Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie schweizerischer Cnephasiini (Lep., Tortricidae) : I. Eier und Jungraupen

Autor(en): Balmer, Hans

Objekttyp: Article

Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Band (Jahr): 57 (1984)

Heft 2-3

PDF erstellt am: 25.09.2024

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-402121

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek* ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie schweizerischer Cnephasiini (Lep., Tortricidae). I. Eier und Jungraupen¹

HANS BALMER

Turnerstrasse 13, CH-4142 Münchenstein

Comparative studies on the Morphology of Swiss Cnephasiini. I. The eggs and 1^{st} instar larvae. - The shape and superficial structures of eggs and freshly hatched larvae of Eana (Eana) freii WEBER and five Swiss species of the genus Cnephasia CURT. were studied by scanning electron microscopy. This method produces a particularly valuable and realistic image of the objects under study due to its excellent resolution and large surface area of the SEM picture. The results show that the eggs of C. incertana are morphologically very different from those of the other species studied. This is in agreement with the female genitalia which in incertana are also distinctly different from those in Cnephasia and Eana. These facts must be regarded in reviving the discussion of the doubtful systematic position of C. incertana. In the interspecific comparison of the eggs within the group of Cnephasia s. str. only very slight differences are found, whereas E. freii is well separated from this group. Similar results are presented by the morphology of the 1^{st} instar larvae, in which E. freii also is distinctly separated from the Cnephasia species (including incertana). Besides of C. incertana, the group of Cnephasia s. str. seems to be a very uniform group in many respects and appears to prove a close phylogenetic relationship.

Die Taxonomie der Arten und Gattungen, die gegenwärtig im Tribus *Cnephasiini* zusammengefasst sind, stützt sich bis heute allein auf die Klassifizierung der Imagines (ADAMCZEWSKI, 1936; OBRAZTSOV, 1955, 1956; RAZOWSKI, 1959, 1965). Beim Erkennen der Phäna als Arten und bei deren Einordnung in höhere Taxa ist die vergleichende Morphologie der Genitalien von fundamentaler Bedeutung, weil diese, wie bei den meisten Insekten, der individuellen Variabilität viel weniger unterworfen sind als andere Merkmale.

Die reine Imaginalsystematik muss aber für den Entomologen so lange unbefriedigend bleiben, als es nicht gelingt, die Systematik der Jugendstadien damit in Einklang zu bringen. Mit einer solchen Systematik stehen wir aber bei den *Cnephasiini* erst am Anfang.

Als einer der ersten beschäftigte sich BENANDER (1929) mit diesem Problem und zeigte, dass für einige, auch in der vorliegenden Arbeit behandelte Arten der *Cnephasia*-Gruppe, die immer wieder angezweifelte Artberechtigung nicht nur genitalmorphologisch, sondern auch «larvalmorphologisch», hauptsächlich anhand von Farbmerkmalen der Raupen, zu begründen ist.

Eine Bestimmung nach Farbmerkmalen, die unter Umständen stark variieren und sich zwischen den Arten auch überschneiden können, muss jedoch so lange unsicher bleiben, bis andere, larvalmorphologisch konstante Merkmale damit zu verbinden sind. Solche Merkmale, die ein vergleichend-systematisches

¹2. Teil der Dissertation «Vergleichende biologische und morphologische Untersuchungen an schweizerischen Cnephasiini (Lep., Tortricidae)», die unter der Leitung von Prof. Dr. W. SAUTER und Prof. Dr. H. NÜESCH abgefasst und der Universität Basel eingereicht wurde.

Bearbeiten der Raupen erst ermöglichten, wurden im Lauf der Zeit unter anderem im Borstenmuster der larvalen Körpersegmente gefunden, und es wurde darauf die Chaetotaxie begründet.

Erste Ansätze, die *Cnephasia*-Gruppe bzw. die *Cnephasiini* i. w. S. larvalsystematisch zu bearbeiten, finden sich bei SWATSCHEK (1958), der die meisten der damals bekannten etwa 400 Arten der europäischen Tortricidenraupen erstmals morphologisch und nicht allein nach Farbmerkmalen beschrieb. Mangels Vergleichsmaterial behielt der Autor in der *Cnephasia*-Gruppe allerdings den Artenkomplex «wahlbomiana» bei, von dem längst erwiesen war, dass ihm keinerlei systematische Bedeutung zukommt. Unter diesem, bis auf *Linné* zurückgehenden Namen befand sich ein verwirrendes Arten- und Gattungsgemisch, das inzwischen genitalmorphologisch eindeutig getrennt worden ist (PIERCE & METCALFE, 1915; ADAMCZEWSKI, 1936).

Wenig später publizierte MACKAY (1962) über die Larvalmorphologie und -systematik nordamerikanischer *Tortricinae;* die Autorin beschreibt im Kapitel *Cnephasiini* unter der Gattung *Cnephasia* die Arten *C. longana, C. virgaureana* und – weniger ausführlich – die vorläufig nur aus der Palaearktis bekannte *C. genitala-na.* An den Raupen dieser drei Arten werden 16 Gattungsmerkmale abgeleitet, die sich hauptsächlich auf das Borstenmuster beziehen, von dem angenommen wird, es sei weitaus konservativer als andere anatomische oder morphologische Merkmale (MACKAY, 1959).

Inwiefern der hohe systematisch-taxonomische Stellenwert der Chaetotaxie (und anderer morphologischer Merkmale) bereits für die Jungraupen, d. h. für die am wenigsten differenzierten Larvenstadien gilt, ist Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen. Sie wurden an frisch geschlüpften L_1 von einer Art der Gattung *Eana* BILB. und sechs Arten der Gattung *Cnephasia* CURT. vorgenommen und zur Ergänzung unserer Kenntnisse der Jugendstadien auf die äussere Gestalt und die Oberflächenstruktur der Eier dieser Arten ausgedehnt.

MATERIAL UND METHODEN

Tiermaterial

Es wurden Eier und frisch geschlüpfte Jungraupen von *Eana (Eana) freii* WBR. und den sechs *Cnephasia*-Arten *C. incertana* TR., *C. alticolana* H.-S., *C. virgaureana* TR., *C. genitalana* P. & M., *C. chrysantheana* DUP. und *C. sedana* CONST. untersucht. Das Material stammt aus ex-ovo-Zuchten, über die in einer früheren Arbeit berichtet wurde (BALMER, 1982).

Raster-Elektronenmikroskopie

In Zusammenarbeit mit dem Labor für Raster-Elektronenmikroskopie II an der ETH Zürich und dem REM-Labor am geologisch-palaeontologischen Institut der Universität Basel wurden Oberflächenstrukturen von Eiern und Jungraupen mit dem Raster-Elektronenmikroskop (REM) untersucht. Das Gerät war in beiden Fällen vom Typ «Stereoscan Mark 2A» (Cambridge Scientific Instruments).

Die Objekte wurden vor der Untersuchung im REM mit Kohle oder mit Gold oder mit Kohle/Gold bedampft, um sie leitfähig zu machen. Da sowohl in der Bedampfungsanlage als auch im REM bei Drücken von 10⁻⁴ Torr (oder

besser) gearbeitet wird, versuchten wir zunächst, die stark wasserhaltigen Eier und Jungraupen durch Gefriertrocknen zu konservieren. Diese Präparation eignete sich jedoch für die Oberflächenuntersuchung nicht. Die besten Ergebnisse erzielten wir, wenn die frischen Objekte ohne irgendeine Vorbehandlung mit Gold bedampft und sofort anschliessend mit dem REM durchmustert und fotografiert wurden. Proben, die versuchsweise vor dem Bedampfen mit OsO₄-Dampf fixiert worden waren, zeigten, dass dies keinen wesentlichen Einfluss auf die Qualität der Präparate hatte.

Die Eier wurden auf der Unterlage, auf die sie abgelegt worden waren, belassen und geeignete Stücke davon unmittelbar am Objektträger (Aluminiumteller) präpariert.

Die Gelege von *Cnephasia* s. str. sind meistens mit Abdominal- und Flügelschuppen bedeckt, die den Blick auf grössere Bezirke des Chorions verwehren. Mit einer feinen Pinselborste kann zwar ein grosser Teil dieser Schuppen entfernt werden, aber diejenigen, die unmittelbar auf der Eioberfläche haften, hinterlassen einen Negativabdruck, der die Feinstruktur des Chorions verändert. Einer Reinigung mit Ultraschall hielten die Eier nicht stand.

Die Jungraupen präparierte ich anfänglich mit beidseitig haftenden Klebestreifen (Scotch Tape) auf die Objektträger, was aber den Nachteil hatte, dass die Objekte zu nahe beim Hintergrund lagen, der bei schwachen Vergrösserungen (Übersichtsaufnahmen) stark überstrahlte. Die Räupchen wurden dann mit einer dünnen Schicht Caedax auf der Bruchkante von Deckglassplittern befestigt, die hochkant auf den Objektträgern (Aluminiumteller) angeleimt waren.

ERGEBNISSE

Form und Oberflächenstruktur der Eier

Das Ei von *C. incertana* ist gedrungen spindelförmig und von einem flachen Netzwerk überzogen, das schon bei 40facher Vergrösserung auffällt (Abb. 1a). Zwischen den Rippen des Netzwerks ist das Chorion rauh-ledernarbig (Abb. 1b). Am einen Eipol befindet sich im Zentrum einer stark gefältelten, rosettenartigen Struktur die Mikropyle (Abb. 1c). Die Eier sind ca. 0,35 mm lang und im frisch abgelegten Zustand blass gelblich-weiss (elfenbeinfarben).

Die Eier von *C. alticolana, C. virgaureana, C. genitalana, C. chrysantheana* und *C. sedana* sind äusserlich sehr ähnlich. Abgesehen von der etwas abweichenden Form bei *C. sedana,* können sie auch bei ca. 50facher Vergrösserung noch nicht voneinander unterschieden werden (Abb. 2). Die Eier der vier erstgenannten Arten (*Cnephasia* s. str.) sind im Umriss elliptisch bis oval, am einen Pol hochgewölbt, und wegen der stark abgeplatteten Unterseite (= Anheftungsfläche) erscheinen sie scheibenförmig. Das Ei von *C. sedana* (U.gattung *Anoplocnephasia* REAL) nähert sich einer mehr halbkugeligen Form (Abb. 2g, h). Das Ei von *C. alticolana* wurde nicht mit dem Raster-EM untersucht.

Die frisch abgelegten Eier der eben genannten Artengruppe sind blass gelblich-weiss (elfenbeinfarben), 0,5–0,6 mm lang, etwa 0,3 mm breit und max. 0,2 mm dick. Die Gelege sind immer mehr oder weniger mit Abdominal- und Flügelschuppen bedeckt, was ihnen insgesamt eine leicht graue Färbung verleiht.

Das rasterelektronenmikroskopische Bild der Eischalenstrukturen zeigt bei diesen Arten nur geringe artspezifische Unterschiede; sie äussern sich in erster







Abb. 1: Das Ei von *Cnephasia incertana* a); Struktur der Eischale b) und der Micropylrosette c); m = Micropyle.



Abb. 2: Gelegegruppen und Einzeleier der *Cnephasia*-Arten *virgaureana* (a, b), *genitalana* (c, d), *chrysantheana* (e, f), *sedana* (g, h). Massstrecke auf den Bildern links = 0,5 mm, rechts = 0,2 mm.

Linie darin, dass das Netzwerk auf der Eioberfläche verschieden stark ausgeprägt ist (Abb. 3). Auf der Eischale von *C. virgaureana* (Abb. 3 a_1 , a_2) treten die Netzwerkrippen noch deutlich hervor, während sie bei den anderen Arten nur schwach erkennbar sind. Das Chorion zwischen den Rippen ist, verglichen mit dem Ei von *C. incertana*, verhältnismässig glatt (Abb. 3, a_2 -d₂). Auffallend sind die an den Kreuzungs- und Gabelungspunkten der Netzwerkrippen auftretenden



Abb. 3: Struktur der Eischale und der Micropylrosette bei den *Cnephasia*-Arten *virgaureana* (a_1-a_3) , *genitalana* (b_1-b_3) , *chrysantheana* (c_1-c_3) und *sedana* (d_1-d_3) . P = Poren, m = Micropyle.

Poren, Strukturen, die an den Eiern von *C. incertana* nicht gefunden wurden (Abb. 3 a_2-d_2 ; 1b). Am gewölbten Eipol bilden die Netzwerkrippen eine flache, ausgedehnte Rosette, in deren Zentrum die Mikropyle liegt (Abb. 3, a_3-d_3).

Die Unterschiede in der Struktur des Chorions innerhalb der Mikropylrosette und in der Gestalt der Rosette selbst sind zwar nicht sehr deutlich ausgeprägt, könnten aber doch artspezifisch sein. Da die Falter jedoch die Eier meistens nicht so ablegen, dass sie einer Untersuchung im Raster-EM ohne weiteres zugänglich sind, ist es schwierig, die Verhältnisse an vielen Eiern derselben Art zu überprüfen. Zudem wird oft gerade die Mikropylregion von den Abdominal- und Flügelschuppen verdeckt, die den Eiern anhaften.

Nochmals andere Verhältnisse in bezug auf Form und Oberflächenstruktur zeigt das Ei von *E. freii* (Abb. 4a-c). Verglichen mit den *Cnephasia*-Eiern, erscheint dieses ebenfalls scheibenförmige, im Umriss mehr oder weniger elliptische Ei extrem abgeflacht, da es bei annähernd gleicher Höhe (0,15-0,2 mm) gut doppelt so lang ist wie jene (1-1,2 mm). Das Chorion ist bis auf eine narbige Feinstruktur glatt und zeigt auch bei starker Vergrösserung keine Spur von Rippen; hingegen beginnt die Ei-Oberfläche einige Stunden nach der Ablage charakteristische radiäre Falten zu werfen, die in dieser ausgeprägten Form bei keiner der übrigen



Abb. 4: *Eana freii*; das Ei und seine Oberflächenstrukturen. a = Ansicht von der Längsseite;b = Struktur des Chorions mit Pore (p); c = Eirand mit nur zur Hälfte sichtbarer Micropylrosette; der Pfeil weist auf die Stelle, wo die Micropyle vermutet wird (m).

257

untersuchten Arten aufgetreten sind. Die Eischale ist auch hier von Mikroporen durchbrochen (Abb. 4b), es scheint jedoch, dass ihre Zahl bedeutend geringer ist als bei *Cnephasia*, da sie nur mühsam gefunden werden konnten.

Die Mykropylrosette ist nur wenig ausgeprägt und muss, nach den vorliegenden Befunden zu schliessen, ungefähr zur Hälfte auf der Anheftungsfläche liegen. Dementsprechend muss auch die Mikropyle, die bei keinem der untersuchten Eier abgebildet werden konnte, knapp am Eirand oder auf der Anheftungsfläche selbst liegen (Abb. 4c).

Die frisch abgelegten Eier von *freii* sind weisslich und im Gegensatz zu den *Cnephasia*-Eiern nie mit Schuppen bedeckt.

MORPHOLOGIE DER JUNGRAUPEN

Cnephasia-Arten

Die L1 der sechs untersuchten Cnephasia-Arten erscheinen morphologisch als einheitliche Gruppe. Die aus dem Ei kriechenden Raupen sind 0,5-0,7 mm, im ausgestreckten Zustand bis ca. 1 mm lang und haben eine sattgelbe, zuweilen ins Orangerot übergehende Färbung, die nach der Diapause, wenn die Tiere Nahrung aufnehmen und sich zu entwickeln beginnen, zunehmend blasser wird und schliesslich in ein lichtes Grau oder Graugelb übergeht. Die Haut ist ziemlich durchsichtig, so dass die langen, bräunlichen Malpighigefässe deutlich durchscheinen. Der Kopf ist bei allen sechs Arten tief dunkelbraun, glatt und in der Ocellarregion mehr oder weniger deutlich schwarzbraun. Der Halsschild ist ebenfalls dunkelbraun, meistens eine Nuance heller als der Kopf. Der Analschild erscheint gelbgrau und ist vom Körper noch kaum zu unterscheiden. Auch die borstentragenden Tuberkel (Pinacula, Wärzchen) heben sich in Farbe und Form von der Färbung des Körpers und dessen Körnung nicht ab. Die Borsten sind durchwegs kurz bis sehr kurz und - wie auch bei den späteren Larvenstadien - glashell, d. h. unpigmentiert. Unter dem Binokular sind an den Jungraupen bei 40facher Vergrösserung, abgesehen von geringen, taxonomisch kaum verwertbaren Unterschieden in der Intensität der Gelb- oder Gelborangefärbung, keine artspezifischen Differenzierungen zu erkennen.

Die Untersuchung der äusseren Morphologie der Jungraupen mit dem Raster-Elektronenmikroskop (alle Arten, ausser *alticolana*, die mit dieser Methode nicht untersucht wurde) bestätigt zunächst den aus der direkten Beobachtung gewonnenen Eindruck von der Ähnlichkeit der Arten. Die im folgenden dargestellten Ergebnisse wurden bei *incertana* an zwei Individuen aus demselben Gelege, bei den übrigen Arten (*virgaureana, genitalana, chrysantheana* und *sedana*) an 3-4 Individuen aus verschiedenen Gelegen beobachtet, jedoch nur bei den guten, d. h. gelungenen Präparaten fotografisch dokumentiert.

Bei diesen Arten zeigt sich auf der Cuticula überall im membranösen Bereich des Raupenkörpers, z. B. auch auf dem häutigen Vorderrand des Halsschilds, eine perlartige Oberflächenstruktur, die den Tieren die unter dem Binokular sichtbare Körnung verleiht. Die einzelne Perle weist eine glatte Oberfläche auf und die für ältere Larvenstadien, vor allem für Altraupen charakteristischen, dichtstehenden Dörnchen (spinules; MACKAY, 1962) fehlen den Jungraupen vollständig. Die borstentragenden Tuberkel sind in Grösse und Gestalt von der übrigen Oberflächenstruktur wenig (auf den Thorakalsegmenten) oder gar nicht verschieden (Abdominalsegmente). Die Stigmata dagegen treten deutlich hervor, und es zeigt sich, dass sie einen für die Artengruppe (*Cnephasia*) typischen Bau aufweisen. Alle Stigmata haben ein deutlich ausgebildetes Atrium, das distal durch eine in Sektoren gegliederte Membran abgeschlossen ist (vgl. Abb. 7-11). Die zentrale Öffnung der Membran und die radiär verlaufenden Einschnitte sind offenbar von Art zu Art verschieden, so dass die Jungraupen der fünf *Cnephasia*-Arten anhand dieser Differenzierungen am Stigma-Atrium auseinandergehalten werden können (s. Bestimmungsschlüssel am Schluss des Kapitels).

Chaetotaxie

In Anlehnung an die Arbeit von MacKay (1959, 1962) wird die Bezeichnung der Borsten nach der Nomenklatur von HINTON (1946) vorgenommen.

Die Kopfbeborstung, bei der eine Homologisierung mit jener der Körpersegmente bis jetzt nicht gelungen ist, teilt man aus Gründen der Übersicht in folgende Gruppen ein:

Gruppe Frontal F¹ Gruppe Adfrontal Adf¹, Adf² Gruppe Clypeal E¹, E² Gruppe Anterior A¹, A², A³ Gruppe Ocellar O¹, O², O³ Gruppe Subocellar SO¹, SO², SO³ Gruppe Lateral L¹ Gruppe Posterior P¹, P²

Für die Körpersegmente gelten folgende Borstenbezeichnungen:

Gruppe Dorsal D1, D2 Gruppe Subdorsal SD1, SD2 Gruppe Lateral L1, L2, L3 Gruppe Supraventral SV1, SV2, SV3 Gruppe Ventral V1

Um eine erste Übersicht über die Verhältnisse zu gewinnen, wurde das Borstenmuster der Jungraupen nicht als Ganzes, sondern nur an einigen Stellen untersucht, die auch bei der Chaetotaxie der Altraupen von Bedeutung sind. Dazu wurde ausschliesslich das Raster-Elektronenmikroskop benutzt, das wegen



Abb. 5: Morphologie und Chaetotaxie des Jungraupenkopfes am Beispiel von *Cnephasia sedana;* links Dorsal-, rechts Lateralansicht. Ant = Antenne, Clp = Clypeus, H = Halsschild, Lbr = Labrum, Pm = Maxillarpalpus, P1 = Labialpalpus, P. Stg = Prothorakalstigma, Sp = Spindel (Spinndüse). Römische Zahlen I-VI = Lateralocellen. Nomenklatur der Borsten s. Text.



Abb. 6: Kopf, Thorax und 1. Abdominalsegment einer Jungraupe von *Cnephasia virgaureana* mit Benennung der auf dem Bild sichtbaren Kopf- und Körperborsten. Pss = Prästigmalschild, Md = Mandibel. Übrige Abkürzungen wie auf Abb. 5. Nomenklatur der Borsten s. Text.

der hohen Auflösung und Schärfentiefe dem Lichtmikroskop beim Abbilden von Oberflächen überlegen ist.

Kopf: Am Kopf der Jungraupen sind bereits alle 17 Borstenpaare (sog. lange Borsten; SWATSCHEK, 1958) vorhanden, die in der Regel bei Tortricidenraupen vorkommen. Ähnlich wie am Körper sind allerdings auch am Kopf der Jungraupe einige Borsten noch extrem kurz; es sind dies die Adf¹, Adf², P², A², L¹ und O¹ (Abb. 5). Bei *virgaureana* sind sowohl Kopf- als auch Körperborsten allgemein etwas länger (Abb. 6, 8) als bei den vier anderen Arten (Abb. 7 und 9–11).

Das Borstenmuster am Kopf der Jungraupen ist prinzipiell nicht von jenem der Altraupen verschieden. Da sich aber im Verlauf der Entwicklung die Distanzverhältnisse verschieben und z.B. in der Ocellarregion gewisse artspezifische Differenzierungen auftreten (z.B. der stark vorstehende und vergrösserte 3. Ocellus bei *genitalana* im letzten Stadium), bilden die Kopfborsten bei den Altraupen eher ein artspezifisches Muster als im 1. Stadium. Jedenfalls konnten an den Jungraupen weder in der Morphologie des Kopfes noch in dessen Borstenmuster genügend Merkmale gefunden werden, um die fünf Arten auseinanderzuhalten.

Thoracalsegmente: Die Beborstung des Prothorax (inkl. Halsschild) stimmt bei Jung- und Altraupen prinzipiell überein, mit Ausnahme der im 1. Stadium auf dem Prästigmalschild fehlenden Borste L3 (Abb. 6, Abb. 9: 4, Abb. 10: 2, Abb. 11: 7).

Am Mesothorax ist das Borstenmuster der Arten *virgaureana, genitalana* und *sedana* gleich (bei *incertana* und *chrysantheana* wurde diese Stelle des Körpers nicht näher betrachtet); die Anordnung der Borsten lautet D1 – D2, SD2 – SD1, L1, SV1. Mit Ausnahme der Lateralgruppe stimmt auch hier das Muster mit demjenigen der Altraupen überein. Bei diesen besteht die Lateralgruppe aus L1 –



Abb. 7: *Cnephasia incertana*. Fig. 1 = Kopf; Fig. 2 = 5.-10. Abdominalsegment; Fig. 3 = Detail am 8. Abdominalsegment. Weitere Erklärungen im Text.

L2 (auf einem gemeinsamen Tuberkel, \pm senkrecht) und L3, die getrennt auf einem eigenen Tuberkel cranial oder dorsocranial von L1 angeordnet ist. Da bei den Jungraupen die Borste L3 auf allen Segmenten fehlt, kann es sich bei der einzigen in der Lateralgruppe vorhandenen Borste nur um L1 oder L2 handeln. Ein Vergleich mit der Länge der entsprechenden Borsten auf dem Prothorax (Prästigmalschild) zeigt, dass die Lateralborste auf dem Mesothorax der Jungraupe nur L1 sein kann.

An den Abdominalsegmenten 1-7 (s. die entsprechenden Fig. auf den Abb. 7-11) zeigen die drei ausführlicher untersuchten Arten *virgaureana, genitalana* und *sedana* im ersten Larvenstadium übereinstimmend das folgende Borsten-

muster: D1, D2; SD1 (vertikal über dem Stigma), SD2; L2, L1 (in diagonaler Stellung), SV2, SV1; V1. Im Vergleich mit den Altraupen fehlt, wie schon erwähnt, überall die Borste L3. Für die taxonomisch wichtigen Segmente 1, 2 und 7 lautet das Schema für die Supraventralborstenzahl bei den Jungraupen 2:2:2, bei den Altraupen 3(2):3(2):2; in Klammern sind gelegentlich vorkommende Abweichungen vom Schema angegeben. Es ist ersichtlich, dass auch die supraventrale Borstengruppe bei den Jungraupen unvollständig ist: SV3 fehlt. Dies gilt auch für die Segmente 3-6, wo auf der Aussenseite der Bauchfüsse (SV-Gruppe) stets nur SV1 und SV2 vorhanden ist (Altraupen: SV1, SV2, SV3).

Am 8. Abdominalsegment (s. entspr. Fig. der Abb. 7-11) stehen die Dorsalborsten D2 (wie auch auf den Segmenten 1-7) deutlich weiter auseinander als die Borsten D1. Somit ist dieses für die Altraupen der *Tortricinae* charakteristische Merkmal schon im ersten Larvenstadium ausgebildet. Die Subdorsalborsten SD1 stehen bei allen untersuchten Jungraupen *(incertana, virgaureana, genitalana, chrysantheana* und *sedana)* dorsocranial über dem Stigma. Die Stellung dieser



Borste verändert sich bei *incertana* und *sedana* nicht mehr bis ins letzte Larvenstadium, während sie bei den übrigen Arten (inkl. *alticolana*) im 2. oder 3. Stadium vor das Stigma zu stehen kommt (vom 3. Stadium an unter dem Binokular sicher zu erkennen).

Ziemlich genau vor dem Stigma steht die bei den Jungraupen extrem kurze Borste SD2; sie bleibt bis ins letzte Stadium mikroskopisch klein und wird daher leicht übersehen. Trotzdem handelt es sich nicht um eine Mikroborste im Sinn einer Subprimärborste; als solche würde sie erst in einem späteren Larvenstadium erscheinen (SWATSCHEK, 1958). MACKAY (1962) hat übrigens mit Nachdruck auf die systematisch-phylogenetische Bedeutung der Borsten SD1/SD2, d. h. auf deren Stellung zueinander, hingewiesen. Eine Anordnung, bei der SD2 getrennt von SD1 auf einem eigenen (winzigen) Tuberkel sitzt, hat demnach als ursprüngliches Merkmal zu gelten. Dies trifft wahrscheinlich bei den Jungraupen in den hier untersuchten Fällen zu; die Entscheidung ist indessen aus den schon genannten Gründen wieder nicht eindeutig zu treffen. Jedenfalls würde sich dieser Befund











Abb. 10: Cnephasia chrysantheana. Erklärungen s. Text.

Auf der gegenüberliegenden Seite: Abb. 11: Cnephasia sedana. Erklärungen s. Text. gut in die Hypothese einfügen, derzufolge das 1. Stadium näher bei den Ahnenformen steht und entsprechend phylogenetisch ältere Merkmale zeigt als die späteren Entwicklungsstadien. Folgt man dieser Argumentation, dann zeigen die Altraupen von *virgaureana, genitalana, chysantheana* und *sedana* das abgeleitete Merkmal, da bei diesen die Borste SD2 am 8. Segment mit grosser Regelmässigkeit auf oder knapp am Rand des Tuberkels von SD1 sitzt. Bei *incertana* dagegen steht SD2 meistens auf einem eigenen winzigen Tuberkel von SD1 getrennt; immerhin ist auch bei dieser Art mindestens die Tendenz vorhanden, SD2 in den Tuberkel von SD1 zu integrieren.

Die laterale Borstengruppe L2-L1 ist bei den Jungraupen von stark diagonal bis horizontal angeordnet, wobei die noch sehr kurze Borste L2 cranial bzw. dorsocranial von L1 steht; diese selbst befindet sich annähernd vertikal unterhalb des Stigmas. Bei den Altraupen sind L2 und L1 etwa gleich lang, stehen aber nie horizontal, sondern immer deutlich diagonal.



Die 3. Lateralborste (L3) fehlt im 1. Stadium nicht nur auf dem 8. Segment, sondern generell. Bei den Altraupen dagegen ist sie sowohl auf den Thorakal- als auch auf den Abdominalsegmenten 1–7 stets vorhanden.

Die Supraventralgruppe besteht bei *virgaureana* und *chrysantheana* am 8. Segment aus 2 Borsten (SV1, SV2), bei *genitalana* und *sedana* aus nur 1 Borste (SV1) *(incertana* wurde auf der Ventralseite nicht untersucht). Bei den vier genannten Arten unterscheiden sich die Jungraupen in bezug auf die Borsten SV1 und SV2 nicht von den Altraupen.

Am 9. Abdominalsegment (s. entspr. Fig. der Abb. 7-11) stimmt die Beborstung der Jungraupen weitgehend mit jener der Altraupen überein. Die Reihenfolge der Borsten von der dorsalen Mediane aus gesehen lautet: D2, D1 – SD1 (auf gemeinsamem Tuberkel), L2 – L1 (auf gemeinsamem Tuberkel), SV1, V1. Bei den Jungraupen ist allerdings nicht sicher zu entscheiden, ob D1 – SD1 bzw. L2 – L1 auf einem gemeinsamen Tuberkel stehen, da diese, wie schon erwähnt, sich von der übrigen Oberflächenstruktur der Haut kaum unterscheiden. Die Borste L3 fehlt sowohl den hier untersuchten *Cnephasia*-Arten als auch der von SwAT-SCHEK (1958) und MACKAY (1962) beschriebenen *C. longana*.

Die Borsten D1 – SD1 stehen entweder senkrecht oder schwach diagonal; im zweiten Fall ist D1 gegen cranial versetzt. D1 ist bei den Jungraupen viel kürzer als SD1; bei Altraupen ist das Längenverhältnis D1 : SD1 \sim 1 : 3.

Die Lateralborsten L2 – L1 stehen ebenfalls senkrecht oder schwach diagonal, wobei dann auch die obere (L2) gegen cranial versetzt ist; wiederum ist L2 viel kürzer als L1, deren Längenverhältnis bei Altraupen auch ca. 1 : 3 beträgt.

Die Ventralborsten V1 (l. und r. der ventralen Mediane) stehen bei *chrysantheana* und *genitalana* auf dem 9. Segment sowohl im 1. wie im letzten Stadium fast doppelt soweit auseinander wie auf dem 8. Segment. Bei der Jungraupe von *virgaureana* ist das Verhältnis V1 (9.) : V1 (8.) <2 : 1, bei der Altraupe ≥ 2 : 1. Auch bei *sedana* stehen die V1 auf dem 9. Segment weiter auseinander als auf dem 8.; das Distanzverhältnis ist im 1. und letzten Stadium <2 : 1.

Die Gruppe der Supraventralborsten SV1, SV2 besteht bei den Jungraupen in den untersuchten Fällen aus nur einer Borste (SV1); dies ist bei *incertana*, *genitalana* und *sedana* auch im letzten Stadium der Fall, während *virgaureana* und *chrysantheana* eine instabile Borstenzahl von 1 oder 2 aufweisen, wobei die Zahl der r. und l. Seite auch bei ein- und demselben Tier verschieden sein kann.

Nach diesen vorläufigen Befunden zur Morphologie und Chaetotaxie am 1. Larvenstadium der Arten *incertana, virgaureana, genitalana, chrysantheana* und *sedana* zeigen die Tiere weitaus mehr Ähnlichkeiten als Unterschiede. Dass die Arten aufgrund dieser Ähnlichkeiten eine einheitliche und wohl auch natürliche Gruppe (Gattung) bilden, wird noch deutlicher, wenn man daneben *Eana freii* betrachtet, die sich schon als Jungraupe von dieser Gruppe eindeutig unterscheidet.

Eana freii

Die aus dem Ei kriechende Raupe von *E. freii* ist rötlichbraun und mit 1,5-2 mm Länge deutlich grösser als die *Cnephasia*-Arten (max. 1 mm). Der Kopf ist dunkelbraun, in der Ocellarregion schwarzbraun. Der Halsschild erscheint dunkel rötlichbraun, der häutige Vorderrand bräunlichgrau, \pm transparent. Der Analschild ist homogen bräunlichgrau pigmentiert und distal ungefähr halbkreisförmig gerundet. Unter dem Binokular fällt an den Tieren eine starke Körnung

der Haut und die sehr deutliche Beborstung auf. Die Tuberkel, obwohl von der Farbe des Körpers nicht deutlich verschieden, heben sich von der übrigen Oberflächenstruktur gut ab. Im Raster-Elektronenmikroskop zeigt sich, dass die Körnung der Haut durch eine grosse Zahl winziger, von einem Dörnchen besetzten Perlen hervorgerufen wird. Schon allein durch diese anders strukturierte Cuticula ist *freii* unverwechselbar von den vorher beschriebenen Arten unterschieden (Abb. 12, Fig. 2, 8, 9).

Die Stigmata haben ein deutlich ausgebildetes Atrium, das distal nur eine relativ grosse zentrale Öffnung aufweist; auch dies steht in deutlichem Gegensatz zu den entsprechenden Strukturen der *Cnephasia*-Arten. Die Tuberkel sind relativ gross, haben eine glatte Oberfläche und sind deshalb von der übrigen Oberflächenstruktur deutlich verschieden.



Abb. 12: Eana freii. Erklärungen s. Text.

Chaetotaxie

Kopf: Die Kopfborsten sind (wie auch die Körperborsten) bei *freii* allgemein viel länger als bei den *Cnephasia*-Arten; sonst gilt jedoch das, was dort über das Kopfborstenmuster gesagt wurde, auch für diese Art.

Thoracalsegmente: Am Prothorax (inkl. Halsschild) stimmt das Borstenmuster mit Ausnahme der bei den Jungraupen fehlenden Borste L3 im 1. und letzten Stadium überein.

Für Meso- und Metathorax lautet die Borstenanordnung: D1 – D2 (auf gemeinsamem Tuberkel, diagonal gestellt), SD2 – SD1 (auf gemeinsamem Tuberkel, diagonal gestellt), L1, SV1. Wie bei den *Cnephasia*-Arten besteht hier die Lateralgruppe im 1. Stadium nur aus einer Borste (Altraupen 3), die durch Vergleichen der proportionalen Borstenlängen bei den Altraupen oder bei den Jungraupen selbst als L1 bestimmt werden kann.

Abdominalsegmente 1-7: Die Dorsalborsten D1 stehen hier deutlich weiter auseinander als die D2 (Abb. 12, Fig. 8); SD1 steht vertikal über dem Stigma. L2 – L1 stehen vertikal und sind ungefähr auf einer Senkrechten durch das Stigma angeordnet; L1 ist immer viel länger (4-5mal) als L2.

Die Supraventralgruppe besteht auf allen Segmenten 1–7 aus 2 Borsten. Die Lateralborste L3 fehlt.

8. Segment: Die Dorsalborsten D2 stehen nur wenig weiter auseinander als die D1 (bei Altraupen ähnlich; bei Cnephasia stehen die D2 im 1. und letzten Stadium deutlich weiter auseinander als die D1). Die Subdorsalborste SD1 steht deutlich (ca. 45°) dorsocranial über dem Stigma; diese Anordnung wird bis ins letzte Stadium beibehalten. Ventrocranial von SD1 (aber nicht horizontal vor dem Stigma) sitzt die mikroskopisch kleine Borste SD2; die Tuberkel der beiden Borsten SD1 und SD2 sind bei den Jungraupen nicht deutlich getrennt. Bei Altraupen sind die Verhältnisse nicht einheitlich; meistens steht SD2 ungefähr horizontal vor dem Stigma knapp am Rand des Tuberkels von SD1, manchmal steht sie auch deutlich getrennt von SD1 auf einem eigenen winzigen Tuberkel.

Die laterale Gruppe L2 – L1 ist hier (wie auf den übrigen Abdominalsegmenten) \pm vertikal angeordnet; die Borsten stehen vor (cranial) einer Senkrechten durch das Stigma; L2 ist viel kürzer (ca. 5mal) als L1 (bei den Altraupen sind beide Borsten ungefähr gleich lang und sind auf den Segmenten 1–8 diagonal gestellt). Die 3. Lateralborste (L3) fehlt bei der Jungraupe, und die Supraventralgruppe besteht aus nur einer Borste (SV1); bei den Altraupen sind sowohl L3 als auch SV2 stets vorhanden.

9. Segment: Die Dorsalborsten D2 stehen nahe beieinander auf einem gemeinsamen Tuberkel (gilt allgemein für Raupen der Tortricoidea). D1 und SD1 stehen auf getrennten Tuberkeln (bei *Cnephasia* Tuberkel immer gemeinsam), D1 dorsocranial von SD1 und von D2 und SD1 ungefähr gleich weit entfernt. Borste D1 extrem lang, mindestens doppelt so lang wie 10. Segment. Die laterale Borsten-gruppe besteht aus 2 Borsten (Altraupen 3; *Cnephasia* im 1. und letzten Stadium stets 2); die bei den Jungraupen fehlende Borste ist wahrscheinlich L3, da diese auch auf allen anderen Segmenten nicht vorhanden ist. Die Borsten L1 – L2 bzw. L1 – L2 – L3 stehen auf einem gemeinsamen Tuberkel.

Die Supraventralgruppe weist bei den Jungraupen nur 1 Borste auf (Altraupen 2), die durch Vergleichen der Längenverhältnisse von Borsten an anderen Segmenten als SV1 bestimmt wurde. Ventral ist bei Jung- und Altraupen nur 1 Borste (V1) vorhanden. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR DIE JUNGRAUPEN

Stigma-Atrium mit kreisrunder, grosser Öffnung

Atrium mit in Sektoren gegliederter Membran abgeschlossen

-	Zentrale Öffnung in dieser Membran klein; Zentrum hin spitz ausgezogen; Spalten zwischer rosettenartige Figur bildend	Membransektoren gegen das n den Sektoren im ganzen eine 5
3	Membran in 4-5 Sektoren geteilt;	C. genitalana (Abb. 9)
-	Membran in 8-9 Sektoren geteilt	4
4	Spalten zwischen den Sektoren als ganzes eine rosettenartige Figur bildend <i>C. incertana</i> (Abb. 7)	
-	Spalten zwischen den Sektoren schmal, \pm rechteckig	
		C. chrysantheana (Abb. 10)
5	Membran in 5-6 Sektoren geteilt	<i>C. sedana</i> (Abb. 11)

Perlartige Oberflächenstruktur der Raupencuticula mit Dörnchen besetzt;

Perlartige Oberflächenstruktur der Raupencuticula ohne Dörnchen; Stigma-

. . .

2 Zentrale Öffnung in der Membran des Stigma-Atriums gross; $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$ des distalen

Membran in 7–9 Sektoren geteilt

Atriumdurchmessers

äce

DISKUSSION

1

Die Eier der untersuchten Cnephasiini lassen sich anhand der Form und der Oberflächenstrukturen in erster Näherung in drei Gruppen einteilen, die auch systematischen Kategorien entsprechen. Dabei nimmt das Ei von C. incertana insofern eine Sonderstellung ein, als es praktisch keine Merkmale mit den anderen Arten gemeinsam hat. Interessanterweise fällt die Art in beiden Geschlechtern auch genitalmorphologisch und in bezug auf das Fortpflanzungsverhalten (BALMER, 1982) aus der Reihe der *Cnephasia s. str.* heraus, so dass wir mit der Kenntnis der Eimorphologie nun weitere Argumente haben, die Art vielleicht doch in die von ADAMCZEWSKI (1936) vorgeschlagene, eigene Gattung Cnephasiella zu stellen. In diese Richtung weisen übrigens auch Merkmale der Larvalund Puppalmorphologie, die in einer späteren Arbeit dargelegt werden sollen.

Als recht einheitliche Gruppe erscheinen die Eier der Cnephasia-Arten virgaureana, genitalana, chrysantheana und sedana. Die ersten drei stehen bei RAZOWSKI (1959) zusammen mit 29 weiteren Arten in der U.gattung Cnephasia CURT. s. str., sedana dagegen in der U.gattung Anoplocnephasia REAL. Die Eimorphologie liefert für diese Unterteilung kaum Hinweise, sie ist aber genital- und auch larvalmorphologisch gut zu begründen.

Das Ei von E. freii lässt sich hinsichtlich Grösse, Oberflächenstruktur und Lage der Micropyle eindeutig von Eiern der Cnephasia-Gruppe unterscheiden, doch sind die Abweichungen der Merkmale weniger prägnant als jene zwischen incertana und den anderen untersuchten Arten, und es ist in diesem Zusammenhang sicher von systematischer Bedeutung, dass freii auch hinsichtlich der weiblichen Genitalien näher bei der Cnephasia-Gruppe steht als incertana. Ob das Ei

E. freii (Abb. 12)

C. virgaureana (Abb. 8)

2

3

von *freii* gattungstypische Merkmale zeigt, kann, bis weitere Befunde aus dieser Gruppe vorliegen, nicht entschieden werden.

Larvalmorphologische Merkmale der Jungraupen setzen *freii* ebenfalls sehr deutlich von den *Cnephasia*-Arten ab. Am meisten fällt bei dieser Art die Behaarung (unechte Haare) der Raupencuticula auf, die den anderen untersuchten Arten in diesem Stadium völlig fehlt. Allein dieses Merkmal erlaubt eine eindeutige Unterscheidung der Species und weist diese ausserdem zusammen mit dem Merkmal des ganz anders strukturierten Stigma-Atriums schon im 1. Larvenstadium in ein anderes Taxon als die *Cnephasia*-Arten, deren Jungraupen in morphologischer Hinsicht eine bemerkenswert einheitliche Gruppe bilden und eine phylogenetisch enge Verwandtschaft zumindest nahelegen.

Die Chaetotaxie liefert bei den Jungraupen, deren Borstenmuster in mancher Beziehung noch nicht ausdifferenziert ist, keine eindeutigen Merkmale zum Auseinanderhalten der Arten in der *Cnephasia*-Gruppe; dies gelingt höchstens anhand geringfügiger struktureller Unterschiede der Stigma-Atrien, die sich in ihrer rosettenförmigen Ausprägung im übrigen als gattungstypisch erweisen könnten.

Somit bestätigen nicht nur die Resultate zur vergleichenden Biologie (BAL-MER, 1982), sondern auch die nun vorliegenden Befunde zur vergleichenden Morphologie der ersten Entwicklungsstadien (Ei, Jungraupe) die zunächst aufgrund adult-morphologischer Merkmale aufgestellte systematische Gliederung der untersuchten *Cnephasiini*. Es bleibt das schon erwähnte Problem der systematisch unsicheren Stellung von *C. incertana*, das im Zusammenhang mit den, in einer späteren Arbeit darzulegenden Ergebnissen zur Morphologie der letzten Entwicklungsstadien (Altraupe, Puppe) nochmals aufgegriffen werden soll.

VERDANKUNGEN

Herrn Dr. H. U. NISSEN, Laboratorium für Festkörperphysik, ETH-Hönggerberg, Zürich, danke ich für die bereitwillige Unterstützung der Zusammenarbeit mit dem Labor für Elektronenmikroskopie II, wo mir Herr R. WESSICKEN bei den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen behilflich war; ihm danke ich für seine Ratschläge beim Entwickeln der Methode, für den unermüdlichen Einsatz und die sorgfältige Ausführung der fotografischen Arbeiten. Ebenso danke ich Herrn Dr. R. GUGGENHEIM, dem Leiter des REM-Labors am Geologisch-palaeontologischen Institut der Universität Basel für sein grosses persönliches Interesse an der Sache und Frau G. BACHMANN-HABERKORN für die sachkundige Assistenz und sorgfältige Ausführung der fotografischen Negative.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMCZEWSKI, ST. 1936. Etude sur la morphologie des espèces du genre Cnephasia (CURT.) (Lep. Tortricidae) et sur leur distribution en Pologne. Ann. Mus. Zool. Pol. XI. 14: 263–294.
- BALMER, H. 1982. Vergleichende Untersuchungen zur Biologie schweizerischer Cnephasiini (Lep., Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 55: 349-382.
- BENANDER, P. 1929. Über die Raupen von vier Arten der Cnephasia-wahlbomiana-Gruppe. Z. wiss. Ins. biol. Berlin 24: 164–167.
- HINTON, H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. Trans. Roy. Ent. Soc. London 97: 1-37.
- MACKAY, M.R. 1959. Larvae of the North American Olethreutidae (Lepidotera). Can. Ent. Suppl. 10: 5-167.
- MACKAY, M. R. 1962. Larvae of the North American Tortricinae. Ca. Ent. Suppl. 28: 5-91.
- OBRAZTSOV, N. 1955. Die Gattungen der palaearktischen Tortricidae. 1. Allgemeine Aufteilung der Familien und die Unterfamilien Tortricinae und Sparganothinae. 1. Fortsetzung. Tijdsch. Entomol. 98: 147-228.

OBRAZTSOV, N. 1956. 2. Fortsetzung. Tijdsch. Entomol. 99: 107-154.

PIERCE, F. N. & METCALFE, J. W. 1915. An easy method of identifying the species of Cnephasia-Sciaphila (Tortricidae). Entomol. Record, London 27, Nr. 5.

RAZOWSKI, J. 1959. European Species of Cnephasiini (Lepidoptera, Tortricidae). Acta Zool. Cracov. 4: 179-423.

RAZOWSKI, J. 1965. The palaearctic Cnephasiini (Lepidoptera, Tortricidae). Acta Zool. Cracov. 10: 199-343.

SWATSCHEK, B. 1958. Die Larvalsystematik der Wickler (Tortricidae und Carposinidae). Akademie-Verlag, Berlin.

(erhalten am 14.8.1984)