaken vermutlich kaum noch mit der Nahrung in Berührung, eine Anpassung an das Nahrungssubstrat in den Blattstielen und im Stengel, welches so zäh ist, daß es von der Larve nicht von mehr als zwei Mundhaken gleichzeitig losgeschabt werden kann.

#### 5. Welches ist die ursprüngliche Lebensweise der Agromyzidenlarven?

SPENCER kommt in seinen Arbeiten von 1973 und 1990 aufgrund der Verteilung plesiomorpher Imaginalmerkmale zu dem Schluß, daß die früheste Weise des Nahrungserwerbs bei den Agromyziden das Minieren im Kambium von Laubbäumen ist. Von da aus fand eine Besiedlung zunächst von Stengeln und in einem weiteren Schritt von Blättern statt. Im folgenden soll diese Hypothese anhand der hier besprochenen Larvalmerkmale überprüft werden:

Die Larve der blattminierenden *A. anthracina* verfügt über drei plesiomorphe Merkmale, die dem Grundmuster der Agromyzidenlarven entsprechen. Dies zeigt der Vergleich mit anderen Dipterenlarven der Gruppe Schizophora:

1. Gleichgestaltete, symmetrische Mandibeln.
2. Ursprünglicher Aufbau der Hinterstigmen.

3. Innerhalb der Agromyzidae die vollständige Ausstattung mit Sinnesorganen, die bei den meisten Taxa zunehmend reduziert ist (DEMPPEWOLF in Vorbereitung).

Diese Eigenschaften sind bei Stengelminierern ebensowenig ausgeprägt wie bei meisten anderen Agromyziden.

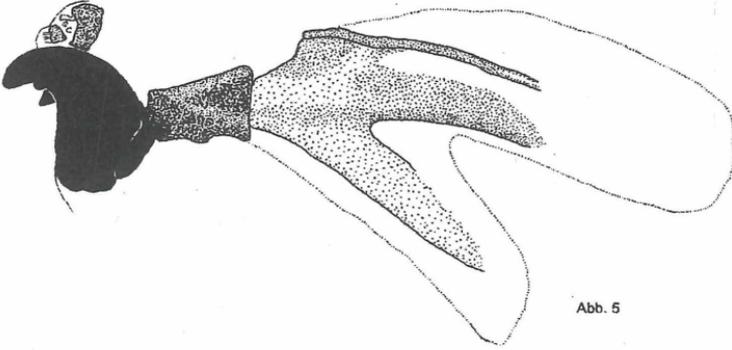


Abb. 5

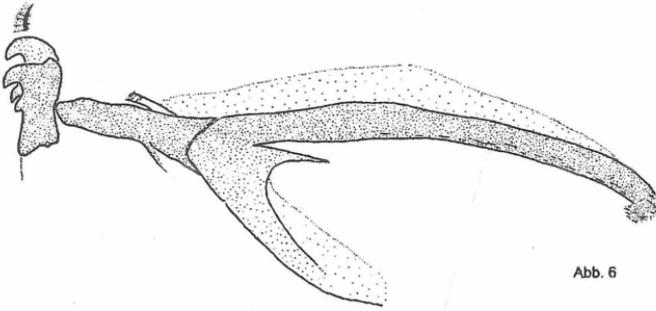


Abb. 6

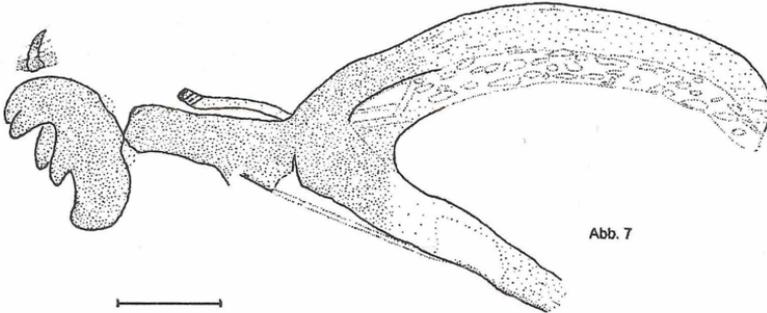


Abb. 7

Abb. 5-7: Cephalopharyngealskelette vom 3. Larvalstadium. 5: *M. lappae*; 6: *Ph. lappae*; 7: *Ph. continua*.

Maßstrich für 5 = 200  $\mu\text{m}$ ; für 6 u. 7 = 100  $\mu\text{m}$ .

Das Zusammenrücken der paarigen Sinnesorgane der Gesichtsmaske an der Spitze des Körpers und die Lokalisation dicht über den Mundwerkzeugen ist - wie schon gezeigt wurde - eine Anpassung an die Verhältnisse in einer Blattmine. Diese Merkmale zeigen alle bisher untersuchten Agromyziden, auch die Stengel- und Kambiumminierer.

Der asymmetrische Aufbau der Mandibeln, der nicht Bestandteil des Grundmusters ist, scheint ein wesentlicher "Fortschritt" in der Evolution der Agromyziden gewesen zu sein. Dieses Merkmal ist bei 90% der rezenten Arten ausgeprägt. Auch diese Eigenschaft hat einen adaptiven Wert für Blattminierer. Die Asymmetrie bleibt auch bei Stengel- und Kambiumminierern erhalten. Auf dieser Grundlage erfahren die Mandibeln weitere Veränderungen als Anpassung an das härtere Substrat. Es ist aber weder ein Kambium- noch ein Stengelminierer der Gattungen *Phytobia* und *Melanagromyza* gefunden worden, der primär mit symmetrischen Mandibeln ausgestattet ist.

Diese Aufstellung zeigt, daß die Stengel- und Kambiumminierer nicht nur vom Grundmuster der Agromyziden deutlich abweichen, sondern auch trotz aller Anpassungen an ihr jeweiliges Larvalsubstrat noch über Merkmale von Blattminierern verfügen. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die frühesten Agromyziden in Blättern lebten und von dort aus ihr Nahrungsspektrum erweiterten.

Die Eroberung neuer Pflanzenteile als Nahrungsquelle fand mehrfach statt. *Ph. continua* führe ich hier als ein Beispiel für einen bei Agromyziden nicht ganz seltenen Fall eines Substratwechsels einzelner Arten innerhalb eines aus vornehmlich blattminierenden Spezies bestehenden Taxons an. Ihre Larven dringen über die Blattnerven in die Stengel vor. Ein weiteres Beispiel sind einige *Aulagromyza*-Arten an Labkraut (*Galium*), welche zunächst im Blatt minieren und später in den Stengel einwandern.

Die von SPENCER (1973, 1990) abweichende Auffassung über den Ursprung der Agromyziden wird durch die Tatsache bekräftigt, daß auch die Arten der Gattung *Agromyza*, deren Larven teilweise Grundmustervertreter darstellen, auch hinsichtlich der Imagonalmerkmale ursprünglich sind (v. TSCHIRNHAUS, pers. Mitteilung).

Die aufgezeigten Beispiele machen deutlich, daß manche Larvalmerkmale durch Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Dipterenlarven und durch Klärung ihrer funktionsmorphologischen Bedeutung zur Rekonstruktion der Phylogenie der Minierfliegen von großem Wert sind.

#### Literatur

- HERING, E. M. (1953): Blattminen. - Die Neue Brehm-Bücherei 91, Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G.) 70 S.  
HERING, E. M. (1957): Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa

- einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln (3 Bde). - s'-Gravenhage (Dr. W. Junk) 1185 + 221 S.
- MEIER, R. (1996): Larval morphology of the Sepsidae (Diptera: Sciomyzoidea), with a cladistic analysis using adult and larval characters. - Bulletin of the American Museum of Natural History 228: 147 pp.
- SMITH, K. G.V. (1989): An introduction to the immature stages of British flies. Diptera larvae, with notes on eggs, puparia and pupae. - Handbooks for the Identification of British Insects Vol. 10, Part 14; London; 280 pp.
- SPENCER, K. A. (1973): Agromyzidae (Diptera) of economic importance. Series entomologica Vol. 9; The Hague; 418 pp.
- SPENCER, K. A. (1976): The Agromyzidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica 5; Copenhagen; 606 pp.
- SPENCER, K. A. (1990): Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera). - Series entomologica Vol. 45; Dordrecht; 415 pp.
- STAMMER, H. J. (1933): Die Metamorphose der Syrphide *Temnostoma vespiforme* (L.) und die eigenartigen Anpassungen der Larve dieses Tieres an das Bohren im Holz (Dipt.). - Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 26: 437-446.

M. Dempewolf  
University of Amsterdam  
Dept. of Entomology  
Plantage Middenlaan 64  
1018 DH Amsterdam  
The Netherlands

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1998](#)

Autor(en)/Author(s): Dempewolf Martin

Artikel/Article: [Ein phylogenetischer Blick auf die Larven der Minierfliegen \(Diptera: Agromyzidae\) 89-97](#)