

De gehoororganen en de systematiek der Lepidoptera

door

S. G. KIRIAKOFF (Gent)

De systematiek der Vlinders werd terecht als minder bevredigend beschouwd; ze is trouwens in 't algemeen minder goed uitgewerkt dan deze van vele andere insectenorden.

We beschikken nu over een aantal uiteenlopende classificaties, waarvan echter geen enkele algemeen is aangenomen. Dit komt voornamelijk, doordat de gebruikte criteria op een onbevredigende wijze gekozen werden. Men aanzag bvb. het aderstelsel als een der voornaamste, ja het voornaamste kenmerk om de vlindergroepen phylogenetisch in te delen; dit criterium is echter té dikwijls onbetrouwbaar, daar zoveel convergentieverschijnselen voorkomen. Voor de monddelen, een ander veel gebruikt kenmerk, geldt hetzelfde. De details van de genitalia kunnen slechts gebruikt worden om lagere taxonomische groepen te differentiëren, terwijl het belangrijk kenmerk van een- of tweevoudige genitale opening bij de ♀♀ op verschillende wijzen kan geïnterpreteerd worden, enz.

Het ligt in mijn bedoeling niet de gehoororganen der Vlinders als „het” kenmerk bij uitstek op te hemelen. Een algemene betekenis kan dit kenmerk ook niet hebben, om de zeer goede reden, dat die organen slechts bij bepaalde vlindergroepen aanwezig zijn. Zijn betekenis kan nochtans toch verder reiken: ze is nl. zeer groot voor het bepalen van de respectievelijke ouderdom van de onderdelen ener phylogenetische reeks waarvan niet alle vertegenwoordigers deze organen bezitten. Als van twee nauwverwante groepen slechts één gehoororganen heeft, mag deze laatste in alle waarschijnlijkheid als phylogenetisch jonger (van recenteren oorsprong) beschouwd worden. Dergelijke vaststelling kan natuurlijk van zeer grote hulp zijn bij de algemene classificatie der Vlinders.

Waarop berust deze vaststelling? Op het feit, dat de gehoororganen zeer ingewikkeld zijn, waarschijnlijk de meest ingewikkelde organen van het vlinderlichaam. De ontwikkeling van een gehoororgaan bij vlinders vergt niet alleen het vormen van een trommelvlies maar tevens ook dat van een bijzondere zenuw (scoloparium), eveneens gecompliceerd van bouw, en verder een min of meer diepgaande ombouw van de aangrenzende streken, hetzij de 3de borstring, hetzij één of meer abdominale segmenten; soms zijn én de thorax én het abdomen in de structuur van de gehoororganen betrokken; verdere bijzonderheden komen zich dan aan het geheel voegen: het tegentympan, het scutaal phragma, de luchtzak enz. De tympanaalorganen bij Vlinders zijn dus werkelijk erg gecompliceerd; ze mogen beschouwd worden als een product van hoge specialisatie, van een speciaal gerichte evolutie, kortom van een apomorphose. Anderzijds, nemen nagenoeg alle systematici als regel aan, dat hoe gecompliceerder een kenmerk is, hoe belangrijker voor de systematiek en voor de phylogenie. Zodat het volkomen gewettigd is de gehoororganen als een belangrijk, zelfs als het belangrijkste kenmerk te beschouwen bij het nagaan van de waarde en de verwantschappen der taxonomische groepen waar deze organen voorkomen.

Totnogtoe heeft men reeds verschillende types van gehoororganen bij Vlinders beschreven, zowel thoracale als abdominale. De beschrijvingen ervan vindt men in al de recente boeken over Entomologie. Het

zal hier volstaan er aan te herinneren dat, wat de systematiek betreft, het kenmerk gehoororganen reeds een vaste plaats verkregen heeft voor het differentiëren van grote taxonomische eenheden (superfamilies). Zo erkent men algemeen de superfamilie Pyraloïdea (recte: Pyralidoïdea: gehoororganen van het pyraloïde type), Geometroïdea (gehoororganen van het geometroïde type); verder Uranioïdea en Thyatiroïdea (= Cymatophoroïdea), met respectievelijk uranioïde en cymatophoroïde gehoororganen; deze twee groepen worden echter soms met de Geometroïdea verenigd. Alle tot hertoe opgegeven groepen bezitten abdominale gehoororganen.

Het spreekt vanzelf — indien we de bovenvermelde regel in aanmerking nemen — dat deze verschillende groepen elk aan de spits moeten staan van hun respectievelijke phyletische reeks, die tevens andere, minder geëvolueerde, of beter plesiomorphe groepen bevat. Zo verenigt men de zg. „Bombycide” groepen, nl. de Endromididae, de Saturniidae, de Lasiocampidae en een paar kleinere families, met de Geometroïdea s.l.; indien men door het oude begrip „Rhopalocera” niet meer gehypnotiseerd is, plaatst men ook de Dagvlinders naast deze verschillende groepen in dezelfde phyletische reeks.

De groepen, die thoracale gehoororganen bezitten, vormden tot voor kort één enkele superfamilie nl. Phalaenoïdea of Noctuoïdea. Dank zij lang en soms vervelend dissectiewerk, waarbij zeer vele tot deze groepen behorende soorten werden onderzocht, heb ik, naar ik hoop, kunnen aantonen dat de thoracale gehoororganen van tweevoudige oorsprong zijn, m.a.w. diphyletisch. Hieronder vindt men enigszins geschematiseerde

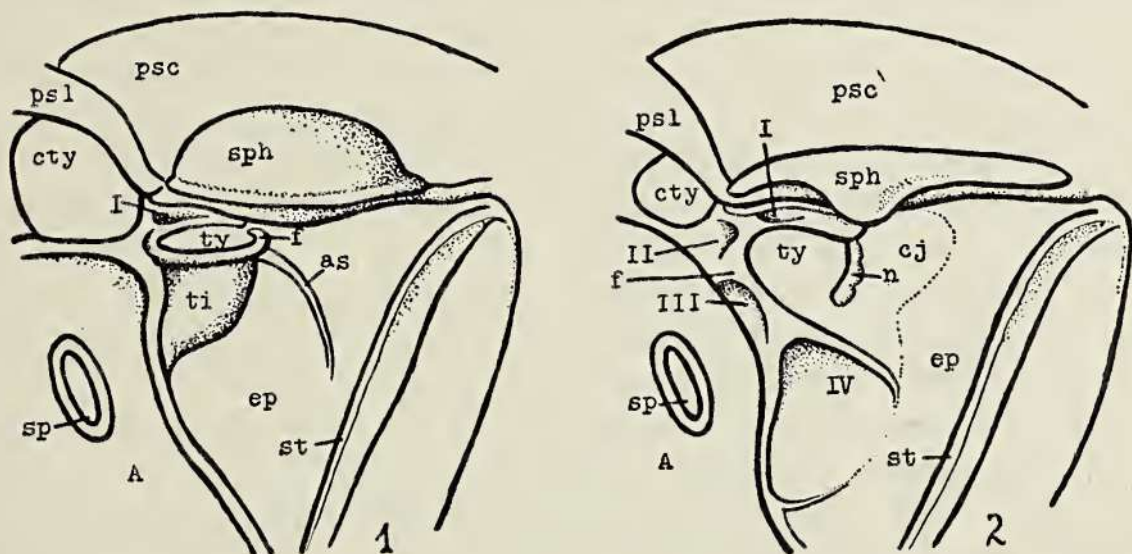


Fig. 1—2. Schematische voorstelling van de twee types der thoracale tympanaalorganen bij Vlinders. — 1. Het notodontoïde type. 2. Het phalaenoïde type. — A: abdomen; as: versterking steunend de pauk; cj: conjunctiva; cty: tegentympanaan; ep: epimeer; f: frame; psc: postscutum; psl: postscutellum; sp: 1ste abdominaal stigmaat; sph: scutaal phragma; st: epimerale naad; ti: pauk; ty: tympanaan of trommelvlies; I à IV: „zakken” van de tympanale omlijsting of frame.

tekeningen die de divergerende evolutie van de twee betrokken phyletische reeksen aantonen. Enerzijds, hebben we het zg. notodontoïde type: een zeer diepe inzinking van de thoracale wand (epimeer van de 3de borstring) is als het ware bekroond door het bijna horizontaal liggende trommelvlies; het postscutum draagt aan de binnenzijde een ver uitstaande scutaal phragma, dat het trommelvlies bedekt; het postscutellum

is ver naar boven geschoven om plaats te verlenen aan een uitgestrekt tegentrommelvlies. Anderzijds, heeft men het zg. phalaenoïde type, met een ondiepe, dikwijls nauwelijks merkbare, epimerale inzinking en met een bijna verticaal liggend trommelvlies; het scutaal phragma is eng, tegen de scutale wand gedrukt; het tegentrommelvlies is klein, gewoonlijk kleiner dan het echte trommelvlies.

Men zou kunnen aannemen, dat het eerste type het meest ontwikkeld (apomorph) is en dat het zich progressief uit het tweede type heeft ontwikkeld. Dat is echter niet het geval. Beide zijn onafhankelijk van elkaar ontstaan, en wel uit een gemeenschappelijk ancestraal type, dat waarschijnlijk meer op de (tegenwoordige) Zygaenidae lijkt dan op om het even welke andere levende groep. Een eerste teken van evolutie vinden we bij zekere Dioptidae (neotropisch) die nog geen gehoororganen bezitten, geen noemenswaardige epimerale inzinking, geen trommelvlies, maar reeds een tegentrommelvlies van het notodontoïde type. Deze Dioptidae zijn de meest plesiomorphe van de tegenwoordige Notodontoïdea; al de andere (veel talrijkere) Dioptidae bezitten reeds goed ontwikkelde gehoororganen van notodontoïde type; overgangsvormen zijn echter niet gekend. Verder hebben we een gehele reeks vormen, die naast een verdere ontwikkeling van hun gehoororganen, ook een parallele evolutie van andere morphologische kenmerken vertonen (vereenvoudiging van de adering, reductie van de scheensporen en van de monddelen): het zijn de Notodontidae en de Thyretidae; deze laatste vertegenwoordigen het „laatste woord” inzake evolutie, ze zijn dus de meest apomorphe groep. In deze compacte en homogene reeks vinden we geen plaats voor vormen met phalaenoïde gehoororganen. Hun ontstaan moet dus elders gezocht worden; indien we het geheel der morphologische kenmerken in aanmerking nemen, dan vinden we, dat een aantal gewoonlijk tot de Lithosiidae gerekende geslachten er zo plesiomorph uitzien, dat hier meer dan waarschijnlijk de oorsprong der phalaenoïde reeks moet gelegen zijn. Naast andere morphologische kenmerken (van betrekkelijk ondergeschikt belang, maar als bevestigingskenmerken fungerend), hebben deze vormen reeds ontwikkelde gehoororganen, maar van een bijzondere, ouderwetse, „primitieve”, kortom plesiomorphe type. Van een epimerale inzinking is er geen spoor, de tympanale membraan is een klein, rond venster aan de oppervlakte van het epimeer; de frame is eenvoudig, volledig, zonder conjunctiva; een klein tegentrommelvlies is, natuurlijk, voorhanden (het lijkt dat dit in alle gevallen het echte trommelvlies voorafgaat!). We kunnen dus in alle waarschijnlijkheid deze dieren beschouwen als de dragers van een gehoororgaantype, dat het meest lijkt op dat der eerste ancestrale vormen voor zo ver deze reeds met zulke organen waren uitgerust. Hier ook vinden we een leemte tussen deze plesiomorphe „Lithosiidae” en de andere vormen met phalaenoïde gehoororganen, nl. niet alleen de echte Lithosiidae, maar ook Arctiidae, Agrotidae enz. Daarbij zijn de andere morphologische kenmerken bij deze dieren merkkelijk plesiomorph ten opzichte van de „hogere” Lithosiidae. Zodat we ons hier gewettigd voelen voor deze plesiomorphe geslachten een nieuwe taxonomische eenheid te scheppen, met name de familie Endrosidae. Binnen de reeks waarvan deze Endrosidae de plesiomorphe groep vertegenwoordigen, kunnen we, net zoals in de hoger besprokene Notodontoïde reeks, een evolutie vaststellen, die zich in een bepaalde richting ontwikkelt

(rectilineaire evolutie van SIMPSON, ook orthogenesis genaamd): niet alleen de gehoororganen zijn hierin betrokken, maar ook de andere kenmerken en in de eerste plaats de vleugeladering. De meest geëvolueerde, of apomorphe groepen, waaronder de Ctenuchidae (= Syntomidae) aan de spits staan, bezitten, naast zeer volmaakte gehoororganen, met ingewikkelde frame en dikwijls met een speciaal toestel dat de geluiden amplifieert (de zg. bulla pleuralis), ook een sterk gespecialiseerde adering: een specialisatie die naar een vereenvoudiging leidt, namelijk in de anale streek der beide vleugels; en hier komen we tot de vaststelling, dat de vleugeladering bij de Ctenuchidae precies dezelfde is als bij de hogervernoemde Thyretidae. Het beeld is nu volledig: we hebben dus twee reeksen van phylogenetisch verwante groepen met hetzelfde evolutieve proces dat telkens in twee richtingen gaat; deze richtingen zijn uiteenlopend voor wat de gehoororganen betreft en samenlopend in het geval van de adering. De gecombineerde actie dezer twee strekkingen geeft een parallele ontwikkeling en een parallele evolutie. De twee betrokken phyletische reeksen bezitten dus dezelfde taxonomische waarde; ik heb ze dan ook respectievelijk als de superfamilie Notodontoïdea en de superfamilie Noctuoïdea aangeduid.

In het bovenstaand verhaal heb ik de belangrijkste resultaten aangehaald, waar de studie van de thoracale gehoororganen bij Vlinders mij heeft toe gebracht. Bovendien moet deze studie — talrijke voorbeelden daarvan vindt men in mijn publicaties op dit gebied — ook leiden tot beschrijvingen van nieuwe geslachten, tot transfereren van een soort of geslacht op een andere plaats in het systeem enz. Soms krijgen daardoor de classificatie en de phylogenie een nieuw aspect; ik hoop echter, dat iedereen zal inzien in welke mate deze nieuwe rangschikkingen gerechtvaardigd zijn.

Ik hoop met deze korte bijdrage de uitzonderlijke betekenis van de gehoororganen bij Vlinders aangetoond te hebben op het gebied van phylogenie en classificatie.

Rijksuniversiteit te Gent.

Laboratorium voor

Dierkundige Systematiek.

Bestuurder: Prof. Dr P. VAN OYE.

Juni 1952.

Literatuur over de thoracale tympanaalorganen bij Vlinders

- EGGERS, F., 1920, Das thorakale bitympanale Organ einer Gruppe Lepidoptera Heterocera, Zool. Jahrb. (Anat.) 41: 273.
- GOHRBANDT, I., 1938, Korrelative Beziehungen zwischen Flügeln und Tympanalorganen bei flügelreduzierten Noctuiden, Ztschr. Wiss. 159: 1.
- , 1939, Das Tympanalorgan der Syntomiden, Zool. Anz. 125: 23.
- , 1939, Ein neuer Typus des Tympanalorgans der Syntomiden, ib. 126: 107.
- KIRIAKOFF, S. G., 1948, Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification: I. Ctenuchidae, Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 84: 231.
- , 1949, II. Thaumetopoeidae, Biol. Jaarb. 16: 195.
- , 1950, III. Diopsideae, Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 86: 67.
- , 1950, IV. Notodontidae, Biol. Jaarb. 17: 66.
- , 1950, V. Position systématique de quelques genres des Arctiidae, Lambillionea 50: 62.
- , 1951, VI. Nyctemeridae, Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 87: 106.
- , 1951, VII. Lithosiidae, Biol. Jaarb. 18: 53.
- , 1951, VIII. Coccytiidae, Ent. Ber. 13: 381.
- , 1951, IX. Arctiidae, Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 88: 26.

- , 1949, Over de phylogenie van de Thyretidae fam. nov. *Natuurwet. Tijdschr. Gent* 31 : 195.
- , 1950, Sur la classification et la phylogénie de la superfamille Notodontoidea (F. d'Almeida) Kiriakoff, *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.* 86 : 236.
- , 1951, Het ontstaan en de evolutie van de gehoororganen bij Vlinders, *Natuurwet. Tijdschr. Gent* 33 : 203.
- RICHARDS, A. GLENN, Jr., 1932 (1933), Comparative skeletal morphology of the *Nocuid Tympanum*, *Ent. Am.* 13 (n.s.): 1.
- SICK, H., 1935, Die Bedeutung der Tympanalorgane der Lepidoptera für die Systematik, *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Suppl.* 8 : 131.

Menglichtlampen en hun invloed op de fauna. De laatste maanden zijn in de Engelse tijdschriften diverse polemieken gevoerd over het gebruik van de „mercury vapour lamps” in verband met het al of niet schade toebrengen aan de insecten-, en in het bijzonder dan aan de vlinderfauna, vooral na de introductie van de geperfectioneerde Robinsonvallen. Een goed gefundeerde publicatie, waarin veel cijfermateriaal verwerkt is, verscheen van Dr C. B. WILLIAMS, *Some notes on killing insects for collections and for scientific research* (*Entomol.*, 85 : 271—279, Dec. 1952). De hierin verwerkte gegevens berusten op de vangresultaten van 4 jaren vlak voor en 4 vlak na de Tweede Wereldoorlog, waarin bij elkaar te Rothamsted ongeveer 200.000 vlinders gevangen werden. Er is geen enkele aanwijzing, dat deze vangsten de fauna van de plaats ook maar enigermate ongunstig beïnvloed hebben, zoals blijkt uit diagrammen voor 76 soorten. Vanzelfsprekend is dit geen pleidooi voor massamoord op insecten. Maar wat de verzamelaar wegvangt, is slechts een fractie van het aantal aanwezige exemplaren.

Het gevaar, dat zeer locale makkelijk te vangen dagvlinders van verzamelaarszijde bedreigt, is natuurlijk een geheel ander onderwerp, al is het tenslotte de cultuur, die deze dieren de das omdoet, waarbij de verzamelaar het fatale einde alleen wat verhaast. Maar juist hiertegen moet toch ieder met enig gevoel voor de fauna van zijn land in opstand komen!

Ook WILLIAMS vestigt er weer eens de aandacht op, dat de verzameling op zich zelf geen doel mag zijn, doch slechts een middel om onze kennis te verrijken en uiteindelijk de wetenschap van dienst te zijn. — Lpk.

Nomenclatuur Nederlandse Microlepidoptera. Prof. E. M. HERING bewijst in *Zeitschr. f. Lepid.* 2 : 145—147 (1952), dat *Tinea rajella* van LINNÉ (1758) de oudste naam is voor de *Lithocolletis*-soort, die HÜBNER in 1796 *alnifoliella* noemde en ZELLER in 1846 *alniella*. De juiste naam voor soort no. 4118 op p. 25 van de Naamlijst van LYCKLAMA à NIJEHOLT (1927) wordt dus : *Lithocolletis rajella* L. — Lpk.

Lipara lucens. Wie kan mij aan gallen helpen om de bewoners er uit te kweken? Porto wordt gaarne vergoed.

G. v. D. ZANDEN, N. Brabantlaan 21, Eindhoven.

Correcties. p. 193, opschrift : *aphidiphora* moet zijn : *aphidivora*.
p. 232, r. 31 van boven : *nigropictus* moet zijn : *nigropicta*.